

НАЦИОНАЛЬНАЯ
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ

НАЦИОНАЛЬНАЯ
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ

ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ им. ИИ. ШМАЛЬГАУЗЕНА

Ф А У Н А У К Р А И Н Ы

В СОРОКА ТОМАХ

Редакционная коллегия

*И.А. АКИМОВ (председатель), И.В. ДОВГАЛЬ (секретарь),
В.И. МОНЧЕНКО, М.Д. ЗЕРОВА, А.Г. РАДЧЕНКО, В.А. КОРНЕЕВ,
С.В. МЕЖЖЕРИН, В.В. КОРНЮШИН, И.И. ЧЕРНИЧКО,
Ю.В. МОВЧАН, В.А. ХАРЧЕНКО*

КИЕВ
НАУКОВА ДУМКА
2013

НАЦИОНАЛЬНАЯ
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ

ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ им. И.И. ШМАЛЬГАУЗЕНА

Ф А У Н А У К Р А И Н Ы

Т о м 36

ИНФУЗОРИИ

В ы п у с к 1

И.В. ДОВГАЛЬ

СУКТОРИИ

(Ciliophora, Suctorea)

КИЕВ
НАУКОВА ДУМКА
2013

УДК 593.176

В монографии обобщены результаты исследований автора и литературные данные о инфузориях класса Suctorea фауны Украины. Подана общая характеристика сукторий, рассмотрены особенности их морфологии, экологии, распространения, обсуждаются вопросы происхождения, филогении и систематики группы. Представлены ключи для определения таксонов, а также диагнозы 3 подклассов, 9 отрядов, 2 подотрядов, 24 семейств, 41 рода и 102 видов сукторий. В расширенную английскую аннотацию включена определительная таблица.

Для зоологов, паразитологов, гидробиологов, фаунистов и систематиков, а также преподавателей и студентов высших учебных заведений.

У монографії узагальнено результати досліджень автора й літературні дані щодо інфузорій класу Suctorea фауни України. Наведено загальну характеристику сукторій, розглянуто особливості їх морфології, екології, поширення, обговорено питання походження, філогенії та систематики групи. Подано ключі для визначення таксонів, а також діагнози 3 підкласів, 9 рядів, 2 підрядів, 24 родин, 41 роду і 102 видів сукторій. До розширеної англійської анотації включено таблицю для визначення.

Для зоологів, паразитологів, гідробіологів, фауністів і систематиків, а також викладачів і студентів вищих навчальних закладів.

The results of author's investigations and literary data on ciliates of the class Suctorea of Ukrainian fauna are summarized in the monograph. Book contains the general characteristic of class Suctorea, information on morphology of its representatives, their ecology and distribution. The views on suctorian origin, phylogeny and systematics of the group are also discussed. Keys for the identification and diagnoses of 3 subclasses, 9 orders, 2 suborders, 24 families, 41 genera and 102 species of suctorians are presented. The English keys to the taxa are also included in the Abstract.

The monograph is dedicated for zoologists, parasitologists, hydrobiologists, faunal researchers and taxonomists as for lecturers and students of higher education schools.

Н а у ч н ы й р е д а к т о р

академик НАН Украины, доктор биологических наук, профессор
В.И. МОНЧЕНКО

Р е ц е н з е н т ы:

член-корреспондент НАН Азербайджана,
доктор биологических наук, профессор **И.Х. АЛЕКПЕРОВ**,
доктор биологических наук, профессор **О.А. КОРНИЛОВА**

*Утверждено к печати ученым советом
Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины*

***Видання здійснено за державним замовленням
на випуск видавничої продукції***

Научно-издательский отдел медико-биологической,
химической и геологической литературы

Редактор *Е.С. Потийчук*

© И.В. Довгаль, 2013

© НВП «Видавництво «Наукова думка»
НАН України», дизайн, 2013

ISBN 978-966-00-1343-8

ПРЕДИСЛОВИЕ

Суктории (класс Suctorea Claparede et Lachmann, 1859) — одна из наиболее богатых видами группа цилиат (Dovgal, 2002b). Они встречаются в водоемах практически всех типов на самых разнообразных субстратах и хозяевах, в почве, а также в кишечнике лошадей, слонов, носорогов, кавиморфных грызунов, являются наиболее экологически разнообразной группой цилиат (Corliss, 1979; Довгаль, 2011).

Несмотря на несомненный интерес, который представляют эти цилиаты, относительно немногие исследователи занимались специальным их изучением, поэтому по сукториям почти нет современных монографических сводок. До сих пор сохраняют свое значение монография Б. Колла (Collin, 1912), определитель морских сукторий А. Каля (Kahl, 1934), обзор по морфологии и экологии сукторий М. Канеллы (Canella, 1957). К более современным обобщениям можно отнести определитель пресноводных сукторий Д. Маттеса и соавт. (Matthes et al., 1988), раздел о щупальцевых инфузориях в монографии по систематике инфузорий французских авторов (Batisse, 1994), нашу монографию, посвященную вопросам эволюции, филогении и систематики сукторий (Dovgal, 2002b), а также раздел А.В. Янковского (2007) во втором томе коллективной монографии «Протисты: Руководство по зоологии».

Мнения специалистов относительно таких фундаментальных проблем, как происхождение щупальцевых инфузорий, их положение в системе типа Ciliophora Doflein, 1901, филогения и систематика, часто противоречивы. В частности, вопросы таксономического статуса, синонимии некоторых родов и видов остаются не выясненными. Ситуация осложняется также тем, что описания новых видов сукторий до 80-х годов XX в. крайне редко сопровождались информацией о типовом материале. В этом случае функцию эталонов видовых названий выполняют диагнозы, зачастую недостаточно информативные, и рисунки, которые не всегда хорошего качества. При этом свыше 100 видов сосущих инфузорий не найдены с момента первоописания.

Подобная ситуация наблюдается и относительно сукторий фауны Украины. Региональные фаунистические исследования в стране до настоящего времени имели лишь эпизодический характер (Довгаль, 1988).

После литературного обзора Г.Н. Гасовского (Гасовський, 1960) сведения о щупальцевых инфузориях фауны Украины впервые были обобщены в наших сводках (Довгаль, 1988, 1996). Однако с тех пор список видов сукторий, обнаруженных на территории страны, существенно увеличился, а в указанные работы не были включены данные о сукториях, обитающих в кишечнике млекопитающих.

Кроме того, недавно авторы провели систематическую ревизию некоторых родов сукторий (Жариков и др., 2005; Довгаль и др., 2006б; Довгаль, Лозовский, 2008).

За последние годы опубликованы сводки по номенклатуре и систематике инфузорий (Aescht, 2001; Янковский, 2007; Lynn, 2008), в которых рассматриваются также вопросы, связанные с сукториями.

В частности, в монографической сводке по систематике инфузорий Д. Линна (Lynn, 2008) указывается, что им в основном принимается наша версия системы сукторий 2002 г. Однако Д. Линн рассматривает сукторий в ранге подкласса, что на самом деле приводит к коренным изменениям в структуре системы группы. Также в работе Д. Линна существенно, по сравнению с предыдущей ревизией (Puustjarv, 1994), изменена структура системы типа *Ciliophora Doflein, 1901*, в частности состав подтипов. В работе А.В. Янковского (2007) также упоминается наша система сукторий (Dovgal, 2002b), но часть номенклатурных и систематических решений подвергается критике.

Все это требует комментариев и, вероятно, коррекции некоторых представлений о филогении и системе группы. Кроме того, необходимо публиковать региональные сводки по такой важной группе инфузорий, и данная монография призвана заполнить существующий пробел.

В основе монографии — результаты исследований автора и анализ обширных литературных данных. При этом использованы как первые публикации, в которых упоминаются суктории (начиная со второй половины XVIII в.), так и современные.

За основу, с некоторыми изменениями, принята система сукторий, предложенная автором в 2002 г. (Dovgal, 2002b), а также наши более поздние систематические ревизии отдельных таксонов.

В связи с космополитизмом большинства сукторий вполне возможны находки новых для фауны Украины видов сукторий, особенно пресноводных. Однако из-за ограничения объема монографии в ней не рассматриваются виды, которые не обнаружены в Украине.

В работу включены сведения о 102 видах сукторий, которые относятся к 41 роду, 24 семействам, 2 подотрядам, 9 отрядам и 3 подклассам.

Автор глубоко признателен коллегам, предоставившим материал, который наряду с собственными сборами использовался при подготовке этой монографии: Е.Г. Бошко, Л.В. Самчишиной, Н.С. Яковенко, А.Н. Пиндрус, Л.П. Гапоновой, Л.А. Константиненко, В.И. Монченко, В.В. Гурвичу, М.В. Гельмбольдт, В.Л. Лозовскому (Украина), И.А. Григоровичу (Канада), Т.А. Шараповой, В.В. Жарикову, С.В. Быковой (Россия), Т. Чаттерджи (Индия), В. Пешичу (Черногория), А. Завалю (Польша), И. Бартш (Германия); Р. Марино-Перес, Р. Майен-Эстрада (Мексика) и Р.В. Бабко (Украина) предоставившим кроме материалов также оригинальные микрофотографии сукторий. Автор благодарен специалистам, определявшим хозяев комменсальных и паразитических видов сукторий: Е.Г. Бошко, Н.Н. Беляшевскому, А.В. Корнюшину, В.В. Анистратенко, В.И. Монченко, А.Г. Шатровскому, И.А. Григоровичу, а также А.И. Раилкину (Россия) и Й. Ендо (Япония) за содействие в поиске труднодоступной литературы. За помощь в проведении электронно-микроскопических исследований автор признателен А.Ф. Крахмальному (Украина). Микрофотографии с использованием дифференциально-интерференционного контраста выполнены в центре коллективного пользования научным оборудованием «Animalia» Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины.

Большую помощь в подготовке монографии оказали рецензенты член-корреспондент НАН Азербайджана, доктор биологических наук, профессор Ильхам Хайям оглы Алекперов (Баку, Азербайджан) и доктор биологических наук, профессор Ольга Анатольевна Корнилова (Санкт-Петербург, Россия). Особо благодарен автор научному редактору монографии, своему учителю, академику НАН Украины, доктору биологических наук, профессору Владиславу Ивановичу Монченко.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

I. Подкласс EXOGENIA Collin, 1912	
I. Отряд PODOPHRYIDA Jankowski, 1973	
I. Семейство PODOPHRYIDAE Haeckel, 1866	
1. Род <i>Podophrya</i> Ehrenberg, 1834	
1. <i>P. fixa</i> (Müller, 1786)	71
2. <i>P. fallax</i> Dingfelder, 1962	72
3. <i>P. libera</i> Perty, 1852	73
4. <i>P. sandi</i> Collin, 1912	74
2. Род <i>Sphaerophrya</i> Claparede et Lachmann, 1859	
1. <i>S. magna</i> Maupas, 1881	76
2. <i>S. paramecium</i> Maupas, 1881	76
3. <i>S. sol</i> Mecznirow, 1864	77
II. Семейство ALLANTOSOMATIDAE Jankowski, 1967	
1. Род <i>Allantosoma</i> Gassowski, 1919	
1. <i>A. intestinalis</i> Gassowski, 1919	79
2. <i>A. cucumis</i> Strelkow, 1939	79
2. Род <i>Allantoxena</i> Jankowski, 1978	
1. <i>A. biserialis</i> (Strelkow, 1939)	80
3. Род <i>Arcosoma</i> Jankowski, 2007	
1. <i>A. dicorniger</i> (Hsiung, 1928)	81
2. <i>A. brevicorniger</i> (Hsiung, 1928)	82
3. <i>A. lineare</i> (Strelkow, 1939)	82
II. Отряд METACINETIDA Jankowski, 1978	
I. Семейство METACINETIDAE Bütschli, 1889	
1. Род <i>Metacineta</i> Bütschli, 1889	
1. <i>M. mystacina</i> (Ehrenberg, 1832)	86
2. <i>M. longipes</i> (Mereschkowsky, 1877)	87
3. <i>M. macrocaulis</i> (Stokes, 1887)	89
4. <i>M. micraster</i> (Penard, 1914)	89
5. <i>M. rossica</i> (Jankowski, 1981)	90
2. Род <i>Urnula</i> Claparede et Lachmann, 1859	
1. <i>U. epistylidis</i> Claparede et Lachmann, 1859	92
2. <i>U. turpissima</i> Kormos K., 1958	92
II. Семейство PARACINETIDAE Jankowski, 1975	
1. Род <i>Paracineta</i> Collin, 1911	
1. <i>P. patula</i> (Claparede et Lachmann, 1859)	96
2. <i>P. livadiana</i> (Mereschkowsky, 1881)	97
3. <i>P. saifulae</i> (Mereschkowsky, 1877)	99

2. Род <i>Limnoricus</i> Jankowski, 1981	
1. <i>L. ponticus</i> Dovgal et Lozowsky, 2008	101
III. Семейство PRAETHECACINETIDAE Dovgal, 1996	
1. Род <i>Praethecacineta</i> Matthes, 1956	
1. <i>P. halacari</i> (Schultz, 1933)	102
IV. Семейство MANUELOPHRYIDAE Dovgal, 2002	
1. Род <i>Manuelophrya</i> Matthes et al., 1988	
1. <i>M. hannaе</i> (Guhl, 1985)	104
2. Род <i>Mistarcon</i> Jankowski, 1997	
1. <i>M. parasiticus</i> (Nozawa, 1939)	105
3. Род <i>Pseudogemmides</i> Kormos, 1935	
1. <i>P. globosa</i> Kormos, 1935	106
III. Отряд EPHELOTIDA Raabe, 1964	
I. Семейство EPHELOTIDAE Kent, 1881	
1. Род <i>Ephelota</i> Wright, 1858	
1. <i>E. gemmipara</i> (Hertwig, 1876)	109
2. <i>E. coronata</i> Wright, 1858	110
3. <i>E. crustaceorum</i> (Haller, 1880)	112
4. <i>E. dalielly</i> (Holt, 1891)	113
IV. Отряд VERMIGEMMIDA Jankowski, 1973	
I. Семейство DENTACINETIDAE Batisse, 1992	
1. Род <i>Andrusoviella</i> Dovgal, 2005	
1. <i>A. marina</i> (Andrusova, 1886)	115
II. Семейство LECANOPHRYIDAE Jankowski, 1973	
1. Род <i>Lecanophryella</i> Dovgal, 1985	
1. <i>L. paraleptastaci</i> Dovgal, 1985	116
III. Семейство THECACINETIDAE Matthes, 1956	
1. Род <i>Thecacineta</i> Collin, 1909	
1. <i>T. calix</i> (Schroder, 1907)	118
2. <i>T. cothurnioides</i> Collin, 1909	119
3. <i>T. cypridinae</i> Collin, 1912	120
II. Подкласс EVAGINOGENIA Jankowski, 1975	
I. Отряд DISCOPHRYIDA Jankowski, 1975	
I. Семейство DISCOPHRYIDAE Collin, 1912	
1. Род <i>Discophrya</i> Lachmann, 1859	
1. <i>D. ferrumequinum</i> (Ehrenberg, 1840)	126
2. <i>D. astaci</i> (Claparede et Lachmann, 1859)	127
3. <i>D. coperniciana</i> Wietrzykowski, 1914	128
4. <i>D. cothurnata</i> (Weisse, 1847)	129
5. <i>D. cybistri</i> Collin, 1912	129
6. <i>D. cylindrica</i> (Perty, 1852)	131
7. <i>D. elongata</i> (Claparede et Lachmann, 1859)	131
8. <i>D. gessneri</i> Matthes, 1954	133
9. <i>D. helmidis</i> Matthes, 1954	134
10. <i>D. helophori</i> Matthes et Plachter, 1975	135
11. <i>D. laccobii</i> Matthes, 1954	135
12. <i>D. lichtensteinii</i> (Claparede et Lachmann, 1859)	136
13. <i>D. ochthebii</i> Matthes, 1954	138

2. Род <i>Setodiscophrya</i> Jankowski, 1981	
1. <i>S. hydroi</i> (Matthes, 1954)	140
2. <i>S. deplanata</i> (Matthes, 1954).	141
3. <i>S. steinii</i> (Claparede et Lachmann, 1859)	142
II. Семейство PERIACINETIDAE Jankowski, 1978	
1. Род <i>Periacineta</i> Collin, 1909	
1. <i>P. buckei</i> (Kent, 1881)	145
2. <i>P. gyrini</i> Dovgal, 1993	147
3. <i>P. laccophili</i> (Matthes, 1954).	148
4. <i>P. notonectae</i> (Claparede et Lachmann, 1859).	149
5. <i>P. striata</i> Dovgal, 1993	150
2. Род <i>Elatodiscophrya</i> Jankowski, 1978	
1. <i>E. stammeri</i> (Matthes, 1954)	151
3. Род <i>Kormosia</i> Dovgal, 2002	
1. <i>K. linguifera</i> (Claparede et Lachmann, 1859)	154
III. Семейство HELIOPHRYIDAE Corliss, 1979	
1. Род <i>Heliophrya</i> De Saedeleer et Tellier, 1930	
1. <i>H. rotunda</i> (Hentshel, 1916)	158
2. <i>H. minima</i> (Rieder, 1936)	159
2. Род <i>Cyclophrya</i> Gönnert, 1935	
1. <i>C. magna</i> Gönnert, 1935	160
II. Отряд DENDROCOMETIDA Raabe, 1964	
I. Подотряд DENDROCOMETINA Dovgal, 2002	
I. Семейство DENDROCOMETIDAE Haeckel, 1866	
1. Род <i>Dendrocometes</i> Stein, 1852	
1. <i>D. paradoxus</i> Stein, 1852	163
II. Подотряд STYLOCOMETINA Jankowski, 1981	
I. Семейство STYLOCOMETIDAE Jankowski, 1978	
1. Род <i>Stylocometes</i> Stein, 1867	
1. <i>S. digitatus</i> (Claparede et Lachmann, 1859)	165
II. Семейство ENCHELYOMORPHIDAE Augustin et Foissner, 1992	
1. Род <i>Enchelyomorpha</i> Kahl, 1930	
1. <i>E. vermicularis</i> (Smith, 1899)	167
III. Подкласс ENDOGENIA Collin, 1912	
I. Отряд ACINETIDA Raabe, 1964	
I. Семейство ACINETIDAE Ehrenberg, 1838	
1. Род <i>Acineta</i> Ehrenberg, 1834	
1. <i>A. tuberosa</i> Ehrenberg, 1834	172
2. <i>A. compressa</i> Claparede et Lachmann, 1859	174
3. <i>A. fluviatilis</i> Stokes, 1885	177
4. <i>A. foetida</i> Maupas, 1881	178
5. <i>A. gammari</i> (Penard, 1920)	180
6. <i>A. grandis</i> Kent, 1881.	180
7. <i>A. harpacticicola</i> Precht, 1935	181
8. <i>A. nitocrae</i> Dovgal, 1984.	182
9. <i>A. ornata</i> Sand, 1899	183
10. <i>A. poculum</i> Hertwig, 1876	184
11. <i>A. sulcata</i> Dons, 1927.	185

2. Род <i>Acinetides</i> Swarczewsky, 1928	
1. <i>A. gruberi</i> Curds, 1985	188
2. <i>A. infundibuliformis</i> (Wang et Nie, 1932)	188
3. Род <i>Soracineta</i> Jankowski, 1978	
1. <i>S. orchestii</i> Dovgal, 1999.	190
4. Род <i>Squalorphrya</i> Goodrich et Jahn, 1943	
1. <i>S. macrostyla</i> Goodrich et Jahn, 1943	191
5. Род <i>Trematosoma</i> Batisse, 1972	
1. <i>T. complatana</i> (Gruber, 1884)	193
II. Семейство TOKOPHRYIDAE Jankowski, 1975	
1. Род <i>Tokophrya</i> Bütschli, 1889	
1. <i>T. quadripartita</i> (Claparede et Lachmann, 1859)	197
2. <i>T. actinostyla</i> Collin, 1912	199
3. <i>T. carchesii</i> (Claparede et Lachmann, 1859)	200
4. <i>T. cyclopum</i> (Claparede et Lachmann, 1859)	201
5. <i>T. infusionum</i> (Stein, 1859)	202
6. <i>T. lemnarum</i> (Stein, 1859)	203
7. <i>T. niphargi</i> (Strouhal, 1939)	205
8. <i>T. stenostyla</i> (Hamilton et Jahn, 1947)	206
9. <i>T. wenzeli</i> Matthes et Stiebler, 1970.	207
10. <i>T. yastrebtsovi</i> Dovgal, 1993	208
III. Семейство CHOANOPHRYIDAE Dovgal, 2002	
1. Род <i>Choanophrya</i> Hartog, 1902	
1. <i>C. infundibulifera</i> (Hartog, 1880)	209
II. Отряд TRICHOPHRYIDA Jankowski, 1978	
I. Семейство TRICHOPHRYIDAE Fraipont, 1878	
1. Род <i>Trichophrya</i> Claparede et Lachmann, 1859	
1. <i>T. epistylidis</i> Claparede et Lachmann, 1859	214
2. <i>T. brevis</i> (Goodrich et Jahn, 1943)	214
2. Род <i>Capriniana</i> Strand, 1928	
1. <i>C. piscium</i> (Bütschli, 1889)	216
3. Род <i>Staurophrya</i> Zacharias, 1893	
1. <i>S. elegans</i> Zacharias, 1893	218
II. Семейство DENDROSOMIDAE Fraipont, 1878	
1. Род <i>Dendrosoma</i> Ehrenberg, 1838	
1. <i>D. radians</i> Ehrenberg, 1838.	220
III. Семейство PSEUDOGEEMMIDAE Jankowski, 1978	
1. Род <i>Pseudogemma</i> Collin, 1909	
1. <i>P. pachystyla</i> Collin, 1912.	222
2. <i>P. keppeni</i> Collin, 1912.	222
IV. Семейство SOLENOPHRYIDAE Jankowski, 1981	
1. Род <i>Solenophrya</i> Claparede et Lachmann, 1859	
1. <i>S. crassa</i> Claparede et Lachmann, 1859.	223
III. Отряд ENDOSPHAERIIDA Jankowski, 1978	
I. Семейство ENDOSPHAERIIDAE Jankowski, 1973	
1. Род <i>Endosphaera</i> Engelmann, 1876	
1. <i>E. engelmanni</i> Entz, 1896	225

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СУКТОРИЙ

Первое описание суктории (сейчас известной как *Tokophrya quadripartita* (Clapared et Lachmann, 1859)) под названием «разветвленный полип» приведено в долиннеевской работе Г. Бэйкера (Baker, 1753). С этого времени начинается первый период изучения сукторий, для которого характерно то, что их отдельные виды не объединялись в самостоятельный таксон простейших. Так, вид Г. Бэйкера упоминался под разными названиями в работах П. Палласа (Pallas, 1766), О.Ф. Мюллера (Müller, 1786) и других, причем разные авторы относили его к различным таксонам беспозвоночных. Затем последовали описания других видов.

Х.Г. Эренберг (Ehrenberg, 1838) поместил немногих известных тогда сукторий в разные таксоны простейших. Вид *Podophrya fixa* (Müller, 1786) он отнес к инфузориям-гимностоматам, 3 вида своего рода *Acineta* Ehrenberg, 1834 (сейчас *Metacineta mystacina* (Ehrenberg, 1832), *Dendrosoma radians* и *Acineta tuberosa* Ehrenberg, 1834) — в семейство *Acinetina* Ehrenberg, 1838, которое расположил между жгутиконосцами и перитрихами. Ф. Дюжарден (Dujardin, 1841) заменил название *Podophrya fixa* на *Actinophrya pedicellata* Dujardin, 1841, переместив этот вид в состав солнечников.

Следующий этап в изучении щупальцевых инфузорий начинается с работы Ф. Штейна (Stein, 1849), который на основании общего местообитания раковинной суктории (*Metacineta mystacina*) и перитрихи (*Vaginicola* sp.) сделал вывод о том, что суктория является «ацинетной» стадией жизненного цикла перитрихи. Впоследствии (Stein, 1854) он распространил этот вывод на всех сукторий. Основанием для подобных взглядов автор считал и многочисленные случаи обнаружения в инфузориях родов *Paramecium* Hill, 1751, *Stylonychia* Ehrenberg, 1830 и *Urostyla* Ehrenberg, 1830 паразитических сукторий (*Sphaerophrya* spp.), которых принимал за их «зародышей».

В работе Э. Клапареда и Й. Лахманна (Claparede, Lachmann, 1859), отмеченной большой физической премией Парижской академии, известные к тому времени ацинетины получили статус самостоятельного отряда *Suctoriozoa* Claparede et Lachmann, 1859, включавшего 8 семейств. Авторы считали, что бесперспективно искать общность между сукториями и инфузориями, а родственной «ацинетинам» группой являются жгутиконосцы. В этой публикации специальная глава посвящена критике теории Ф. Штейна об ацинетной стадии размножения, но взгляды Ф. Штейна еще длительное время оставались господствующими.

Как отмечал Ф. Штейн, первое существенное возражение против его «ацинетной теории» высказал Л.С. Ценковский, который в своей докторской диссертации, опубликованной в виде монографии (Ценковский, 1856а, б), показал, что свободноживущие суктории (*Podophrya fixa*) являются самостоя-

тельными организмами со своими жизненными циклами. Тем не менее, признавая ошибочность некоторых из своих наблюдений, Ф. Штейн продолжал считать паразитических сукторий стадиями жизненного цикла цилиат, ссылаясь при этом на работы Г. Бальбиани (Balbiani, 1860), описывавшего паразитических сукторий как «эмбрионов» инфузорий. Однако в 1860 г. на заседании Парижской академии Г. Бальбиани представил к печати статью (Balbiani, 1860), в которой убедительно доказал, что «ацинетообразные тельца» из парамеций являются паразитами, относящимися к роду *Sphaerophrya* Claparede et Lachmann, 1859. Позднее И.И. Мечников (Mecznikow, 1864) в своей студенческой работе подтвердил данные Г. Бальбиани, описав паразитическую сукторию из парамеций уже как самостоятельный организм, а Н.А. Кеппен (1888б) доказал паразитическую природу другой суктории, впоследствии известной как *Endosphaera engelmanni* Entz, 1896.

После установления систематической самостоятельности сукторий основное внимание уделялось уже решению вопроса об их положении в системе простейших.

Э. Геккель (Haeckel, 1866) относил сукторий к ризоподам. В свою очередь, Р. Гертвиг (Hertwig, 1876) не сомневался относительно родства сукторий и цилиат. Он предложил несколько гипотез происхождения сосущих инфузорий. Согласно одной из них, суктории — это примитивные формы, имеющие с цилиатами общее происхождение. Суктории сформировались регрессией цилиатуры и рта, цилиаты — регрессией щупалец. Другая гипотеза сводится к тому, что суктории произошли непосредственно от ресничных инфузорий.

Э. Мопс (Maupas, 1876) поначалу был убежден в сходстве цилиат и сукторий, но позднее (Maupas, 1881) стал утверждать, что между ними имеются фундаментальные различия и что у сукторий больше общего с солнечниками. Наличие ресничек у бродяжек сукторий, по мнению этого автора, не следует принимать во внимание.

Пожалуй, решающе повлияло на окончательное формирование взглядов о родстве цилиат и сукторий открытие Л. Платэ (Plate, 1888) 2 видов инфузорий рода *Acinetoides* Plate, 1888 (в настоящее время род *Hypocota* Gruber, 1884 подкласса *Rhynchodia* Chatton et Lwoff, 1939), которые рассматривались как промежуточные формы между ресничными инфузориями и сукториями. О. Бючли (Bütschli, 1889) также указывал на «предковую организацию» гипокком и рассматривал в качестве возможной гипотезу о происхождении сукторий от этих предковых форм вследствие эктопаразитического образа жизни и питания высасыванием. В системе инфузорий О. Бючли (Bütschli, 1889) суктории впервые противопоставлялись остальным цилиатам. В ней класс *Infusoria* Müller, 1786 подразделялся на 2 подкласса — *Ciliata* Perty, 1852 и *Suctoria*. В этой работе инфузории впервые рассматривались отдельно от других протистов.

Автор первой монографической сводки по сукториям Р. Санд (Sand, 1901) был убежден в родстве последних с солнечниками. По его мнению, у щупальцевых инфузорий нет ничего общего с цилиатами.

Б. Колла (Collin, 1912) опровергал аргументы Р. Санда. Он первым подразделил сукторий по типу почкования, предложив две большие группы: *Endogenia* (с внутренним почкованием) и *Exogenia* (с наружным почкованием), но не присвоил им статуса таксонов. При этом он считал формы с внутренним почкованием более примитивными.

Э. Пенар (Penard, 1920) считал, что суктории имеют лишь частичное сходство с инфузориями, и снова указывал на их близость с солнечниками.

Только после работ А. Каля (Kahl, 1931, 1934), предложившего гипотезу происхождения сукторий от хищных инфузорий-актиноболид, вопрос о принадлежности сукторий к инфузориям был решен окончательно.

Таким образом, лишь к концу XIX в. сукторий начинают изучать как самостоятельный таксон. Однако поначалу этой группе уделялось внимание только в сводках по простейшим в целом, среди которых можно отметить трехтомную монографию С. Кента (Kent, 1880, 1881, 1882).

Лишь в начале XX в. появляются первые монографические сводки по сукториям (Sand, 1901; Collin, 1911, 1912). Впоследствии публикуются важные статьи, посвященные щупальцевым инфузориям (Penard, 1920; Holm, 1925; Rieder, 1936a, b; Nozawa, 1938, 1939, 1941). Необходимо отметить работы Б. Сварчевского (Swarzewsky, 1908, 1928a—c, 1929), который описал некоторых эндемичных байкальских сукторий, а также определитель морских сукторий А. Каля (Kahl, 1934), до сих пор не потерявший своего значения. Во второй половине XX в. начинается серьезное изучение морфологии сосущих инфузорий. Большой цикл экспериментальных работ проводят венгерские исследователи Йожеф и Катарина Кормош (Kormos J., 1935a, b, 1938a, b, 1959; Kormos, Kormos, 1957, 1958), открывшие анизогамную конъюгацию у сукторий и первыми рассматривавшие инверсогеммию как особый тип почкования.

Следует отметить исследование сукторий из р. Амстел (Нидерланды), которое проводилось в годы Второй мировой войны, когда его автор скрывался от нацистов, что, вероятно, отразилось на доступности для него научной литературы (Oppenheim, 1957, 1976). Это привело к некоторым номенклатурным проблемам, однако работы содержат очень качественные рисунки и описания сукторий.

В Северной Америке были описаны своеобразные суктории — комменсалы черепаш (Goodrich, Jahn, 1943). Морфологию бродяжек большого количества видов изучила И. Гийше (Guilcher, 1951). Д. Маттес описал десятки видов сукторий — комменсалов водных жуков. Результатом этих исследований стал определитель пресноводных сукторий (Matthes et al., 1988).

Именно с исследований И. Гийше начинается следующий период в изучении щупальцевых инфузорий. Этой французской исследовательнице удалось установить, что ресничный аппарат бродяжек сукторий имеет общие черты организации с таковым у инфузорий-голотрих (ринходид), а не отличается от него, как полагали ранее. В результате ранг сукторий снижен до подотряда и этот таксон перемещен в отряд *Holotricha* Stein, 1859.

Отметим монографическую сводку М. Канеллы (Canella, 1957), посвященную экологии и морфологии сосущих инфузорий, циклы работ М. Рудзинской (Rudzinska, 1950, 1972 и др.), Х. Барделе (Bardele et al., 1967; Bardele, 1968, 1974), К. Сандерманн (Sundermann, Paulin, 1981) и А. Батисса (Batisse, 1965, 1967, 1968, 1972) по ультратонкому строению сукторий, а также публикации Л. Колгин-Буковсан (Colgin-Bukovsan, 1976, 1977, 1979, 1986) по жизненным циклам и генетике. Важное значение имеют циклы работ, посвященные ревизии некоторых родов щупальцевых инфузорий (Curds, 1985a—c, 1986, 1987; Rieder, 1985, 1988).

Особо необходимо выделить цикл статей А.В. Янковского (1973a, в, 1978, 1981, 2007 и др.), в которых предложены варианты системы этих цилиат.

Большое значение имеет также обобщающая публикация А. Батисса (Batisse, 1994), в которой предложен принципиально новый вариант системы Suctorina. Работа представляет собой главу из коллективной монографии по систематике инфузорий (Puуtoras, 1994). В ней система типа подвергнута ко-

ренной перестройке, в результате которой существенно изменилось и положение сукторий (таксон имеет ранг подкласса) в системе.

В 2002 г. нами предложен вариант системы таксона (Dovgal, 2002b), который с некоторыми оговорками был принят за основу в двух новейших сводках по систематике инфузорий (Янковский, 2007; Lynn, 2008).

Таким образом, историю изучения щупальцевых инфузорий можно условно подразделить на периоды. Первый (вторая половина XVIII — первая треть XIX в.) — это период описания видов цилиат, которые относились к разным таксонам простейших. Второй период (30—60-е годы XIX в.) связан с доминированием «ацинетной теории» Ф. Штейна, когда суктории считались стадиями жизненных циклов инфузорий других групп. В течение третьего периода (конец XIX — начало XX в.) произошло окончательное установление родства сукторий с инфузориями. При этом большинство специалистов принимало взгляды О. Бючли, поэтому во всех вариантах Infusoria подразделялись на две группы с разными рангами — Ciliata и Suctoria. В 50—80-е годы XX в. доминирующей стала гипотеза о родстве сукторий и ринходид. В результате период «бючлиевского» противопоставления сукторий и ресничных инфузорий закончился. Систематический ранг Suctoria был снижен. Четвертый период, последний по времени (с 1990 г. до настоящего времени), совпадает с выделенным Д. Линном (Lynn, 2008) «периодом совершенствования» системы инфузорий. Этот период характеризуется активным применением в систематике инфузорий молекулярных технологий, что отразилось на принципах построения системы инфузорий в целом, систематическом положении и ранге Suctoria. Из этого периода в первую очередь следует отметить сводки А. Батисса (Batisse, 1994) и Д. Линна (Lynn, 2008).

Изучение сукторий на территории Украины началось во второй половине XIX в. (Довгаль, 1988). К первым работам, в которых упоминаются суктории Украины, относится статья И.И. Мечникова (Mecznirow, 1864), в которой описывается жизненный цикл паразитической суктории рода *Sphaerophrya*, а также новый свободноживущий вид *S. sol* Mecznirow, 1864.

Организация биологических станций на Черном море привела к активизации изучения черноморских простейших, в том числе сукторий. Первой из таких работ была статья К.С. Мережковского (1880), в которой описан новый вид сукторий-параацинетид (в современной комбинации *Paracineta livadiana* (Mereschkowsky, 1880)).

Многие виды, в частности новый для науки (сейчас известен как *Andrusoviella marina* (Andrusova, 1886)) вид *Podophrya mollis* из Черного моря (в настоящее время установлено, что это младший синоним *Tokophrya lemnae* (Stein, 1859)), указала в своей статье Ю.И. Андрусова (1886). В сводке по простейшим Черного моря С.М. Переяславцева (1886) отмечала 2 вида сосущих инфузорий, причем *Acineta patula* — впервые для региона.

Следует отметить статью Н.А. Кеппена (1888а), в которой представлено подробное описание эвригалинного вида *Acineta papillifera* (сейчас *A. compressa* Claparede et Lachmann, 1859). Кроме того, автор упоминает еще о некоторых видах (*A. tuberosa*, *Ephelota gemmipara* (Hertwig, 1876), *Discophrya cothurnata* (Weisse, 1847), *T. carchesii* (Claparede et Lachmann, 1859), *Metacineta mystacina* (Ehrenberg, 1832)) без указания места находки.

Позднее Б. Колла (Collin, 1912) показал, что описываемые Н.А. Кеппеном в его статье «эмбрионы» *Acineta papillifera* и *A. tuberosa* на самом деле являются паразитическими сукториями рода *Pseudogemma*, и для них были предложены названия *P. keppeni* Collin, 1912 и *P. pachystyla* Collin, 1912.

В обобщающей работе по простейшим Черного моря А.А. Остроумов (Ostroumoff, 1893) указал 6 видов сукторий, ранее найденных другими авторами. В публикациях П.Н. Бучинского (1895, 1897) по фауне Хаджибейского и Куяльницкого лиманов приводится 7 видов сосущих инфузорий, однако в основном пресноводных или эвригалинных.

Важным итогом исследований XIX в. была зоогеографическая сводка В.К. Совинского (1904), в которую включены почти все известные к тому времени черноморские суктории.

Г.Н. Гассовский (1916) в статье по фауне инфузорий Кольского залива описал несколько видов сукторий и указал их распространение. Для 3 из отмеченных им видов — *Acineta papillifera*, *Pseudogemma keppeni*, *Paracineta crenata* — в качестве местонахождения упоминается Черное море, причем последний вид впервые указан для данной акватории.

После этого в изучении морских сукторий фауны Украины наблюдается некоторый спад. Исключение составляет работа В.А. Дагаевой (1930), в которой для бухты Круглой в окрестностях г. Севастополь указан вид *Acineta tuberosa*, и сообщение М.А. Долгопольской (1954), в котором упоминается о массовом поселении сукторий в морских биообрастаниях.

Затем М.А. Долгопольская и соавт. (1974) отмечают в обрастаниях экспериментальных субстратов в Севастопольской бухте 2 вида шупальцевых инфузорий, в том числе новый для фауны Украины вид *Ephelota coronata*. О поселении на стеклах обрастания не определенных сукторий в этой же акватории упоминает и Ю.А. Горбенко (1977).

Следует отметить, что в XX в. работы носили в основном экологический или гидробиологический характер. В этом отношении весьма интересна работа В.Д. Брайко с соавт. (1984) о роли расселительных стадий сидячих инфузорий в планктоне, в которой приводятся 5 видов сукторий, в том числе новый для фауны Украины вид *Ephelota crustaceorum* (Haller, 1880). Серию работ, посвященных инфузориям обрастания Азовского моря, публикует Е.М. Парталы (1978, 1979, 1980, 2003), которая впервые указывает сукторий (*Acineta tuberosa* и *Ephelota gemmipara*) для фауны Азовского моря.

Из работ, выполненных в сопредельных акваториях, следует отметить статью В.В. Жарикова (1980).

Н.Н. Найденова и Т.Н. Мордвинова (1981) среди комменсалов черноморских ракообразных приводят *Acineta tuberosa* и впервые для фауны Украины *A. foetida* (Mauras, 1881).

А.В. Курилов (2010) впервые обнаружил в Хаджибейском лимане Черного моря бродяжек анаэробной суктории *Enchelyomorpha vermicularis* (Smith, 1899).

Что касается изучения сукторий континентальных водоемов, то кроме упомянутой работы И.И. Мечникова следует отметить также работу П.Т. Степанова (1885), в которой в списке фауны соленого Вейсова озера (окрестности г. Славянск) указывается морской вид сукторий *Acineta tuberosa*, и небольшую статью Н.А. Кеппена (1888б), в которой сообщается о находке в пресноводной суктории *Tokophrya quadripartita* внутриклеточной паразитической суктории.

В начале XX в. некоторые работы, посвященные инфузориям, на современной территории Западной Украины выполнили польские исследователи. Так, в работе по планктону одного из прудов в окрестностях г. Янов (сейчас пгт Ивано-Франково Львовской обл.) указаны *Staurophrya elegans* Zacharias, 1893, а также *Acineta grandis* Kent, 1881 и *Tokophrya quadripartita* (Faszynski, 1910) в списке прибрежных видов. Из прудов в окрестностях г. Львов описан новый вид сукторий — *Discophrya copernicana* (Wietrzykowski, 1914), здесь же

найлены *T. cyclosum* (Claparede et Lachmann, 1859) и *T. quadripartita* (Nusbaum-Hilarowicz, 1915).

Значительный интерес представляет исследование В.В. Добровлянского (1914), выполненное в окрестностях г. Киев. В этой работе в список простейших включены 9 видов сукторий, в том числе впервые обнаруженные *Urnulla epistylidis* Claparede et Lachmann, 1859, *Sphaerophrya magna* Maupas, 1881, *Dendrocometes paradoxus* Stein, 1852 и 2 вида рода *Tokophrya*, по мнению автора, новые для науки, которые, к сожалению, не были описаны.

Три вида сукторий: *Acineta grandis*, *Podophrya* sp. и *A. linguifera* Claparede et Lachmann, 1859 (сейчас *Kormosia linguifera*) указаны для окрестностей г. Киев С.М. Крашенинниковым (Крашенинников, 1925), хотя определение последнего вида, по нашему мнению (Довгаль, 1988), ошибочно. М.А. Галаджиев (1927) опубликовал список пресноводной фауны окрестностей г. Севастополь, в который включены 6 видов сукторий, в том числе новый для фауны Украины вид — *Tokophrya infusionum* (Stein, 1859).

Существенным вкладом в изучение пресноводной фауны Украины является работа Н.Н. Фадеева (1929), выполненная в бассейне р. Северский Донец. В ней указаны 10 видов сукторий, из которых 4 являются новыми для Украины: *Podophrya sandi* Collin, 1912, *Tokophrya lemnae*, *Trichophrya epistylidis* Claparede et Lachmann, 1859, *Dendrosoma radians* Ehrenberg, 1838.

Первой послевоенной публикацией с упоминанием пресноводных сукторий является монография А.Ф. Крышталя (1947), в которой для бассейна Среднего Днепра, по данным В.В. Добровлянского (1914), указаны 4 вида сукторий.

Несомненно, этапной работой по инфузориям фауны Украины является обзорная (к сожалению, посмертная) статья известного протистолога Г.Н. Гасовского (Гасовский, 1960), которая включает 35 известных к тому времени для фауны Украины видов сукторий, хотя отдельные работы, в том числе содержащие номенклатурные ревизии, не были учтены этим автором.

Начатое на территории Украины изучение паразитофауны рыб привело к обнаружению патогенной суктории с жабр рыб *Trichophrya piscium* Bütschli, 1889 (сейчас *Capriniana piscium*) (Костенко, 1967, 1969; Кулаковская и др., 1967; Ivasic et al., 1967; Ивасик и др., 1969; Комарова, 1972, 1976, 1978, 1982; Анцышкіна, 1975; Комарова и др., 1975; Исков, 1978; Мирошніченко, 1978; Калюга, 1981; Титарь, 1989). Ю.Л. Анохин (1987) также отмечал представителя рода *Trichophrya* Claparede et Lachmann, 1859 на ракообразных.

В.М. Кравченко (1969) отмечал в Харьковской обл. 8 видов сукторий, в том числе впервые для фауны Украины *Periacineta buckei* (Kent, 1881), *Setodiscophrya deplanata* (Matthes, 1954), *Thecacineta cothurnioides* Collin, 1909, *T. cypridinae* Collin, 1912. Однако находка двух последних видов в пресных водоемах, по нашему мнению (Довгаль, 1988), сомнительна.

Л.П. Истомина с соавт. (1973) указывает для аэротенков очистных сооружений 3 вида щупальцевых инфузорий, в частности впервые для фауны Украины *Acineta flava* Kellicot, 1885. В.В. Полищук в монографиях по гидрофауне бассейна р. Дунай (Полищук, 1974; Полищук, Гарасевич, 1986) указывал 5 видов сукторий. Отмечались случаи массового развития сукторий в водоемах-охладителях электростанций (Мовчан, Протасов, 1986).

Изучение эпибионтов амфипод из днепровских водохранилищ, в том числе сукторий, проводила Д.П. Курандина (1981, 1987). Как комменсалов речных раков Е.Г. Бошко (1980, 1981, 1982, 1986а—в, 1987) указывает 4 вида щупальцевых инфузорий, в том числе ею обнаружен новый для фауны Украины вид *Discophrya astaci* (Claparede et Lachmann, 1859). На моллюсках-унионидях сукторий находил В.В. Иванців (1987).

Начало изучения кишечных инфузорий в Украине следует датировать 1939 г., когда была опубликована монография А.А. Стрелкова. Часть материалов по инфузориям из кишечника лошадей автор получил из г. Киев от С.М. Крашенинникова и М.С. Комаровой. Из этого материала он описал новый вид — *Allantosoma lineare* Strelkow, 1939, а также обнаружил 2 ранее известных вида — *A. intestinalis* Gassowski, 1919 и *A. brevicorniger* Hsiung, 1928 (Стрелков, 1939).

Затем Г.М. Двойнос и соавт. в серии работ приводят сведения по инфузориям кишечника лошадей, в том числе сукторий (Двойнос, Кутимов, 1976; Двойнос, Гальперина, 1987; Двойнос, Тимошенко, 1993; Двойнос и др., 1996), в работе по инфузориям кишечника кулана и лошади Пржевальского из заповедника «Аскания-Нова» (Двойнос и др., 1986) указывают 5 видов кишечных сукторий. О.А. Корнилова (1987) обнаружила 1 вид для кулана из того же заповедника.

Сведения о сукториях фауны Украины, полученные в ходе наших исследований, будут обсуждаться в систематической части монографии.

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ СУКТОРИЙ

Щупальцевые инфузории — это преимущественно прикрепленные формы. Их взрослые стадии — трофонты — у большинства видов представляют собой либо стебельчатые зоиды, либо распластанные по субстрату, иногда разветвленные клетки. Наиболее характерной особенностью сукторий является наличие одного или нескольких щупалец, часто с дистальным сферическим расширением (головкой). У этих инфузорий во взрослом состоянии отсутствует ресничная система, как соматическая, так и перистомальная, лишь в вентральной зоне возле канала сократительной вакуоли сохраняется небольшое поле лишенных ресничек кинетосом с редуцированной эктоплазматической фибриллярной сетью (Серавин, Герасимова, 1977).

У расселительных стадий — бродяжек — имеется только локомоторная цилиатура. Характерный для большинства цилиат ротовой аппарат отсутствует, функцию питания выполняют щупальца с аксонемой из микротрубочек. Покровы сукторий представлены кутикулой (Герасимова, 1989). Экструсомы щупальцевых инфузорий представляют собой специализированные токсисты — гаптоцисты.

Для обозначения различных структур сукторий и их экологически близких групп (хонотрих, перитрих), а также при описании конъюгации и бесполого размножения этих цилиат используется специальная терминология. Для общепринятых терминов в некоторых случаях будут даны определения в специальных очерках по морфологии и биологии сукторий, многие из них можно будет найти по ссылкам в соответствующей литературе. Значительная часть специфичных терминов предложена А.В. Янковским (1981, 1984, 2007). В этой работе нами использованы не все термины, однако они встречаются в русскоязычных и некоторых англоязычных публикациях, поэтому ниже приведены их определения.

Акрон — головка булавовидного щупальца.

Акротены — тонкие булавовидные щупальца.

Актинофоры — щупальценосные выросты клеточного тела сукторий. Термин также иногда используется для обозначения участков тела суктории, на которых расположены щупальца (Янковский, 2007), однако мы считаем нецелесообразным его расширенное толкование.

Анизотомия — неравное деление клеточного тела надвое.

Гиперфоретическая псевдоколония — группа особей одного вида, которая сформировалась за счет оседания дочерних особей на материнскую особь.

Диминутивное почкование — наружное почкование, в результате которого последовательно формируются несколько бродяжек, при этом от материнской клетки остается только небольшой фрагмент, который гибнет.

Изотомия — равное деление клеточного тела надвое.

Монотомия — деление клеточного тела надвое.

Мукотека — постоянная мукозная оболочка (раковина) вокруг тела.

Пахитека — уплотненный кортекс у сукторий (не гомологичен раковине).

Пахитены — палочковидные щупальца.

Полураковина, семитека, гемитека — раковина, закрывающая только часть клеточного тела.

Псевдоделение — форма наружного почкования у некоторых подофриид, при котором формируется очень крупный томит, такое почкование внешне выглядит как продольное деление надвое.

Псевдоколония — группа особей одного вида, объединенных в группу, могут образовывать общую мукозную раковину, но не соединены между собой.

Псевдостил — стеблевидная структура, которая образуется за счет того, что стенки раковины (стилотеки) сужаются книзу, при этом не образуя настоящего стебелька.

Скопулоид — группа мешковидных ампул, снабженных сетью фибрилл, которыми секретирется стебелек; также участок тела, которым бродяжка прикрепляется к субстрату, при импрегнации бродяжек сукторий имеет вид аргентофильного пятна.

Стилотека — раковина, не имеющая настоящего стебелька, прикрепление к субстрату осуществляется псевдостилом или основанием раковины.

Томит — продукт деления надвое или почкования у инфузорий.

Томосфера — зародышевая камера сукторий с внутренним почкованием (эндогеммией). Мы считаем целесообразным использовать этот термин также для сукторий с инверсогеммией.

Трофонт — питающаяся (взрослая) стадия инфузорий.

Трофотомия (реактивное почкование) — способ бесполого размножения, при котором весь трофонт без деления формирует локомоторную цилиатуру и отделяется от прикрепительной органеллы (стебелька).

Физон — эпикон в виде вздутия стебелька. В нашей трактовке (Довгаль, 1998), любое нечашевидное расширение стебелька.

Фиксон — прикрепительный комплекс у сидячих инфузорий.

Филлы — опорные микрофибриллярные пластинки в щупальцах сукторий.

Флексотены — очень тонкие извитые акротены.

Цинктум — прикрепительное кольцо некоторых сукторий и перитрих в виде двух замкнутых или незамкнутых, крючкообразно или петлеобразно изогнутых базальных выростов тела либо стебелька. Для случая, когда такой вырост только один, нами (Довгаль, 1998) предложен термин *гемицинктум*.

Эпидиск — усложненная зона контакта стебелька с телом, когда стебелек погружен в особую камеру в основании клеточного тела, снабженную системой фибрилл. Нами (Довгаль, 1998) обозначены такие структуры, как эндостил (термин, который А.В. Янковский (1973б) использовал по отношению к хонотрихам).

Эпикон — апикальное чашевидное расширение стебелька.

МОРФОЛОГИЯ ТРОФОНТОВ

Тело сукторий обычно имеет размеры от 100 до 200 мкм, некоторые офриодендриды достигают 800 мкм, *Dendrosoma radians* — 2000 мкм (Довгаль, 1996) или даже 5000 мкм (Batisse, 1994).

Форма трофонтов сукторий очень разнообразна, что связано с прикрепленным образом жизни, топографией субстрата, факторами среды, отсутствием ресничек (Batisse, 1994), а также с замещением ротового аппарата — своеобразного центра, определяющего форму цилиат — многочисленными щупальцами (Довгаль, 1996).

Ориентация клетки инфузорий устанавливается по морфологии их соматического фибриллярного аппарата. Принято, что кинетодесмальные фибриллы, расположенные в кортексе у инфузорий, направлены вперед и вправо от соматических ресничных рядов (кинет), с которыми они ассоциированы (правило десмодексии) (Lynn, 2008). По этому признаку определяют морфологические передний и задний концы клетки.

Однако у трофонтов сукторий фибриллярный аппарат редуцирован, поэтому зона, близкая к месту прикрепления стебелька (или месту прикрепления суктории к субстрату), условно обозначается как базальная. Ось, проходящая от точки прикрепления перпендикулярно субстрату, считается морфологической, или главной (Batisse, 1994).

А. Батисс (Batisse, 1994) различает 5 морфотипов щупальцевых инфузорий, соответствующих различным типам симметрии.

У сукторий с монаксонным типом тело сферическое, овальное или коническое, стебельчатое, щупальца не собраны в пучки. Симметрия неопределенная, с одной главной осью. Такой тип отмечается у подофриид, некоторых эфелотид, текацинетид и эвагиногеммин рода *Prodiscophrya* Kormos, 1935.

Гомаксонный тип отличается от предыдущего утратой стебелька. Имеются несколько осей симметрии и главная ось, проходящая через центр зоны формирования томита и сократительную вакуоль. Характерен для планктонных форм или паразитов родов *Sphaerophrya* Claparede et Lachmann, 1859 и *Endosphaera* Engelmann, 1876.

Радиальный (лучевой) тип наблюдается у пирамидальных или призматических сукторий, имеющих, по крайней мере, 2 плоскости симметрии. Тело обычно сплюсненное, например у *Acineta* Ehrenberg, 1834 или *Discophrya* Lachmann, 1859. У *Tokophrya quadripartita* (Claparede et Lachmann, 1859) 4 плоскости симметрии, у *Metacineta* Bütschli, 1889 — 4–8. К этому типу также относятся полусферические сосущие инфузории — гелиофрииды и дендрокметиды, плоскости симметрии у них проходят через пучки щупалец или основания разветвленных щупалец.

Билатеральный тип отличается единственной плоскостью симметрии и асимметрией в распределении поверхностных структур (щупалец, актинофоров). Такой тип симметрии имеют *Tokophrya carchesii* (Claparede et Lachmann, 1859) и виды рода *Ophryodendron* Claparede et Lachmann, 1859.

Неправильный тип характерен для трофонтов с разветвленным телом или со своеобразными по форме актинофорами, несущими щупальца (*Trichophrya* Claparede et Lachmann, 1859, *Dendrosoma* Ehrenberg, 1838 и т. п.). Молодые особи представителей этих родов часто имеют более правильную форму.

Согласно нашим представлениям (Довгаль, 2000), существуют две основные жизненные формы сидячих простейших, которые отражают разные

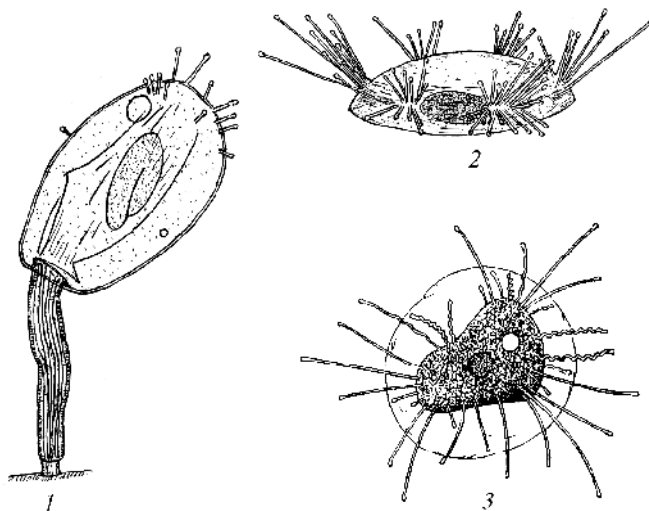


Рис. 1. Жизненные формы сукторий:

1 — поднятая над субстратом, стебельчатая — *Discophrya lichensteinii* (Claparede et Lachmann, 1859) (оригинал); 2 — распластанная по субстрату — *Heliophrya rotunda* (Hentshel, 1916) (оригинал); 3 — планктонная — *Mucophrya pelagica* Gajewskaja, 1928 (из C.R. Curds, 1992)

Fig. 1. The life-forms in suitorian ciliates:

1 — elevated over substrate, stalked form — *Discophrya lichensteinii* (Claparede et Lachmann, 1859) (original); 2 — flattened form — *Heliophrya rotunda* (Hentshel, 1916) (original); 3 — planktonic form — *Mucophrya pelagica* Gajewskaja, 1928 (from C.R. Curds, 1992)

направления их адаптации к гидродинамическим нагрузкам — стебельчатые, поднятые над субстратом, и распластанные по субстрату. Обе формы представлены у сосущих инфузорий. Третья жизненная форма сукторий — лишённые прикрепительных органелл, часто радиально симметричные — характерна для планктонных видов (рис. 1) или комменсалов кишечника млекопитающих.

Необходимо отметить, что к одному и тому же морфотипу или жизненной форме нередко относятся представители неродственных таксонов сукторий, здесь много случаев параллелизма.

Некоторые виды сукторий, особенно *Dendrosoma radians*, в литературе ошибочно называют колониальными. На самом деле колониальность для сукторий, видимо, не характерна. *D. radians* имеет очень разветвленное клеточное тело, но это не колония. У данной суктории, например, один макронуклеус, ответвления которого заходят в отдельные ветви тела.

Возможно, отсутствие колоний у сукторий связано с их хищничеством, так как колониальность, например, дает преимущества в питании сидячим седиментаторам, таким, как перитрихи (Konstantynenko, Dovgal, 2009), но не хищникам.

Однако для сукторий известны псевдоколонии, когда несколько особей вида поселяются в виде компактной группы, секретирова при этом общую муконную раковину. Такие формы известны у некоторых соленфриид.

В случае дефицита субстрата суктории могут формировать гиперфоретические колонии (Янковский, 1985), что характерно для *Periacineta gyrini* Dovgal, 1993 (Довгаль, 1993а), но особенно хорошо выражено у *P. mexicana* Mayèn-Estrada, Mariño-Pérez et Dovgal, 2010 (Mayèn-Estrada et al., 2010) (рис. 2). Настоящие колонии образуются неполным расхождением дочерних клеток в процессе бесполого размножения или, например у перитрих, за счет секреции этими дочерними клетками общего стебелька либо общей раковины. В отличие от них, псевдоколонии формируются оседанием на поверхность клеточного тела или раковины суктории бродяжек своего же вида (чаще образованных этой же особью), которые затем проходят метаморфоз и становятся трофонтами.

Снаружи клетка сукторий покрыта пелликулой, которая довольно устойчива к лизису после смерти организма и перевариванию пепсином. Пелликула долго сохраняется после гибели некоторых сукторий и трактуется некоторыми авторами как остатки раковины (что упоминает А.В. Янковский (2007)

Рис. 2. Гиперфоретическая псевдоколония *Periacineta mexicana* Mayèn-Estrada, Mariño-Pérez et Dovgal, 2010 (фото Р. Марино-Перес)

Fig. 2. Hyperphoretic pseudocolony of *Periacineta mexicana* Mayèn-Estrada, Mariño-Pérez et Dovgal, 2010 (photo of R. Mariño-Pérez)



для гелиофриид). Поверхность пелликулы покрыта хорошо развитым слоем гликокаликса, достигающим, в частности у гелиофрий, 500 нм. Сама пелликула состоит из клеточной мембраны, под которой находится вторичная мембрана, образующая альвеолярные сумки. Эта альвеолярная мембрана содержит также филаменты из полисахаридов.

Эпиплазма (периплазматическая мембрана) представляет собой слой белковых фибрилл под пелликулой. У некоторых форм с ракообразных (*Podophrya* spp., *Tokophrya* spp., *Acineta* spp.) этот слой очень тонкий (50—70 нм) и однородный. У *Discophrya* spp., *Dendrocometes* spp. и *Dendrosomides* spp. эпиплазма, напротив, очень толстая — 3 мкм, дифференцирована на тонкие гранулированные слои и соединена с пелликулой множеством микрофибрилл. Альвеолярная эпиплазма, описанная Б. Колла (Collin, 1912) для *Choanophrya infundibulifera* (Hartog, 1880) и *Ephelota gemmipara* (Hertwig, 1876), на самом деле является артефактом, возникающим в результате гипертрофии альвеол в нижнем слое эпиплазмы (Batisse, 1994). За счет эпиплазмы могут формироваться гребни и сеть утолщений в форме многогранников, как на апикальной поверхности *Actinocyathula* sp.

Совокупность пелликулы и эпиплазмы у сукторий образует единую плотную структуру, которую обозначают термином «кортекс» (реже — «пахитека»).

Как указывалось, ресничный аппарат развит только у бродяжек сукторий, кроме вермигеммин. У трофонтов всегда, за исключением фальзакролептин, имеются кинетосомы, расположенные на кортексе около аксонем щупалец и, возможно, принимающие участие в формировании щупалец в онтогенезе (Hitchen, Butler, 1973b). В некоторых случаях кинетосомы локализованы у поры сократительной вакуоли или формируют анархическое поле на апикальной поверхности клетки трофонта. Кинетосомы сукторий имеют классическую структуру и снабжены обычной системой фибрилл: кинетодесмальными фибриллами, постцилиарными микротрубочками и поперечными (трансверсальными) фибриллами. Однако у трофонтов перечисленные дериваты кинетосом слабо развиты (Серавин и др., 1977; Seravin, Gerassimova, 1978). Они играют существенную роль в процессе формирования томита, как у токофрий (*Millechia*, Rudzinska, 1972) или ацинет (Bardale, 1970). У аллантосом кинетосомы (прокинетосомы) многочисленны также в глубине цитоплазмы и не связаны с сократительной вакуолью (Sundermann, Paulin, 1981).

Кроме щупалец, кинетосом и сократительных вакуолей в клетке трофонтов сукторий мало структур, снабженных микрофиламентами. В теле некоторых щупальцевых инфузорий имеются прерывистые (*Heliophrya* sp., *Trichophrya* sp.) или непрерывные (*Dendrocometes* sp., *Cyclophrya* sp., *Allantosoma* sp.) слои микротрубочек, выполняющие опорную функцию (Sundermann, Paulin, 1981). Также есть микротрубочки, локализованные в околостебельковой зоне, как у *Tokophrya* sp., или в актинофоре, как у *Loricodendron* sp. (Batisse, 1994). Сходные опорные структуры имеются у *Stylocometes digitatus* (Cla-

parede et Lachmann, 1859) (Maccagno, 1934), *Ophryodendron* sp. и *Asterifer faurei* (Guilcher, 1950) (Collin, 1912; Guilcher, 1951). У *Ephelota gemmipara* пучки микротрубочек расположены в базальной эпиплазме (Grell, Benwitz, 1984) и, вероятно, выполняют функцию поддержки апикального кортекса, несущего щупальца.

В цитоплазме у сукторий нет особых зон, характерных, например, для хонотрих, в частности не выражена экто- и эндоплазма. В ней имеется обычный набор клеточных органелл. Митохондрии мелкие (0,7—1,0 мкм), овальные, с трубчатыми кристами. Часто распределены равномерно по клетке, иногда отмечается их скопление в зонах активности — апикальном кортексе у функционирующих щупалец (Canella, 1957) или в цитоплазматическом мостике между трофонтом и томитом перед отделением последнего (Fox et al., 1988). У сукторий, обитающих в анаэробных условиях (*Allantosoma* sp., *Cyathodinium* sp., *Enchelyomorpha vermicularis*), вместо митохондрий имеются гидрогеносомы, содержащие гранулы и покрытые простой мембраной (Sundermann, Paulin, 1981; Foissner, Foissner, 1995).

Типичный комплекс Гольджи у сукторий не обнаружен. Вместо него имеются несколько диктиосом (у *Tokophrya infusionum* (Stein, 1859) от 3 до 17), чаще расположенных возле сократительной вакуоли.

Эндоплазматический ретикулум бывает гладкий и шероховатый. На нем, по некоторым данным (Batisse, 1994), формируются лизосомы, гаптоцисты и так называемые плотные тельца, или соленоциты.

Пищеварительные вакуоли образуются у основания щупальца и часто содержат клеточные органеллы жертв (вакуоли, митохондрии, реснички, трихоцисты). У некоторых сукторий (*Trematosoma* sp.) в вакуолях отмечались также бактерии. Процесс переваривания пищи обычно достаточно быстрый, по некоторым наблюдениям (Batisse, 1994), митохондрии и трихоцисты жертв перевариваются медленнее, чем другие структуры.

Цитопрокт у сукторий отсутствует, непереваренные остатки пищи накапливаются в цитоплазме. Кроме того, в цитоплазме сосущих инфузорий могут содержаться пигменты жертв: каротиноиды, хлорофиллы, фикобилины. У *Capriniana piscium* (Bütschli, 1889) с жабр рыб в цитоплазме найден меланин из эпителиальных клеток хозяина. В цитоплазме сукторий также имеются гранулы гликогена и крупные липосомы, особенно у расселительных стадий.

Макронуклеус у сукторий всегда один. Для этих инфузорий, по-видимому, вообще не характерна полимеризация вегетативного ядра. Регистрируемое иногда наличие нескольких макронуклеусов свидетельствует о какой-либо патологии (Batisse, 1994).

Макронуклеус сукторий бывает разной формы, которая имеет важное систематическое значение. У мелких видов он сферический или овальный; у крупных сукторий с разветвленным или неправильной формы телом — часто лентовидный или разветвленный.

Морфология макронуклеуса, как правило, классическая, характерно наличие оболочки из двух мембран. Кариолимфа светлая, содержит несколько нуклеол, светопреломляющих гранул, скоплений рибосом, которые иногда связаны с пучками микротрубочек, не контактирующих с хроматином. Имеются мелкие гранулы и клубки микрофибрилл, Фельген-положительные и чувствительные к АТФазе (Hauser, 1972).

Особый случай представляет макронуклеус эфелотид в форме «короны» с отростками, направленными к основаниям щупалец. По данным К.А. Микрюкова (1997), оболочка макронуклеуса этих сукторий в области отростков

имеет впячивания, в которые погружены основания аксонем ловчих щупалец. По-видимому, в этом случае вегетативное ядро выполняет дополнительную механическую функцию, обеспечивая подвижность этих органелл. Такая структура имеет определенное конвергентное сходство с соединениями аксоподий и ядерной оболочки у саркодин *Sticholonche zanclea* Hertwig, 1877, отряда Тахородиды Fol, 1883, что связано со сходством функций (Довгаль, 2000).

Микронуклеусы у щупальцевых инфузорий, как правило, многочисленны и неравномерно распределены вокруг макронуклеуса, реже — во впячиваниях последнего. Только у некоторых сукторий (*Paracineta* sp., *Tokophrya* sp., *Prodiscophrya solaris* (Stein, 1859)) имеется один мелкий (около 2 мкм) микронуклеус. Микронуклеусы сукторий представляют собой компактные сферические тельца, расположенные в кариолимфе. Нуклеолы отсутствуют. По их периферии у *Luxophrya limbata* (Maupas, 1881) имеется тонкое светлое пространство, содержащее цилиндрические кристаллические тельца и фибриллы, играющие, возможно, важную роль при делении (Hauser, 1972).

Структура сократительной вакуоли у сукторий сходная с таковой у свободноживущих инфузорий (Барделе, 1969). Сократительные вакуоли представлены у всех сукторий — пресноводных, морских и паразитических. Их количество может варьировать, оно зависит от вида, возраста и размера сукторий. У экзо- и эндогеммин их обычно 1—2, у эвагиногеммин, как правило, несколько, иногда, например у *Discophrya ochthebii* Matthes, 1954, может быть несколько десятков.

Наружный скелетный аппарат представлен у сукторий раковиной различного типа, а также в виде стебельков. Перечисленные признаки рассматриваются некоторыми авторами (Янковский, 1981; Batisse, 1994; Довгаль, 1996) в качестве важных систематических признаков.

Стебелек представляет собой цилиндрическое образование, часто очень длинное, покрытое оболочкой, иногда складчатой или телескопической, составленной из нескольких тонких слоев. В толще стебелька содержатся фибриллярные шнуры, пространство между которыми заполнено матриксом. Иногда фибриллы объединяются в пучки, между которыми также есть матрикс. При расположении по периферии стебелька фибриллы могут создавать иллюзию пустотелости.

У *Dendrocometes paradoxus* Stein, 1852 между вентральной стороной животного и поверхностью субстрата (жабры гаммаруса) в краевой зоне образуется клиновидное на разрезе базальное кольцо, которое гомологично стебельку других сукторий (Барделе, 1969). Внешне сходная структура у *Cyclophrya magna* Gönner, 1935 также представляет собой видоизмененный стебелек, очень широкий и укороченный (Lanners, 1978).

За счет аллометрического роста апикальной части стебелька часто формируется полураковина — базотека, покрывающая нижнюю часть зооида, или раковина, которая покрывает тело инфузории полностью. Кроме того, встречается еще стилотека — зооид соединен с раковиной в области ее устья. Базальная часть стилотеки разрастается в пустотелый стебелевидный вырост — псевдостил, с помощью которого, собственно, и происходит прикрепление к субстрату. Также может быть слизистая (муциновая, мукозная) раковина — мукотека, но при этом обычно имеется и тектиновый стебелек, или ножка. Слизистая раковина формируется у сукторий за счет гипертрофии гликокаликса, к которому могут приклеиваться инородные частички (песчинки, раковины диатомей, фораминифер и т. п.), т. е. может образовываться раковина агглютиноидного типа.

В некоторых семействах сукторий, например Periacinetidae Jankowski, 1978, представлены все типы раковин, т. е. даже в пределах таксона сравнительно невысокого ранга структуры, связанные с прикрепленным образом жизни, формировались параллельно.

Отдельные виды различаются по форме, степени развития раковины или форме ее устья. Она может иметь разнообразную форму: цилиндрическую, пирамидальную, чашевидную и т. п. У видов рода *Metacineta* раковина структурированная, секретируется в виде сборки из шестигранных призм (кристаллин), соединенных гранулярным слоем, что придает ей большую прочность (Batisse, 1994).

Для стебельчатых сукторий характерно большое разнообразие способов соединения стебелька, раковины и тела инфузории. Между стебельком и раковинной у *Acineta compressa* Claparede et Lachmann, 1859 расположено особое тектиновое образование — папилла. Довольно сложная структура расположена между стебельком и телом байкальской токофриины *Tokophrya ornata* Gajewska, 1933, обитающей на гаммаридеях. Для сукторий рода *Spongiarcon* Jankowski, 1980, живущих в каналах и оскулюмах губок, характерны образование выростов тела и полимеризация стебелька для «заякоривания» в тканях губок (Янковский, 1981). Часть сукторий утратила стебельки в связи с переходом к планктонному (*Sphaerophrya* sp., *Mucophrya pelagica* Gajewska, 1926) или паразитическому (*Sphaerophrya* sp., *Pseudogemma* sp.) образам жизни (Довгаль, 1998).

Щупальца — наиболее характерные структуры сосущих инфузорий. А.В. Янковский (1981) насчитывал до 15 типов щупалец у сукторий. Морфология щупалец имеет диагностическое значение (Янковский, 1981; Довгаль, 1996; Dovgal, 2002b). Кроме того, для видовой диагностики существенными могут быть количество и расположение щупалец, а также их способность к сокращению.

У большинства сукторий несколько щупалец, только отдельные формы однощупальцевые (*Pseudogemma* spp., *Urnula* spp.) или лишены щупалец на стадии трофонты (*Endosphaera* spp., *Tripanococcus rotiferorum* Stein, 1867).

Как указывалось, типичное щупальце сукторий представляет собой цилиндрический вырост клетки, снабженный дистальным утолщением — головкой — и частично погруженный внутрь тела. Толщина щупалец обычно составляет 1—2 мкм, длина может превышать 100 мкм (Bardele, 1974). Авторы работ XIX — начала XX в. описывали «внутренний канал» щупальца, по которому собственно и происходит «высасывание» жертвы. При этом щупальце сокращается и утолщается, его поверхность становится складчатой, головка расширяется.

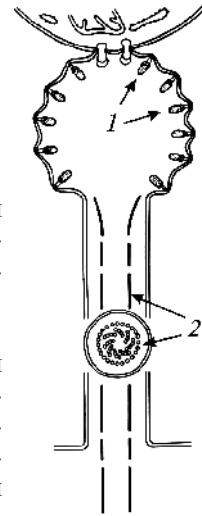
С применением электронной микроскопии установлено, что «внутренний канал» щупалец сукторий представляет собой комплекс микротрубочек (Rudzinska, 1965), или аксонему (Batisse, 1994). Более детальные исследования (Jurand et al., 1965; Batisse, 1966a, b; Bardele, Grell, 1967; Paulin et al., 1969; Hauser, 1970) показали, что количество микротрубочек щупалец может значительно варьировать у разных видов. Например, у *Tokophrya infusionum* отмечено 49 микротрубочек (Rudzinska, 1965), у *Acineta tuberosa* — 56 (Bardele et al., 1967). У *Ephelota gemmipara*, *Dendrocometes paradoxus* и *Choanophrya infundibulifera* на одно щупальце приходится от 200 до 400 микротрубочек (Batisse, 1966a; Bardele, 1972; Hitchen et al., 1973a). Однако, несмотря на такие количественные различия, общая схема их расположения остается неизменной и характерной только для сукторий (Lynn, Foissner, 1994).

В щупальцах имеется два слоя микрофибрилл (рис. 3). Наружный слой — это цилиндр из простых, не связанных между собой микротрубочек, внут-

Рис. 3. Схема строения щупальца сукторий (по С.Ф. Барделе, 1972):
1 — гаптоцисты; 2 — микротрубочки

Fig. 3. The structure (schematic drawing) of the suctorian tentacle (after
С.Ф. Bardele, 1972):

1 — haptocysts; 2 — microtubules



ренный организован в виде нескольких перекрывающихся лент или складок микротрубочек, направленных под небольшим углом от периферии к центру щупальца. Количество таких складок характерно и для вида.

Цилиндрическая часть щупальца покрыта оболочкой, окружающей также аксонему щупальца. Оболочка является продолжением соматического кортекса и включает клеточную и альвеолярную мембраны, гликокаликс (более тонкий, чем у остальной клетки) и эпиплазму. Имеются кортикальные поры. Эпиплазма становится тоньше от основания щупальца к головке за счет редукции субальвеолярного слоя и заканчивается у терминального конца.

На дистальном конце щупалец (в головке), под перилеммой, расположено обычно несколько коротких грушевидных экструсом (Rudzinska, 1965; Bardele et al., 1967; Batisse, 1967). М. Рудзинска (Rudzinska, 1965) называла их «ракетообразными тельцами», французские авторы (Batisse, 1967) — «фиалоцистами». В настоящее время чаще используется термин Х. Барделе и соавт. (Bardele et al., 1967) — «гаптоцисты» (рис. 3, 1).

По своей структуре гаптоцисты близки к токсицистам хищных инфузорий и в классификации экструсом рассматриваются как их разновидность (Hausmann, 1978; Герасимова, 1989).

Размеры гаптоцист от 200 до 300 нм, они состоят из задней луковичи, которая выгнута в куполообразное расширение, переходящее в «горлышко», и наполнена плотным веществом, вероятно токсичным. Гаптоцисты размещены рядами под пелликулой головки и удерживаются микрофибриллами или мембранной капсулой. На клеточной мембране расположены розетки из выростов вокруг воротничков гаптоцист, которые служат «предохранителями» от спонтанных выбросов этих экструсом (Bardele, 1974), при этом к мембране под ними прикреплены микрофибриллы (Hauser, van Eys, 1976). В середине головки находятся электронно-плотные овальные тельца.

Гаптоцисты имеются в щупальцах сукторий постоянно, обновляясь по мере разрушения в процессе функционирования. Они проникают в головку из цитоплазмы, поднимаясь по муфте щупальца. Иногда встречаются в просвете аксонемы. Фрагменты использованных гаптоцист поступают в цитоплазму, в которой подвергаются лизису. Синтез гаптоцист происходит в эндоплазматическом ретикулуме. Как установлено для *Tokophrya* sp. и *Dendrosoma radians*, пузырьки ретикулума вытягиваются в воротничок, их остатки превращаются в луковичу (Batisse, 1994).

По мнению некоторых авторов (Spoon et al., 1976), у *Cyclophrya magna* формируются группы «прегаптоцист». Такие же группы зафиксированы у *Paracineta* sp. (Hauser, 1970), *Acineta* sp. (Bardele, 1970) и *Ephelota* sp., в последнем случае предполагается, что они происходят от пузырьков эргастоплазмы (Benwitz, 1982). В работе А. Батисса (Batisse, 1967) приводится схема развития этих экструсом. Однако другие авторы (Bardele, 1972) считают, что отдельные стадии формирования гаптоцист в данном случае являются артефактами, связанными с особенностями подготовки препаратов для электронной микроскопии.

В головке и цилиндрической части щупалец питающихся сукторий обычно видны осмиофильные гранулы, близкие по размерам к гаптоцистам. Их функция остается неизвестной. По мнению Х. Барделе (Bardele, 1970), маловероятно, что эти образования являются предшественниками гаптоцист. А. Батисс (Batisse, 1967) приписывает осмиофильным гранулам литическую функцию, хотя их контакт с цитоплазмой жертвы пока не отмечался. Наиболее правдоподобно предположение (Bardele, 1974), что осмиофильные гранулы представляют собой мембранные структуры и возможно являются материалом для образования пищеварительных вакуолей.

Как указывалось, для сукторий характерно значительное разнообразие щупалец, морфологически отличающихся от типичных.

В частности, у аллантосом щупальца короткие, плотные, их аксонема в сечении звездообразная (Sundermann, Paulin, 1981), что, возможно, связано с необходимостью укрепления щупалец в связи с обитанием этих сукторий в кишечнике млекопитающих. У представителей другой группы кишечных сукторий — циатодиниид — сильно редуцированные щупальца (эндосприты, хилостили) расположены рядами на поверхности «вестибулярной впадины». Аксонема этих щупалец классическая, глубоко погружена в эндоплазму. Головка редуцирована до небольшого выступа над кортексом, снабженного единственной гаптоцистой (Paulin et al., 1969).

Эндосприты очень похожи на сильно укороченные щупальца паразитических сукторий *Phalacrocleptes* Kozloff, 1966. Головка последних уплощена, имеется одна очень крупная гаптоциста, аксонема редуцирована до единственного кольца из 16 микротрубочек (Lom, Kozloff, 1967). Вероятно, такие щупальца утратили трофическую функцию и служат только для прикрепления сукторий к щупальцам полихет-сабеллярий.

Сходная редукция части щупалец, выполняющих только функцию прикрепления, наблюдается у обитающей на жабрах пресноводных рыб суктории *Capriniana piscium*.

У *Choanophrya infundibulifera*, живущей на циклопах и питающейся остатками пищи последних, щупальца особого типа — воронковидные. У паразитической суктории *Rhyncheta cyclopum* Zenker, 1866 щупальце чрезвычайно длинное и подвижное.

Щупальца иных типов, например палочковидные и близкие к ним, разветвленные, отличаются от булавовидных также редукцией головки, различной морфологией дистального конца щупалец. В отличие от булавовидных у палочковидных и разветвленных щупалец очень толстый слой эпиплазмы, они несократимы (Bardele, 1972).

Известны случаи функциональной и морфологической дифференциации щупалец у сосущих инфузорий, которые чаще связаны с разделением функций захвата пищи и ее поедания.

У некоторых подофриид, например у *Luxophrya limbata*, имеются обычные щупальца и удлиненные, очень сократимые и снабженные головками с увеличенным количеством гаптоцист, которые, по мнению некоторых авторов (Kahl, 1934; Batisse, 1994), специализированы для захвата жертв и транспорта последних к обычным, «высасывательным» щупальцам. Значительно больше такая специализация выражена у *Acinetopsis rara* Robin, 1879. Эта инфузория питается сукториями рода *Ephelota* Wright, 1859, часто существенно превышающими *A. rara* по размерам. Одно или два щупальца последнего выполняют функцию ловчих. С их помощью ацинетопсис находит добычу (клетку эфелоты), захватывает ее, отрывает от стебелька и перемещает к высасывательным щупальцам. Ловчие щупальца имеют обычную ультраструктуру,

но они гигантские, по размеру превышают саму инфузорию, подвижные, с многочисленными складками микротрубочек и головкой, очень богатой гаптоцистами. Остальные щупальца намного меньше, их головки лишены гаптоцист (Grell, Meister, 1982).

У эфелотид сходная специализация обеспечивается другим способом. У этих сукторий есть два типа щупалец: ловчие и сосущие, отличающиеся как по ультраструктуре, так, вероятно, и по происхождению. Сосущие щупальца имеют обычную морфологию и располагаются на апикальной поверхности клетки. Ловчие расположены вокруг сосущих и по своей организации существенно отличаются от последних. У них отсутствуют головки, но основное отличие сводится к осевым структурам. Сложноорганизованный пучок микротрубочек начинается в особых карманах на апикальных выростах макронуклеуса. Кроме того, к выходящим из ядерных карманов аксонемам присоединяются дополнительные микротрубочки. Крайне сложная аксонемная решетка формируется еще внутри ядерного кармана (Микрюков, 1997), расположение микротрубочек на поперечном срезе щупалец удивительно сходно с таковым в аксоподиях некоторых солнечников. Аксонема ловчего щупальца проходит по всей его длине и заканчивается терминально. По всей длине щупальца и на его верхушке располагаются группы вполне типичных по строению гаптоцист. Из-за наличия хорошо развитого комплекса микротрубочек ловчие щупальца эфелотид способны сокращаться и совершать сложные поперечные движения, по крайней мере, у нескольких видов.

МОРФОЛОГИЯ БРОДЯЖЕК

Бродяжки сукторий снабжены локомоторной цилиатурой или, по крайней мере, инфрацилиатурой. Исключение составляют расселительные стадии паразитических фальзакроклептин.

Однако в целом организация клетки бродяжек близка к таковой у других свободноплавающих инфузорий. В связи с этим, в отличие от трофонтов сукторий, правило десмодексии применимо по отношению к их расселительным стадиям. Очевидно, что для получения данных о строении бродяжек необходима электронная микроскопия, но пока в таком аспекте были изучены бродяжки единичных видов, в частности суктории *Enchelyomorpha vermicularis*. При этом оказалось, что у бродяжки этого вида функциональный и морфологический полюса не совпадают, т. е. она плавает задним концом вперед (Foissner, Foissner, 1995).

В остальных случаях ориентация клеток бродяжек сукторий определяется условно, по направлению их плавания или ползания. На антеро-вентральном полюсе расположен скопулоид, которым бродяжка прикрепляется. Этот полюс соответствует базальному у трофонта. У примитивных форм ресничная зона располагается на вентральной поверхности, затем проходит антеро-трансверсально, огибая скопулоид. Правая и левая дорсальные стороны и задний полюс, соответствующий апикальному у трофонта, определяются таким же образом.

Морфология кортекса в общем соответствует таковой у трофонтов. Для нее характерно только отсутствие наружных скелетных образований и наличие более тонкой эпиплазмы. Гликокаликс, напротив, более толстый и, возможно, предохраняет бродяжку от щупалец материнской клетки (Batisse, 1994).

Кортекс бродяжки включает следующие компоненты: наружная мембрана, снабженная порами; внутренняя мембрана, ограниченная очень упло-

щенным альвеолярным слоем (около 35 нм); тонкий фиброзный слой, переходящий в слой эпиплазмы; толстый (около 0,3 мкм), плотный слой собственно эпиплазмы, прорывающийся кинетосомами и порами; фибриллы, связанные с кинетосомами; многочисленные мешочки эргастоплазмы. Поры диаметром около 125 нм гомологичны парасомальным мешочкам других цилиат. Дорсальная сторона бродяжки имеет аналогичную структуру, но на ней отсутствуют реснички. Под эпиплазмой есть области безресничных кинетосом, сравнимые с таковыми у перитрих.

Локомоторный аппарат у томитов обычно хорошо развит и, по мнению А. Батисса (Batisse, 1994), гомологичен главному ресничному полю других цилиат. Содержит от 3 до 20 кинет, опоясывающих передний полюс. Имеется также вентральное ответвление, иногда отделенное сзади вторичным полем ресничек. Кинеты содержат ряд соматических монокинетид. Каждая кинетосома по сторонам имеет два парасомальных мешочка и снабжена кинетодесмальными и трансверсальными фибриллами, а также постцилиарными микротрубочками. В отличие от трофонтов у бродяжек сукторий дериваты кинетосом достаточно хорошо развиты (Mignot, Puytorac, 1968; Batisse, 1972). Особенно хорошо развиты постцилиарные микротрубочки. Согласно разработанной Л.Н. Серавиным и З.П. Герасимовой классификации, эктоплазматическая фибриллярная система бродяжек сукторий может быть отнесена к постцилиарному типу (Герасимова, Серавин, 1976; Серавин, Герасимова, 1977; Seravin, Gerassimova, 1978).

Реснички имеют обычное строение, только у *Cyathodinium* sp. они снабжены особой протеиновой муфтой (Paulin, Corliss, 1969). У червеобразных томитов, например у *Dendrosomides* sp., только на апикальном полюсе расположены неподвижные реснички с редуцированной (имеющей только 7 простых микротрубочек) аксонемой.

У бродяжки *Discophrya copernicana* Wietrzykowski, 1914 локомоторная цилиатура сосредоточена на вентральной стороне тела (Plachter, 1979). Дорсальная сторона практически лишена ресничек, кроме одного продольного ряда прямых длинных ресничек, заканчивающихся перед цитоплазматической верхушкой. Функция последних не установлена. Как полагал Г. Плахтер (Plachter, 1979), они способствуют стабилизации движения бродяжки, которая при плавании вращается вокруг своей оси, описывая вытянутую спираль. По мнению А. Батисса (Batisse, 1994), их функция, возможно, сенсорная.

Антеро-вентральная зона скопулоида сукторий сходна со скопулой перитрих, но, в отличие от последней, не содержит кинетосом. Скопулоид представляет собой округлое впячивание кортекса, пронизанное крупными порами, внутренняя поверхность которых покрыта одиночной мембраной. Вглубь эпиплазмы от скопулоида идут фибриллярные и микротрубочковые пучки, которые проникают в клетку. У этих пучков скапливаются крупные сферические тельца — гетеросомы, вероятно содержащие секрет стебелька.

Морфология бродяжек сукторий менее разнообразна, чем трофонтов, тем не менее было предпринято несколько попыток их классификации (Guilcher, 1948a, 1951; Kormos, Kormos, 1957). Как отмечал А. Батисс (Batisse, 1994), могут различаться «голотрихо-», «гипотрихо-» и «перитрихообразные» томиты.

Несмотря на то что Йожеф и Катарина Кормош (Kormos, Kormos, 1957) пытались построить систему сукторий на основании особенностей морфологии бродяжек в совокупности с типами бесполого размножения, по нашему мнению, предлагаемые классификации морфотипов бродяжек достаточно искусственны, что признавал и А. Батисс. Кроме того, морфология бродяжек

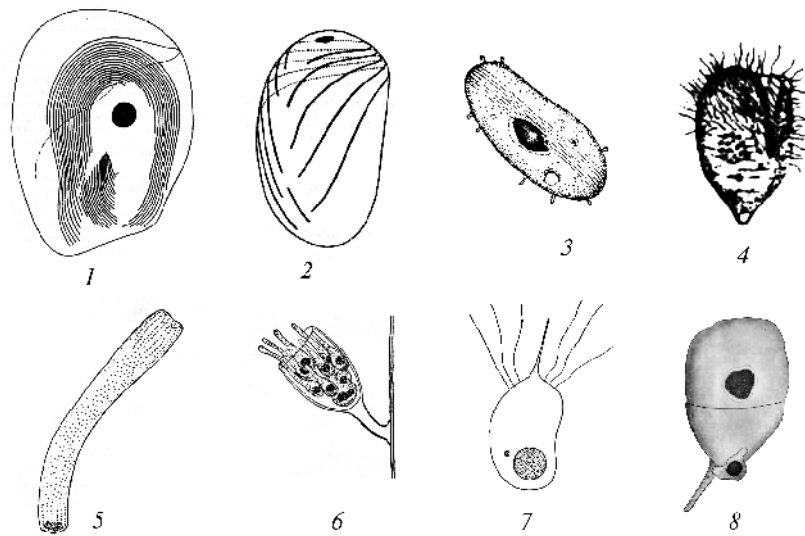


Рис. 4. Примеры бродяжек сукторий из разных морфотипов:

1 — бродяжка *Ephelota gemmipara* (Hertwig, 1876) с вентральной цилиатурой (по I. Guilcher, 1951); 2 — бродяжка *Acineta tuberosa* Ehrenberg, 1834 с субтранссверсальной цилиатурой (по I. Guilcher, 1951); 3 — бродяжка *Sphaerophrya parameciorum* Maupas, 1881 со щупальцами, полученными от материнской особи (по А.В. Янковский, 1963); 4 — трофонт (неотеническая бродяжка) *Cyathodinium conicum* Cunha, 1914 (из R.R. Kudo, 1946); 5 — червеобразная бродяжка *Dendrosomides paguri* Collin, 1906 (по I. Guilcher, 1951); 6 — колбовидные бродяжки (дактилозоиты) *Tachyblaston ephelotensis* Martin, 1909 (по K.G. Grell, 1950); 7 — бродяжка *Endosphaera terebrans* Matthes et Guhl, 1973 (по D. Matthes, W. Guhl, 1973); 8 — «амебодная бродяжка» (по B. Swarczewsky, 1908)

Fig. 4. The examples of suctorian swarmer morphological types:

1 — swarmer of *Ephelota gemmipara* (Hertwig, 1876) with ventral ciliature (after I. Guilcher, 1951); 2 — swarmer of *Acineta tuberosa* Ehrenberg, 1834 with sub-transventral ciliature (after I. Guilcher, 1951); 3 — swarmer of *Sphaerophrya parameciorum* Maupas, 1881 with tentacles which are obtained from maternal organism (after A.В. Янковский, 1963); 4 — trophont (neotenic swarmer) of *Cyathodinium conicum* Cunha, 1914 (from R.R. Kudo, 1946); 5 — vermiform swarmer of *Dendrosomides paguri* Collin, 1906 (after I. Guilcher, 1951); 6 — bottle-like swarmer (dactylozoites) of *Tachyblaston ephelotensis* Martin, 1909 (after K.G. Grell, 1950); 7 — swarmer of *Endosphaera terebrans* Matthes et Guhl, 1973 (after D. Matthes, W. Guhl, 1973); 8 — «amoeboid swarmer» (after B. Swarczewsky, 1908)

сукторий изучена значительно хуже, чем трофонтов. Выделенные морфологические типы томитов не соответствуют основным таксонам сукторий. Тем не менее некоторые признаки расселительных стадий имеют систематическое значение.

В монографии нами за основу принята классификация морфотипов расселительных стадий сукторий, приведенная в работе А. Батисса (Batisse, 1994), с добавлением в качестве отдельного морфотипа расселительных стадий внутриклеточных паразитов-эндосфериид. Кроме того, существование амебодных бродяжек одного из видов ацинет, описанного в конце XIX в., считается нами сомнительным.

В работе принимаются следующие морфотипы бродяжек (рис. 4):

1. Крупные бродяжки с вентральной цилиатурой. Такие формы образуются в результате различных процессов томитогенеза в разных таксонах класса Suctorea, а их сходство связано с сохранением некоторых архаичных особенностей строения.

К этой группе в первую очередь относятся бродяжки экзогеммин-эфелотид. Их клетка очень выпуклая с дорсальной стороны, на ее вентральной стороне расположено глубокое углубление подковообразной формы, в котором

расположена цилиатура, окружающая скопулоид. На поверхности томида имеются многочисленные зачатки (аксонемы) щупалец.

Бродяжки инверсогеммин-дискофриид обычно уплощенные или бобо-видные, также имеют вентральную ресничную зону, окружающую область скопулоида. Последняя сильно выдвинута к переднему концу тела.

Бродяжки инверсогеммин-дендрокометид также уплощенные, с перивентральным ресничным аппаратом, окруженным гипертрофированным прикрепительным кольцом, который гомологичен зоне скопулоида.

2. Мелкие бродяжки с субтрансверсальной цилиатурой. Характерны для эндогеммин-ацинетин. Они имеют дисковидную или чечевицеобразную форму. Ресничная зона начинается на вентральной стороне тела и продолжается трансверсально. Скопулоид расположен на функционально переднем полюсе клетки.

3. Бродяжки экзогеммин-подофриин и парацинетид — крупные, эллипсоидные, с поперечными или продольными рядами ресничек и многочисленными щупальцами на заднем конце тела. Скопулоид находится на переднем конце клетки. К ним, по нашему мнению, относятся лишенные скопулоида бродяжки анаэробной суктории *Enchelyomorpha vermicularis*.

4. Трофонты инверсогеммин-циатодиниид, по мнению многих авторов (Янковский, 1981; Batische, 1994), являются томидами, способными к неотении. Имеют грушевидную форму и сходны с упрощенной бродяжкой дискофриин, лишены скопулоида и снабжены обширной субтрансверсальной ресничной зоной, окружающей «вестибулярное» углубление, на поверхности которого расположены щупальца (эндосприты).

5. Червеобразные бродяжки. Характерны для офриодендрин (и других вермигеммин). Обычно веретенной формы, вытянутые, гибкие и подвижные. Рудименты ресничного аппарата расположены на особом бугорке и представляют собой несколько безресничных (и, вероятно, не функционирующих) анархических кинетосом, связанных с мукоцистами и экструсомами, сходными с токсичистами. На противоположном полюсе клетки находится скопулоид.

6. Колбовидные бродяжки — дактилозоиты — образуются у стебельчатой стадии паразита сукторий-эфелотин *Tachyblason ephelotensis* Martin, 1909 последовательной вермигеммией. Дактилозоиты лишены ресничек и снабжены на переднем конце узким выростом, вероятно являющимся видоизмененным щупальцем (перфораториумом), выполняющим функцию прикрепления и внедрения в клетку хозяина. Скопулоид расположен на заднем конце тела. Паразитирующая в клетке хозяина стадия формирует ресничные бродяжки.

7. Нами считается целесообразным отдельно рассматривать также бродяжек внутриклеточных паразитов-эндосфериин. У этих сукторий они сферические или эллипсоидные, снабжены поясом локомоторных кинет и особой органеллой для проникновения в клетку хозяина — перфораториумом. Внешне бродяжки эндосфер очень сходны с хищными инфузориями — дидиниумами.

А. Батисс (Batische, 1994) со ссылкой на Б. Сварчевского упоминает в качестве морфотипа амебоидных бродяжек. По данным Б. Сварчевского (Swarczewsky, 1908), бродяжки вида сукторий, который он определил как *Acineta gelatinosa* Buek, 1884, формируются обычной для ацинетин эндогеммией. Они лишены ресничек и перемещаются амебоидным движением из материнской клетки на стебелек, на котором проходят метаморфоз.

Однако следует отметить, что для инфузорий совершенно не характерен переход к амебоидности. По-видимому, это связано со сложной организаци-

ей их кортекса и проблема перехода к ползанию решается по-иному — формированием системы циррей или переползанием с помощью присосок, снабженных мукоцистами (как у бродяжек сукторий-вермигеммин). Кроме того, повторные наблюдения такого aberrantного способа бесполого размножения у ацинетид неизвестны, рисунки Б. Сварчевского невысокого качества, а изображенная на одном из рисунков «амебоидная бродяжка» напоминает плохо зарисованную паразитическую сукторию *Mistarcon parasiticus* (Nozawa, 1939). Вид *Acineta gelatinosa* достаточно сомнительный, что будет специально прокомментировано в систематической части.

В связи с этим нам представляется сомнительным, что организмы, которых Б. Сварчевский считал томитами сукторий, на самом деле являются расселительными стадиями этих цилиат.

В целом нетрудно заметить, что морфологически подобных бродяжек имеют представители разных, неродственных таксонов щупальцевых инфузорий. По нашему мнению, сходство в морфологии расселительных стадий сукторий больше свидетельствует не о родстве между таксонами, а о наличии сходных личиночных адаптаций у экологически близких групп этих цилиат.

ОСНОВНЫЕ ПРИЗНАКИ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ В СИСТЕМАТИКЕ И ДЛЯ ИДЕНТИФИКАЦИИ СУКТОРИЙ

В настоящее время общепринято, что таксоны сукторий высшего ранга выделяются по способу бесполого размножения (Dovgal, 2002b; Янковский, 2007; Lynn, 2008). В нашей системе (Dovgal, 2002b) и версиях А.В. Янковского (2007) по типу почкования объединяются подклассы сукторий, в системе Д. Линна (Lynn, 2008) — отряды.

Принципы выделения таксонов более низких рангов традиционно дискусионны. Наиболее острый характер носят дискуссии относительно родовых критериев у сукторий, что в первую очередь связано с расхождением во взглядах некоторых немецких авторов (Guhl, 1979) и российского цилиатолога А.В. Янковского (1981, 2007).

Немецкие специалисты считают, что система сидячих инфузорий, в том числе сукторий, должна строиться только на неадаптивных признаках, в основном очертаниях макронуклеуса. Однако по отношению к сукториям, в отличие, например, от перитрих, они используют данный критерий только в отдельных случаях. Так, в работах Д. Маттеса и соавт. (Matthes et al., 1988) не обсуждаются новые родовые названия сукторий, предложенные А.В. Янковским, в том числе и для родов, выделенных на основании морфологии вегетативного ядра.

По мнению А.В. Янковского (1981), род должен включать лишь группу морфологически сходных видов. Все aberrantные формы должны быть обособлены до уровня подродов или, если какие-то признаки отличают их от группы родов внутри семейства, до уровня самостоятельных родов. При этом родовыми признаками являются наличие (отсутствие) раковины, тип раковины, ее форма, наличие (отсутствие) стебелька, наличие полости стебелька, форма тела, наличие актинофоров, расположение щупалец (в пучках, рядами или беспорядочно), тип щупалец (с очень дробной их классификацией), форма макронуклеуса.

Особое значение А.В. Янковский (2007) придает морфологии бродяжки: внешнему ее облику и кинетому. На основании данных признаков им выде-

лены несколько родов и подродов сукторий. Кроме того, для этого автора морфология бродяжек, вероятно, имеет приоритет даже по отношению к типу почкования при определении систематического значения некоторых таксонов сукторий, таких, как трипаноккокциды, энхелиоморфиды или циатодиииды.

Также критерием рода (подрода), по мнению А.В. Янковского, следует считать наличие (отсутствие) признака, а не степень его выраженности.

Однако, по нашему мнению, такие признаки, как морфология раковины (особенно, степень ее развития), наличие щупальценосных выростов (актинофоров), форма клетки или раковины, зачастую представляют собой именно степень выраженности признака. Что касается морфологии кинетома бродяжки, то эта группа признаков пока изучена у немногих видов и ее пригодность для родовой диагностики требует проверки.

Кроме того, А.В. Янковский не всегда последователен в использовании предложенных им критериев, иногда при описании новых таксонов он больше внимания уделяет систематической принадлежности хозяев, чем морфологии комменсалов, исходя из несколько, по нашему мнению, преувеличенной им степени специфичности сукторий к виду хозяев.

Нами, в свою очередь, считается, что виды следует объединять в таксоны более высокого ранга в случае, если между ними можно предполагать родство или общую историю. В этом отношении наши взгляды близки к позиции С.С. Шварца (1982), который считал такие таксоны реально существующими, а не условно выделенными для удобства систематики. В данном случае автор также солидарен с А.В. Янковским (2007), придерживающимся широко распространенных взглядов о монофилии родов.

Однако родство между представителями родов часто бывает трудно доказать исходя только из морфологического подобия. Так, в отношении сукторий нами полагается, что некоторые особенности их морфологии вполне могли формироваться параллельно, например, щупальца на апикальной поверхности клеточного тела при уплощении раковины неизбежно оказываются собранными в ряд или ряды, разная степень развития раковины связана с изменениями характера ее секреции, как и наличие ребер или складок на ее поверхности.

В то же время такие особенности, как наличие (отсутствие) раковины, тип раковины, наличие актинофоров своеобразного строения («хоботок» офриодендрид), наличие (отсутствие) стебелька и тип щупалец, по нашему мнению, могли сформироваться в пределах рода, хотя полностью исключить их параллельное формирование в близких родах нельзя. В этом отношении существенно помогают молекулярные технологии, так как они позволяют устанавливать реальное родство между организмами и не объединять их только на основе внешнего сходства. Однако пока таких данных очень мало и они применимы лишь к систематике таксонов высокого ранга.

Ниже приводится характеристика основных групп систематических признаков сукторий.

Наиболее важные для систематики признаки сукторий связаны со способами их бесполого размножения, а также с данными по морфологии трофонтов и в меньшей степени расселительных стадий.

Размножение и жизненный цикл. К важнейшим признакам, с помощью которых можно диагностировать таксоны наиболее высокого ранга в пределах класса Suctorea, относится способ размножения. По нашему мнению (Dovgal, 2002b), монотомия сукторий — анцестральный признак. Некоторые примитивные суктории сохранили монотомию наряду с наружным почкова-

нием, а паразитические формы и комменсалы кишечника при сохранении монотомии вторично утратили способность к почкованию.

А.В. Янковский (2007) трактует все способы бесполого размножения подофриид как деление. Наружное почкование, характерное для некоторых представителей, этот автор, вероятно, считает неравным делением — анизотомией. По нашему мнению, ключевым различием между делением и почкованием является то, что материнская особь (трофонт) после почкования не проходит метаморфоз, регенерируя только те структуры, которые отошли к дочерней особи (бродяжке).

Тип почкования рассматривается нами как признак, имеющий определенные состояния, к которым относится экзогеммия, вермигеммия, эндогеммия и инверсогеммия (рис. 5).

Экзогеммия, или наружное почкование, — бесполое размножение, при котором дочерняя особь (протомит) формируется снаружи клетки, получая от материнской особи дочерние ядра, кинетосомы и зачатки щупалец (у некоторых таксонов — часть щупалец материнского организма). Образованная таким способом бродяжка проходит метаморфоз, переходя на стадию трофонта, а материнская особь восстанавливает органеллы, перешедшие к бродяжке (физиологическая регенерация).

Экзогеммия может проходить несколькими способами, что также имеет систематическое значение.

Наружное почкование, которое начинается с впячивания участка кортекса, так что протомит оказывается частично погруженным в тело материнской особи, называется полуциркумвагинативным или семициркумвагинативным почкованием.

Последнее требует отдельного комментария. «Полувнутреннее» почкование, возможно, появилось у разных экзогеммин независимо — либо в связи с наличием селективного преимущества у форм с более погруженной в материнскую клетку бродяжкой, либо в связи со смещением зоны формирования томита в ограниченное пространство раковины (Dovgal, 2002b). В связи с этим вряд ли имеются основания для рассмотрения этого способа размножения как отдельного типа почкования, что предлагал А. Батисс (Batisse, 1994).

Нами (Dovgal, 2002b) впервые использовано положение протомита в качестве признака. Этот признак имеет два состояния: апикальное и латеральное положение, и характерен только для сукторий с наружным почкованием.

Тип конъюгации ранее почти не использовался как признак у щупальцевых инфузорий. Действительно, в разных группах этих цилиат можно проследить переход от изогамии к анизогамии (Matthes, 1980), а сведения о наличии подвижных микроконъюгантов только у дискофриин могут быть связаны с плохой изученностью полового процесса у сукторий. Однако при использовании комплекса признаков тип конъюгации вполне применим в качестве признака невысокого ранга. Как состояния этого признака нами рассматривается изогамия с участием трофонтов на одной стадии развития, анизогамия, в которой участвуют два трофонта, один из которых гибнет, и анизогамия с участием подвижного микроконъюганта.

Морфология бродяжки. Как указывалось, строение бродяжки не связано с систематическим положением соответствующих таксонов сукторий и здесь много примеров параллелизма. Однако в пределах групп с разными типами почкования нет случаев параллелизма по морфологическим признакам расселительных стадий. Признаки, определяющие морфотип, закладываются на начальных этапах онтогенеза и надежно свидетельствуют о родстве крупных

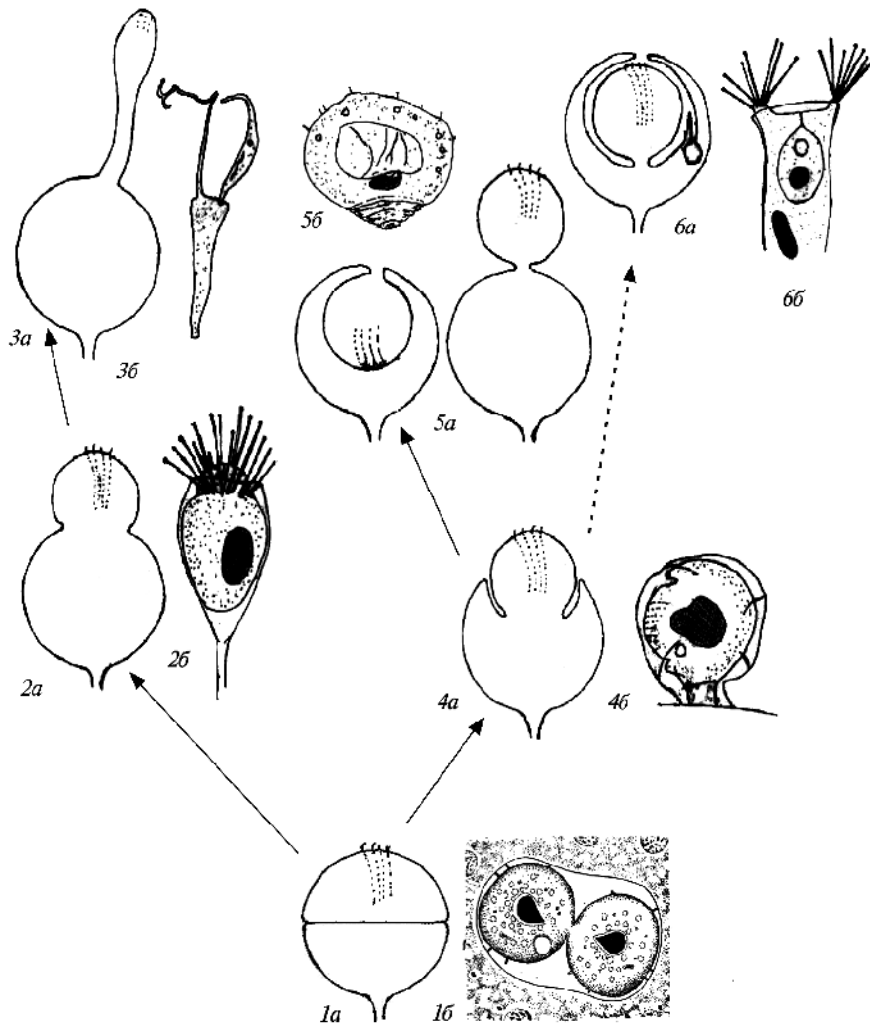


Рис. 5. Типы бесполого размножения у сукторий и гипотетические направления их эволюции:

1a — монотомия; 1б — деление *Sphaerophrya paramecium* Maupas, 1881 (по А.В. Янковский, 1963); 2a — наружное почкование; 2б — почкование *Paracineteta livadiana* Mereschkowsky, 1881; 3a — вермигеммия; 3б — почкование *Ophryodendron prenanti* Duboscq, 1925 (по А. Kahl, 1934); 4a — семициркумвагинативное почкование; 4б — бесполое размножение *Pseudogemmides globosa* Kormos, 1935; 5a — инверсогеммия; 5б — почкование *Discophrya lichtensteinii* Claparede et Lachmann, 1859; 6a — внутреннее почкование; 6б — размножение *Acineteta nitocrae* Dovgal, 1984

Fig. 5. Modes of reproduction in suctorian ciliates and hypothetical ways of their evolution:

1a — binary fission; 1b — division of *Sphaerophrya paramecium* Maupas, 1881 (after A. В. Янковский, 1963); 2a — exogenous budding; 2b — budding of *Paracineteta livadiana* Mereschkowsky, 1881; 3a — vermigemmy; 3b — budding of *Ophryodendron prenanti* Duboscq, 1925 (after A. Kahl, 1934); 4a — semicircumvaginate budding; 4b — reproduction of *Pseudogemmides globosa* Kormos, 1935; 5a — inversed gemmy; 5b — budding of *Discophrya lichtensteinii* Claparede et Lachmann, 1859; 6a — endogemmic budding; 6b — reproduction of *Acineteta nitocrae* Dovgal, 1984

таксонов. Сходство по этим признакам является проявлением принципа сходства томитов (Dovgal, 2002a), поэтому они также применимы при анализе подчиненных таксонов.

Морфология и функции щупальцевого аппарата. По нашему мнению, это важная группа признаков, так как закладка этих структур также происхо-

дит на стадии протомита. Как указывалось, А.В. Янковский (1981) рассматривает не менее 15 типов щупалец. Однако, по нашему мнению, относительная толщина щупалец или варианты формы головки булавовидного щупальца вряд ли могут использоваться как признаки таксонов высокого ранга. Такие различия могут наблюдаться и у систематически близких форм. Кроме того, такого рода различия в морфологии у небольших по размеру щупалец могут быть не видны без использования электронной микроскопии. Например, типичные (как считалось) булавовидные щупальца дискофриин *Periacineta buckei* (Kent, 1881) и *Discophrya elongata*, по нашим данным (Dovgal, 2002b), на самом деле имеют сферическую головку в первом случае и уплощенную во втором.

В связи с этим нами различаются три типа щупалец: булавовидные, палочковидные и разветвленные (рис. 6). Отдельный апоморфный признак — это дополнительные ловчие органеллы эфелотин.

В качестве отдельных признаков рассматриваются также особенности морфологии и функции щупалец разного типа, поскольку они отражают этапы эволюции щупальцевого аппарата сукторий. Как состояния этих признаков нами различаются такие щупальца: прямые булавовидные, с дистальным расширением — головкой; булавовидные, расширенные у основания; длинные, гибкие — «поисковые»; прикрепительные.

Как признак невысокого ранга используется количество щупалец (обычно редуцированное, когда щупалец 1—3). Также используется и такой признак, как тип актинофоров (рис. 7).

Что касается таких традиционных признаков, как расположение щупалец на теле трофонта (в пучках, рядами, одиночно и т. п.) (Янковский, 1981; Довгаль, 1996), то эти особенности скорее формировались у сукторий независимо даже у близкородственных форм.

Морфология прикрепительных органелл. Эта группа также представляет собой набор традиционных систематических признаков у сукторий (рис. 8). Как отдельные признаки нами рассматриваются наличие (отсутствие) стебелька, но не различаются стебелек и ножка, в отличие от А.В. Янковского

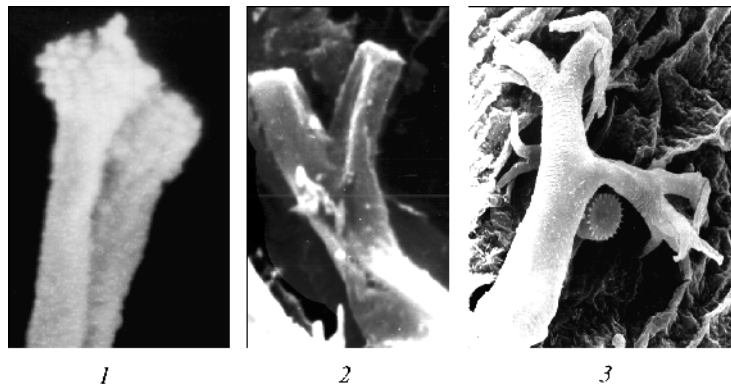


Рис. 6. Типы щупалец сукторий (сканирующая электронная микроскопия; оригинал):
1 — булавовидные щупальца *Periacineta buckei* (Kent, 1881) ($\times 15\,000$); 2 — палочковидные щупальца *Stylocometes digitatus* (Claparede et Lachmann, 1859) ($\times 4400$); 3 — разветвленное щупальце *Dendrocometes paradoxus* Stein, 1852 ($\times 2000$)

Fig. 6. The modes of tentacles in suctorian ciliates (scanning electron microscopy; original):
1 — capitate tentacles of *Periacineta buckei* (Kent, 1881) ($\times 15\,000$); 2 — rod-like tentacles of *Stylocometes digitatus* (Claparede et Lachmann, 1859) ($\times 4400$); 3 — ramified tentacle of *Dendrocometes paradoxus* Stein, 1852 ($\times 2000$)

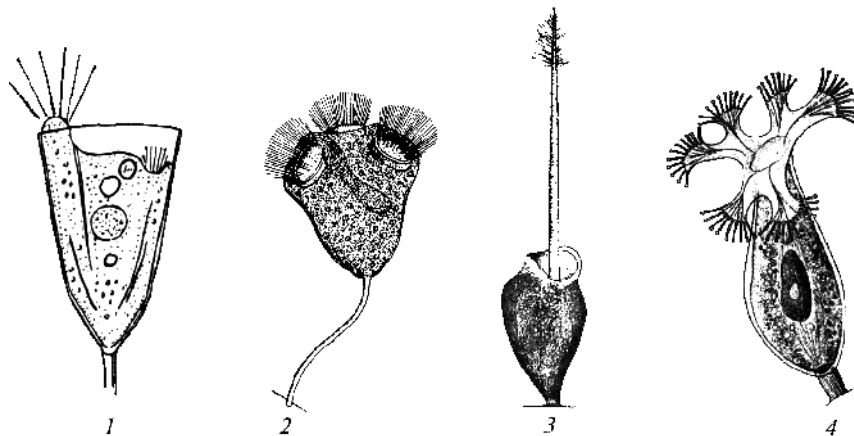


Рис. 7. Морфология актинофоров сукторий:

1 — сократимые актинофоры *Acineta fluviatilis* Stokes, 1885 (по E. Penard, 1920); 2 — кольцевые, «корончатые» актинофоры *Tokophryopsis gigantea* Swarczewsky, 1929 (по B. Swarczewsky, 1929); 3 — стволотипный актинофор *Ophryodendron abietinum* Claparede et Lachmann, 1859 (по E. Claparede, J. Lachmann, 1859); 4 — актинофоры *Asterifer faurei* (Guilcher, 1950) (по I. Guilcher, 1950b)

Fig. 7. Actinophore morphology in suctorian ciliates:

1 — contractile actinophores of *Acineta fluviatilis* Stokes, 1885 (after E. Penard, 1920); 2 — annular, «crown-like» actinophores of *Tokophryopsis gigantea* Swarczewsky, 1929 (after B. Swarczewsky, 1929); 3 — trunk-like actinophore of *Ophryodendron abietinum* Claparede et Lachmann, 1859 (after E. Claparede, J. Lachmann, 1859); 4 — actinophores of *Asterifer faurei* (Guilcher, 1950) (after I. Guilcher, 1950b)

(19736). Кроме того, отдельно используются способы прикрепления поверхностью клетки, а также ее выростами. В последнем случае отдельно следует отметить прикрепительное кольцо (цинктум) сукторий-комменсалов рыб. По нашему мнению, кольцо, состоящее из двух выростов клетки (как у *Erastophrya chattoni* Faure-Fremiet, 1944), сформировалось независимо и по-иному, чем состоящее из одного выроста, как у *Chenophrya wuchangensis* (Chen, 1964). Для последней структуры предлагается особый термин — «гемицинктум».

Морфология раковины. Особенности раковины (рис. 9) формируются на этапе морфогенеза бродяжки, поэтому нами считается, что их ранг в большинстве случаев должен быть ниже того, который ему придает А.В. Янковский. Наличие тектиновой раковины определенного типа (стилотека или раковина обычного типа со стебельком) может свидетельствовать о родстве в пределах отдельных таксонов сукторий, хотя она и формировалась параллельно в таксонах высокого ранга. Однако это не относится к мукозной раковине, которая образуется в результате утолщения гликокаликса. Невозможно исключить ее параллельного появления даже у видов одного рода.

Морфология макронуклеуса. Как указывалось, форма вегетативного ядра (рис. 10) считается важным признаком как группой Д. Маттеса (Matthes et al., 1988), так и А.В. Янковским (1981). Хотя, в отличие от перитрих, в отношении сукторий Д. Маттес этот неадаптивный, по его мнению, признак не использует даже для различения родов.

З.П. Герасимова (1989) также относит морфологию ядерного аппарата к наиболее консервативным признакам инфузорий. При этом она указывает, что ядерный аппарат цилиат морфологически однообразен, поэтому его ценность для систематики ниже, чем других структур. Следует отметить, что у щупальцевых инфузорий морфология ядер, особенно макронуклеуса, значительно разнообразнее, чем у других цилиат. Однако, по нашему мнению, это разнообразие (переходы от сферического к лентовидному и разветвлен-

ному вегетативному ядру) у сукторий является следствием изменений, происходивших независимо у достаточно близких форм (Dovgal, 2002b).

Как указывалось, для сидячих простейших, в том числе сукторий, характерна тенденция к прогрессивному увеличению размеров тела. Однако с размерами клетки скоррелированы размеры ядра (Ташкэ, 1980). Соответственно, у щупальцевых инфузорий, для которых, вероятно, не характерна полимеризация макронуклеуса, можно проследить тенденцию к удлинению исходно сферического макронуклеуса с переходом к лентовидной форме, а затем и к разветвлению ядра. Это, несомненно, следствие усиления функции вегетативного ядра, скоррелированное с адаптивными изменениями формы и размеров клетки. Следовательно, вопреки мнению немецких авторов (Guhl, 1979), изменение морфологии макронуклеуса также может быть адаптивным. Адаптивность разветвления макронуклеуса особенно очевидна у сукторий-

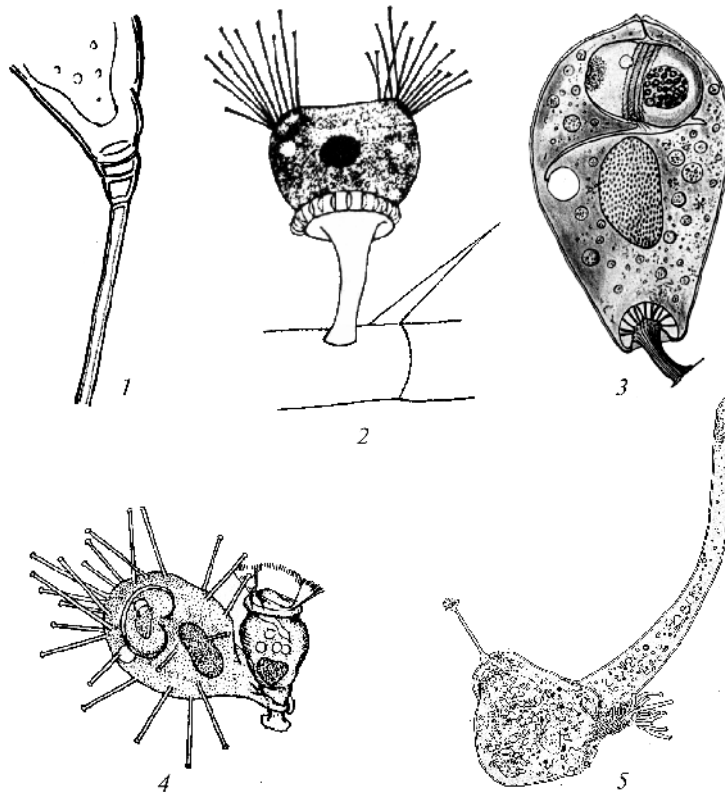


Рис. 8. Морфология прикрепительных органелл сукторий:

1–3 — укрепление зоны соединения стебелька с клеткой: 1 — папилла *Acineta compressa* Claparede et Lachmann, 1859 (по И.В. Довгаль, 1998); 2 — «воротниковидный» физон *Tokophrya ornata* Gajewskaja, 1933 (по N.S. Gajewskaja, 1933); 3 — эндостил *T. actinostyla* Collin, 1912 (по В. Collin, 1912); 4–5 — прикрепительные клеточные выросты: 4 — цинктум *Erastophrya chattoni* Faure-Fremiet, 1944 (из С.Р. Curds, 1982); 5 — клеточный вырост *Spongiarcon variabilis* (Gruber, 1884) (по А.В. Янковский, 1981)

Fig. 8. The morphology of adhesive organelles in suctorians:

1–3 — the junction zone between stalk and cell body reinforcement: 1 — papilla of *Acineta compressa* Claparede et Lachmann, 1859 (after И.В. Довгаль, 1998); 2 — «collar-like» physon of *Tokophrya ornata* Gajewskaja, 1933 (after N.S. Gajewskaja, 1933); 3 — endostyle of *T. actinostyla* Collin, 1912 (after В. Collin, 1912); 4–5 — attaching cell protuberances: 4 — cinctum of *Erastophrya chattoni* Faure-Fremiet, 1944 (from С.Р. Curds, 1982); 5 — cell protuberance of *Spongiarcon variabilis* (Gruber, 1884) (after А.В. Янковский, 1981)

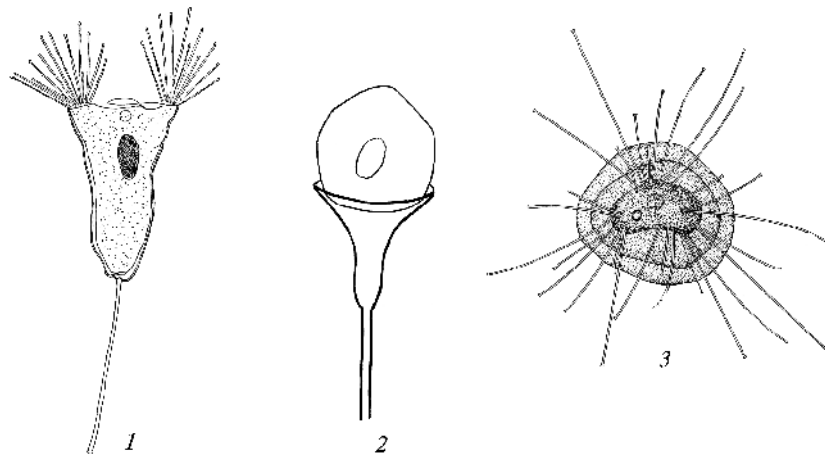


Рис. 9. Морфология раковины сукторий:

1 — тектиновая раковина *Acineta tuberosa* Ehrenberg, 1934 (оригинал); 2 — стилотека *Paracineta patula* (Claparede et Lachmann, 1859) (по И.В. Довгаль, 1998); 3 — мукозная раковина *Mucophrya pelagica* Gajewskaja, 1928 (по N.S. Gajewskaja, 1933)

Fig. 9. The morphology of suctorian lorica:

1 — tectinous lorica of *Acineta tuberosa* Ehrenberg, 1934 (original); 2 — stylothecha of *Paracineta patula* (Claparede et Lachmann, 1859) (after И.В. Довгаль, 1998); 3 — mucous lorica of *Mucophrya pelagica* Gajewskaja, 1928 (по N.S. Gajewskaja, 1933)

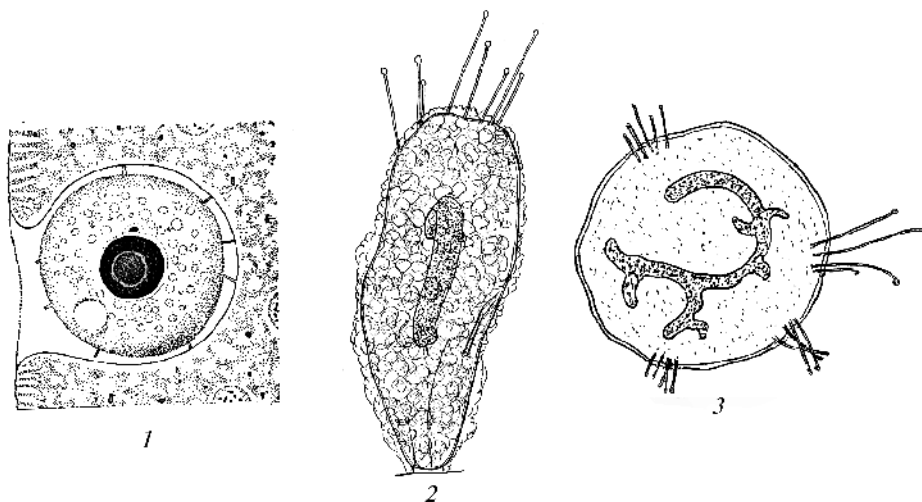


Рис. 10. Морфология макронуклеуса сукторий:

1 — сферический макронуклеус *Sphaerophrya parameciorum* Maupas, 1881 (по А.В. Янковский, 1963); 2 — лентовидный макронуклеус *Squalorophrya macrostyla* Goodrich et Jahn, 1943 (оригинал); 3 — разветвленный макронуклеус *Cyclophrya magna* Gönnert, 1935 (оригинал)

Fig. 10. Macronucleus morphology in suctorian ciliates:

1 — spherical macronucleus of *Sphaerophrya parameciorum* Maupas, 1881 (after А.В. Янковский, 1963); 2 — ribbon-like macronucleus of *Squalorophrya macrostyla* Goodrich et Jahn, 1943 (original); 3 — ramified macronucleus of *Cyclophrya magna* Gönnert, 1935 (original)

эфелотин, у которых ветви вегетативного ядра служат основаниями для аксоном ловчих щупалец (Микрюков, 1997), выполняя при этом механическую функцию внутреннего скелета (Довгаль, 2000).

Таким образом, форма вегетативного ядра может использоваться, но только как признак таксонов невысокого ранга.

Форма тела. Это группа признаков, которые традиционно применяются для различения таксонов невысокого ранга, они входят в характеристики типовых видов родов сукторий. Однако, по нашему мнению, такие признаки наименее значимы для надвидовой систематики сукторий (Dovgal, 2002b).

ЭКОЛОГИЯ ЩУПАЛЬЦЕВЫХ ИНФУЗОРИЙ

Известны единичные специальные работы, посвященные экологии сукторий. В публикациях таксономического, фаунистического или гидробиологического характера содержатся обычно только фрагментарные сведения.

Первые работы, содержащие сведения по экологии сукторий, появились лишь в начале XX в. (Brocher, 1909; Collin, 1911, 1912; Hentschel, 1916; Keiser, 1921). Следует отметить работы Ф. Гольма (Holm, 1925) и Й. Ридера (Rieder, 1936b), в которых предприняты первые попытки специального изучения экологии данной группы цилиат. Однако в этих работах не обсуждается экология специфичных комменсалов и паразитов. Часть данных перечисленных авторов обобщена в монографии М. Канеллы (Canella, 1957). Некоторые сведения по экологии сукторий содержатся также в публикациях С.Н. Дуплакова (1925, 1933) и наших работах.

Щупальцевые инфузории являются практически важной группой цилиат. Существенна их роль в биоценозах как консументов высоких порядков, поскольку плотность их поселения может быть очень высокой. По нашим данным (Довгаль, 1990), проекционная плотность сукторий в зарослях роголистника в реке достигает 140 млн экз/м². Суктории являются индикаторными организмами, в частности, в списки индикаторов сапробности включены 20 их видов (Foissner, 1988, 1992a; Foissner et al., 1995).

Мало что известно о патогенезе паразитических сукторий для их хозяев. *Capriniana piscium* с жабр пресноводных рыб относится к важным паразитам. По сути, это комменсал, поскольку он не питается за счет организма хозяина, но прикрепляется к эпителию жабр специализированными щупальцами, при этом травмируя его. К тому же при высокой плотности поселения капринианы препятствуют газообмену. Что касается эндопаразитов эндосфер или мезопаразитов, т. е. погруженных в клетку, но сохраняющих связь с внешней средой, сферофрий, то их патогенное влияние не установлено. В качестве патогенных эктопаразитов зарегистрированы только представители рода *Pseudogemma*, при высокой интенсивности инвазии которых отмечалась гибель хозяев.

Недавно был зарегистрирован реальный экономический ущерб, причиненный сукториями. *Ephelota gigantea* Noble, 1929 при массовых вспышках численности на бурой водоросли вакамэ (*Undaria pinnatifida* (Harvey, 1860)), которую на северо-востоке Японии разводят в мариккультуре, наносит существенный вред (Kobayashi et al., 2011), так как разлагающиеся клеточные тела и стебельки этого крупного вида придают продукции неприятный запах, стебельки инфузорий сохраняются на талломах водорослей даже после кипячения. По оценкам японских авторов, заселение вакамэ сукториями наносит экономический ущерб до 2,5 млн долларов США в год.

Как указывалось, суктории — наиболее экологически разнообразная группа цилиат. В связи с этим, вероятно, невозможно дать обобщенную экологическую характеристику этого таксона и следует использовать разные

экологические классификации для его представителей, построенные на отношении к биотопу, субстрату и основным абиотическим факторам.

Среди сукторий имеются прикрепленные виды, планктонные и симбионты — паразиты и обитатели кишечника млекопитающих (лошадиных, носорогов, слонов и кавиморфных грызунов) (Довгаль, 2011).

Наибольшее количество известных видов — это сидячие формы, компоненты биообрастания, или перифитона. Однако большая часть сидячих видов является комменсалами животных, в основном беспозвоночных.

Й. Ридер (Rieder, 1936b) разделял сукторий на три экологические группы: обитателей твердых неживых субстратов — организмы обрастания с широкой экологической валентностью; планктонные формы; организмы, живущие на подвижных животных.

Имеются виды комменсалов, специфичные к виду или, чаще, роду хозяев, а также предпочитающие определенные экологические группы хозяев, например, обитающие на водных жуках и клопах (Довгаль, 1991). Существуют виды, приуроченные к определенному локусу на теле хозяина, например *Elatodiscophrya stammeri* (Matthes, 1954), по одной особи которой селится исключительно в сочленении между бедром и голенью ног хозяина — жука рода *Helochares* Mulsant, 1844.

Среди специфичных к хозяевам комменсальных видов имеются обитатели достаточно экстремальных биотопов — морской интрастициали, где на гарпактикоидах, нематодах, киноринхах и клещах-галакаридах живет несколько своеобразных видов, в том числе комменсалов глубоководных беспозвоночных. Так, нами совместно с индийскими коллегами найдена суктория *Thecacineta calix* (Schrodet, 1907) на нематодах из Андаманской впадины (Ingole et al., 2009). Однако этот же вид обнаружен и на небольших глубинах (Dovgal et al., 2008). Возможно, первая действительно глубоководная суктория *Corynophrya abissalis* Bartsh et Dovgal, 2010 найдена нами совместно с немецкой коллегой (Bartsh, Dovgal, 2010) на специфическом обитателе гидротермов — галакаридном клеще *Copidognathus nautilei* Bartsh, 1997 — на глубине 4 км.

Еще одна группа сукторий, обитающих в экстремальных условиях, является комменсалами троглобионтных беспозвоночных. Однако эта группа включает очень небольшое количество видов (Dovgal, Vargovitch, 2010).

Также к экстремальным можно отнести местообитания видов, являющихся комменсалами беспозвоночных из горных потоков с высокой скоростью течения (Dovgal, Pesic, 2012).

Среди свободноживущих сукторий имеется сравнительно небольшая группа обитателей планктона (Foissner et al., 1999). Большинство известных планктонных видов известно из пресных вод, но существуют также эстуарные и морские планктонные виды. Планктонные виды обычно лишены стебелька на стадии трофонта. К ним же можно отнести и виды, прикрепляющиеся к планктонным водорослям и частицам сестона.

Следует отметить, что к планктонному сообществу принадлежат бродяжки многих видов. Планктонные виды обычно немногочисленны и редко упоминаются в экологических работах. Судя по имеющимся данным о сезонной динамике, для пресноводных планктонных видов характерны весенние и осенние пики численности, связанные с температурой воды. Подобные изменения численности отмечены для *Staurophrya elegans* (Мамаева, 1979).

По-видимому, щупальцевые инфузории данной экологической группы являются вторично планктонными формами. Об этом свидетельствует наличие в жизненном цикле некоторых видов рода *Sphaerophrya* прикреплен-

ных стадий — подофриоидов, а у всех сферофрий — стебельчатых прикрепленных цист. Вероятно в связи с этим у них отсутствуют какие-либо морфологические адаптации к планктонному образу жизни, за исключением байкальской трихофрии *Mucophrya pelagica* Gajewska, 1928, мукозная раковина которой, по-видимому, способствует парению в воде. Пресноводные планктонные виды часто характеризуют как факультативно прикрепляющиеся к макрофитам (Довгаль, 1987) и неорганическим субстратам — стеклам обрастания (Довгаль, 1993в).

У щупальцевых инфузорий имеются экто- и эндопаразитические виды. Они паразитируют в основном на инфузориях различных групп, в том числе сукториях. Все эндосферииды являются эндопаразитами. Эктопаразиты — все псевдогеммины, ринхофрии, урнулиды. Промежуточное положение между ними занимают сферофрии, среди которых имеются эктопаразиты, а эндопаразиты обитают фактически не внутри клетки хозяев (планктонных и бентосных инфузорий), а в полости, образованной в теле хозяина и сообщенной с внешней средой (мезопаразиты). Необходимо отметить, что все перечисленные группы плохо изучены, данные об их экологии отсутствуют.

Большой интерес представляет своеобразная экологическая группа сукторий — комменсалов кишечника млекопитающих. Наибольшее количество видов включает семейство Allantosomatidae Jankowski, 1967, они являются обитателями пищеварительного тракта лошадиных, носорогов и слонов. Также группа сукторий-циатодиниид (Cyathodiniidae da Cunha, 1914) обитает в кишечнике кавиморфных грызунов — нескольких видов морских свинок.

Еще одна, очень небольшая по количеству видов, экологическая группа — почвенные суктории. В таких местообитаниях пока обнаружены только анаэробная суктория *Encheliomorpha vermicularis*, а также *Acineta compressa*, *Metacineta micraster*, *M. mysacina* (Foissner, 1998) и единичные представители родов *Tokophrya*, *Podophrya* и *Loricophrya* Matthes, 1956 (Blatterer, Foissner, 1988; Foissner, 1995). При этом, по данным В. Фойсснера (Foissner, 1998), биомасса сукторий в почве по сравнению с биомассой представителей других групп цилиат чрезвычайно низка.

К почвенной фауне обычно относят инфузорий из литофильных мхов, а также мхов, обрастающих стволы деревьев и стены старых каменных зданий. Несколько таких видов описаны из Швейцарских Альп (Penard, 1914). К сожалению, не были определены суктории, найденные в литофильных мхах Литвы (Šatkauskienė, Vosyliūtė, 2010).

Из важнейших для водных сукторий абиотических факторов следует указать соленость, по отношению к которой они четко подразделяются на группы. Сосушие инфузории представлены морскими, пресноводными, солоноватоводными и эвригалинными видами, однако большинство из них относится к первым двум группам. Известны таксоны довольно высокого ранга исключительно морские или только пресноводные.

Морскими являются почти все вермигеммины, кроме солоноватоводных леканофриид и пресноводных соленофриид, обитающих на ракообразных.

К условиям пониженной морской солености, как правило, могут приспособиться только отдельные виды. Некоторое опреснение выдерживают *Ephelota gemmipara* и *Acineta tuberosa*, зафиксированные в Азовском море (Парталы, 1978, 1979).

Чрезвычайно редки эвригалинные суктории. Это, например, *Acineta compressa*, обнаруженная в Черном море (Кеппен, 1888а) и весьма обычная в пресных проточных водоемах Украины, и *A. euchaetae* (Sewell, 1951), опи-

санная из Индийского океана и найденная нами (Довгаль, 2002) на пресноводных каланоидах из Финляндии. Исключительно пресноводными являются дендрокометиды, дискофриины, гелиофрииды.

Количество сукторий, обнаруженных в гипергалинных водоемах, еще меньше. К видам, выдерживающим высокую соленость, можно отнести *Acinetides infundibuliformis* (Wang et Nie, 1932), найденный нами в гипергалинных озерах (Довгаль и др., 2006a).

Из других, ведущих для сукторий, абиотических факторов обычно указывается температура (Мамаева, 1979; Мыльникова, 1982; Жариков, 1987; Довгаль, 1994).

В результате проведенного нами комплексного изучения сезонных изменений в фаунистических комплексах пресноводных сукторий (Довгаль, 1994) установлено, что температура и скоррелированные с ней гидрохимические показатели имеют универсальный характер как для перифитонных, так и для комменсальных сосущих инфузорий.

Биотические факторы специфичны для каждой из этих экологических групп цилиат. Так, для перифитонных видов существенна роль конкуренции за субстрат с диатомовыми водорослями, что приводит к смещению пиков их численности на весну и осень (Довгаль, 1994). Сезонные изменения в фаунистических комплексах комменсальных видов в значительной мере связаны с сезонной динамикой хозяев-носителей, стадиями онтогенеза (для ракообразных) и активностью хозяев (для имаго водных жуков и клопов). У щупальцевых инфузорий этой экологической группы пики интенсивности поселения чаще приходятся на весенне-летний период.

В течение года наблюдается смена относительной роли отдельных факторов из указанных комплексов, но со своей спецификой для перифитонных и комменсальных сукторий.

Связь с активной реакцией среды у большинства видов слабо выражена. Можно только отметить, что суктории обычно не встречаются в водоемах с кислой реакцией воды, например в сфагновых болотах. Исключение составляют указанные выше виды, описанные из мхов, обрастающих стволы деревьев и стены старых каменных зданий (Penard, 1914). Из этих видов в Украине отмечена только *Metacineta micraster* (Penard, 1914), которая, по нашим материалам, найдена в водоемах только при pH 5,5–6,3 (Довгаль, 1994).

В работах некоторых авторов (Holm, 1925; Дуплаков 1933; Rieder, 1936b; Брайко, Далекая, 1984) указывается положительная связь плотности поселения сукторий с глубиной. Так, в р. Эльба в окрестностях г. Гамбург (Германия) максимальная плотность сукторий (2357 экз/дм²) зафиксирована на глубине 2 м (Holm, 1925). По данным С.Н. Дуплакова (1933), максимальная плотность сукторий в оз. Глубокое (Россия) зарегистрирована на глубинах около 5 м, тогда как на меньших глубинах она была значительно ниже. В то же время для морских сидячих инфузорий (в Черном море) существенных различий в плотности поселения на глубинах 2–3 м отмечено не было (Брайко, Далекая, 1984).

Возможные причины повышения плотности поселения сукторий с глубиной анализировал только С.Н. Дуплаков (1933), по мнению которого, это связано с топической конкуренцией сукторий с диатомовыми водорослями, вытесняющими сукторий на меньших глубинах, где для автотрофных организмов лучшие условия освещенности. Это косвенно подтверждают наши данные (Довгаль, 1994) по сезонным явлениям в жизни сукторий, в которых показано наличие существенной отрицательной корреляции между плотностью сукторий и диатомовых водорослей.

Подавляющее большинство сукторий ведет прикрепленный образ жизни и важнейший для них абиотический фактор — это воздействие потока воды. Характер обтекания субстрата является определяющим фактором формирования пространственной структуры сообщества обрастателей. Из литературы известно о повышении численности сукторий на течении по сравнению с непроточными участками водоемов (Holm, 1925). Нами полагается, что этот эффект связан с тем, что в условиях более интенсивного водообмена возрастает вероятность контакта бродяжек сукторий с субстратом (Довгаль, 1990; Dovgal, Kramarenko, 2012).

Ранее отмечалась существенная для сукторий роль такого фактора, как топическая конкуренция с диатомовыми водорослями (Дуплаков, 1933; Довгаль, 1994). По литературным данным (Stevenson, 1983), критическая для диатомовых водорослей скорость течения, при превышении которой они не прикрепляются к субстрату, составляет 0,3—0,5 м/с. По нашим наблюдениям, для стебельчатых щупальцевых инфузорий она равна 0,5—0,7 м/с, для гелиофриид — до 1 м/с. Таким образом, адаптируясь к разной скорости течения, суктории, как и другие простейшие, могут снижать топическую конкуренцию с другими прикрепленными организмами (Dovgal, Kochin, 1997).

По-видимому, именно с адаптациями к поселению в условиях проточности связано отмеченное М. Берецки (Bereczky, 1990) распределение поселяющихся на стеклах обрастания щупальцевых инфузорий на несколько групп по степени поднятости над субстратом.

Существенным является воздействие потока воды и для эктопаразитов. По данным А.Я. Мошу и И.Д. Тромбицкого (1988), *Capriniana piscium* предпочитает поселяться на наружной стороне жаберных дуг хозяев (пресноводных рыб), что, по-видимому, обусловлено гидродинамическими факторами, условиями аэрации либо особенностями морфологии жабр.

Таким образом, анализ литературных данных по экологии щупальцевых инфузорий и результаты собственных исследований автора показывают наличие определенной специфики влияния факторов среды на планктонные, перифитонные или комменсальные виды. Для сукторий двух последних экологических групп эта специфика, видимо, зависит от характера обтекания водой субстрата, на котором они поселяются.

Гораздо скуднее данные по экологии щупальцевых инфузорий, обитающих в пищеварительном тракте млекопитающих.

Чаше они сводятся к классификации кишечных инфузорий по трофическим группам. При этом сукторий относят к хищникам (Корнилова, 2003б). Также анализируется приуроченность этих цилиат к разным отделам пищеварительного тракта хозяев (Стрелков, 1939; Корнилова, 2003б).

А.А. Стрелков (1939) для инфузорий, обитающих в пищеварительном тракте лошадиных, выделял фауну дистального конца толстой кишки. При этом суктории, в частности, *Allantosoma intestinalis* Gassowski, 1919, *A. biseriale* Strelkow, 1939, *Arcosoma dicorniger* (Hsiung, 1928), *A. lineare* Strelkow, 1939, в незначительном количестве были отмечены в этой части кишечника лошадей. В слепой кишке и вентральном отделе большой ободочной кишки обитают представители проксимальной фауны. Здесь изредка также встречаются суктории, один вид — *Allantosoma cucumis* Strelkow, 1939, по наблюдениям А.А. Стрелкова, существует предпочтительно в этом отделе. *Arcosoma brevicorniger* (Hsiung, 1928) этот автор отнес к безразличным формам, не отдающим предпочтения каким-либо отделам кишечника.

В свою очередь, О.А. Корнилова (2003б) отмечает, что суктории практически отсутствуют в слепой кишке кулана, тогда как в вентральном отделе

большой ободочной кишки они представлены единичными экземплярами, наиболее обычны в дорзальном отделе большой ободочной кишки.

Суктории, являющиеся хищниками, демонстрируют определенную избирательность по отношению к пищевым объектам (Canella, 1957). Жертвы сукторий — в основном свободноплавающие инфузории, однако в нескольких случаях наблюдался захват жгутиковых и амёб. По некоторым наблюдениям, для сукторий не характерен каннибализм. Это, в частности, отмечал Й. Ридер (Rieder, 1936b) для *Heliophrya rotunda* (Hentschel, 1916). Вероятно, у сукторий, как и у других хищных инфузорий, существуют специальные системы распознавания — антиканнибалиты, препятствующие поеданию трофонтов и бродяжек своего вида. Возможно, они локализованы на мембране ресничек, так как после специального удаления ресничного аппарата у бродяжек сукторий их начинали захватывать трофонты своего вида, тогда как в норме этого не наблюдалось (Sundermann et al., 1986).

По мнению М. Канеллы (Canella, 1957), способность к выбору пищи у сукторий связана со сходными с иммунными механизмами. Это в принципе согласуется с современными представлениями о межклеточных распознаваниях у инфузорий, изученных на примерах макрофагии, каннибализма и ко-ньюгации и основанных на наличии в кортексе инфузорий — хищников и жертв — комплементарных мембранных детерминант (Афонькин, 1991).

Однако данные о выборе пищи у сукторий достаточно фрагментарны и требуют экспериментальной проверки в условиях лабораторной культуры.

Из видов сукторий фауны Украины немного таких, для которых известны пищевые объекты. Так, отмечено (Canella, 1957) питание *Discophrya lichtensteinii* (Claparede et Lachmann, 1859) инфузориями *Halteria grandinella* (Müller, 1773), *Colpidium campylum* (Stokes, 1886), *Strombidium* sp. и *Coleps hirtus* (Müller, 1786). При этом в качестве пищи не принимались жгутиконосцы *Chilomonas paramecium* Ehrenberg, 1832, *Euglena* sp., инфузории *Chilodonella* sp., *Euplotes* sp., телотрохи и зоиды *Opercularia articulata* Ehrenberg, 1838.

В.В. Жариков (1987) отмечал питание *Metacineta longipes* (Mereschkowsky, 1877) жгутиконосцами и инфузориями *Strombidium viride* Stein, 1859, *Enchelys pupa* Müller, 1786, а *Heliophrya rotunda* — фитомастигинами и бродяжками *M. longipes*. В свою очередь, Р. Эванс и соавт. (Evans et al., 1995) успешно культивировали *H. rotunda* и *H. minima* (Rieder, 1936), используя в качестве кормовых объектов инфузорий *Colpidium striatum* Stokes, 1886 и *Tetrahymena pyriformis* (Ehrenberg, 1830).

Э. Мопа (Maupas, 1876) отмечал питание *Podophrya libera* инфузориями *Cyclidium* sp., *Pleuronema* sp. и *Histiculus histrio* (Müller, 1773), при этом *Paramecium aurelia* Sonneborn, 1937 и *Coleps hirtus* в пищу не использовались.

Зафиксировано питание *Dendrosoma radians* инфузориями *Euplotes* sp. и *Paramecium bursaria* (Ehrenberg, 1831), тогда как *P. aurelia* и жгутиконосцев эта суктория не захватывала (Hickson, Wadsworth, 1909).

Для *Podophrya fixa* зарегистрировано питание инфузориями *Stentor* sp., *Histiculus histrio*, *Stylonychia pustulata* (Müller, 1786), *S. mytilus* (Müller, 1773). Не принимались в пищу *Paramecium* sp., *Colpidium* sp. и *Glaucoma* sp. (Collin, 1912).

Э. Пенар (Penard, 1920) отмечал в рационе *Discophrya elongata* инфузорий *Paramecium* sp., *Colpidium* sp., *Glaucoma* sp., *Stentor* sp. и *Askenasia elegans* (Blochmann, 1895).

Р. Халл (Hull, 1954) указывал, что *Metacineta micraster* питается инфузориями голотрихами и гетеротрихами, но не использует в пищу *Coleps* sp., *Stylonychia* sp. и *Euplotes* sp.

Tokophrya infusionum успешно содержали в моноксенической культуре, в которой в качестве пищевого объекта применяли *Tetrahymena* sp. (Rudzinska, 1972; Nerad, Daggett, 1992).

Ж. Дражеско и соавт. (Dragesco et al., 1955) как объекты питания *Cyclophrya magna* указывали *Paramecium caudatum* и голотрих, тогда как гетеротрихи, эвглены и коловратки щупальцами этой цилиаты не захватывались.

В нашей культуре *Tokophrya quadripartita* (Claparede et Lachmann, 1859) в качестве пищевого объекта использовалась *Paramecium* sp.

Сведений о хищниках, питающихся сукториями, кроме других сукторий, о которых речь шла выше, крайне мало.

Так, Р. Санд (Sand, 1901) указывал, что амфиподы, особенно капреллиды, поедают водоросли вместе с обитающими на них сукториями. Также отмечалось поедание скоплений сукторий водными клещами и нематодами.

Й. Ридер (Rieder, 1936b) наблюдал как тихоходки *Macrobiotus macronyx* Henneke, 1911 высасывали клетки *Heliophrya rotunda*. Этим же сукторий, по данным Й. Ридера, соскабливали с субстрата (видимо вместе с другими обрастаниями) личинки хирономид.

К естественным конкурентам этих цилиат чаще относят различных паразитов.

Из паразитов сукторий в литературе в первую очередь упоминают представителей родов *Endosphaera*, *Urnula*, *Tachyblaston* Martin, 1909, *Pseudogemma*, которые также входят в класс Suctorea. Кроме того, на сукториях паразитирует инфузория-ринходида *Hypocoma acinetarum* Collin, 1907. Р. Санд (Sand, 1901) и Й. Ридер (Rieder, 1936b) со ссылкой на литературные данные упоминают паразитирование в *Metacineteta mystacina*, *Urnula epistylidis* и *Tokophrya lemnae* хитридиевых и сапролегниевых грибов, в *Choanophrya infundubulifera* — спор микроспоридий, а также жгутиконосца *Bodo caudatus* Stein, 1878 в *Acineta tuberosa*.

Й. Ридер наблюдал поселение на *Metacineteta mystacina* и *Heliophrya rotunda* грибов, при проникновении гифов которых в цитоплазму клетки суктории гибли. Также он приводит подробные наблюдения паразитирования в клетках *H. rotunda* жгутиконосцев (рис. 11, 1).

Нами также отмечены случаи паразитирования неидентифицированных жгутиконосцев на сукториях, в частности на *Acineta compressa* (рис. 11, 2).

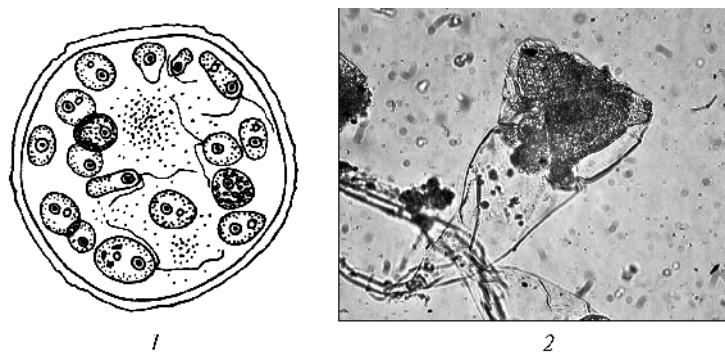


Рис. 11. Суктории, зараженные паразитическими жгутиконосцами:
1 — *Heliophrya rotunda* (Hentshel, 1916) (по J. Rieder, 1936b); 2 — *Acineta compressa* (Claparede et Lachmann, 1859) (оригинал)

Fig. 11. Infection of suctorian ciliates by parasitic flagellates:
1 — *Heliophrya rotunda* (Hentshel, 1916) (after J. Rieder, 1936b); 2 — *Acineta compressa* (Claparede et Lachmann, 1859) (original)

Бактериальных симбионтов, обнаруженных в цитоплазме *Setodiscophrya steinii* (Claparede et Lachmann, 1859) (Rieder, 1936b; Matthes, Plachter, 1975) и сукторий-офриодендрид (Янковский, 2007), а также в симбиотических вакуолях *Enchelyomorpha vermicularis* (Foissner, Foissner, 1995), указанные авторы считают комменсалами.

Экологические факторы лимитируют и распространение сукторий. Наиболее важным из таких факторов кроме солености является распространение хозяев специфичных к ним комменсальных видов. Именно с этим связан высокий уровень эндемизма у байкальских сукторий, большинство из которых — специфичные комменсалы байкальских гаммарид. Еще одна известная группа эндемичных сукторий — циатодинииды — специфичные комменсалы кишечника американских кавиморфных грызунов. Виды циатодиниид, описанные из Европы и Азии, были обнаружены в лабораторных морских свинках.

В целом, как отмечает А.В. Янковский (2007), эта группа цилиат космополитна, распространение многих видов и родов очень широкое, отсутствие достоверных находок некоторых видов в разных регионах связано с их редкостью.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФИЛОГЕНИЯ СУКТОРИЙ

Наиболее надежные сведения о происхождении таксона дают палеонтологические данные. Однако достоверные находки ископаемых сукторий неизвестны. О времени происхождения группы можно судить только по косвенным данным, которые связаны с датировками находок других представителей типа Ciliophora.

До недавнего времени наиболее древние находки инфузорий (Tintinnida Cofoid et Campbell, 1922), обладающих неорганическим наружным скелетом, датировались ордовиком (Dunthorn et al., 2010). Лишенные подобной раковины формы инфузорий были обнаружены в янтарях мелового периода (Dunthorn et al., 2010).

Однако Л. Ли и соавт. (Li et al., 2007) нашли, возможно, наиболее древние отпечатки инфузорий в докембрийских фосфатных отложениях Южного Китая. На базе этих отпечатков авторы получили трехмерные модели отдельных особей, однако недостаток материала не дал им возможность оценить изменчивость и относительную численность обнаруженных организмов.

Из 3 описанных китайскими авторами ископаемых видов один (выделенный в новый род) — *Yonyangella ovalis* Li et al., 2007 — считается представителем примитивных сукторий. Вид описан по единственному отпечатку. По мнению авторов, вид характеризуется наличием апикального цитостома и, по крайней мере, 10 щупальцевидных структур, каждая из которых длиной около 15 мкм и шириной 3 мкм. Щупальца имеют апикальное расширение — головку, что, по мнению Л. Ли и соавт., свидетельствует о родстве данного организма с сукториями. При этом темные вкрапления в дистальных расширениях «щупалец» китайские исследователи трактуют как гаптоцисты.

Поверхность клетки *Yonyangella ovalis* покрыта предполагаемыми ресничками диаметром около 0,5 мкм. Л. Ли и соавт. (Li et al., 2007) интерпретируют светлую область в середине клетки как цитофаринкс.

М. Даншорн и соавт. (Dunthorn et al., 2010), подробно проанализировав материалы, предоставленные китайскими исследователями, пришли к выводу, что все 3 описанные ими вида являются деформированными акритар-

хами, которые достаточно хорошо представлены в данной формации. При этом в отношении *Yonyangella ovalis* как аргумент в пользу такого заключения приводятся сведения из нашей монографии (Dovgal, 2002b), что из сукторий только у трофонтов, комменсалов кишечника морских свинок рода *Syathodinium* da Cunha, 1914, имеются реснички (что связано с неотенией), и что у сукторий отсутствует ротовой аппарат, в том числе цитофаринкс. Из этого сделан вывод, что *Y. ovalis* не является инфузорией.

Следует отметить, что такая аргументация не вполне полна, так как у некоторых сукторий (подофриид и энхелиоморфид) щупальца сохраняются у расселительных стадий (бродяжек) наряду с цилиатурой. Следовательно, нельзя исключить вероятности того, что в данном случае была найдена бродяжка суктории. В то же время М. Даншорн и соавт. (Dunthorn et al., 2010) не учли, что кроме сукторий существуют хищные инфузории: актиноболины, некоторые циртофорины, у которых имеются ловчие щупальца, но развит и ротовой аппарат.

С одной стороны, это сохраняет возможность полагать, что *Yonyangella ovalis* может быть представителем типа Ciliophora. С другой стороны, даже если принять, что это представитель инфузорий, невозможно установить, к какой именно группе щупальценосных цилиат он принадлежит.

В связи с этим автор склонен к тому, что пока трудно отнести этот организм к инфузориям и тем более к сукториям, поэтому использовать данные Л. Ли и соавт. для оценки возраста группы невозможно.

Что касается оценки возраста сукторий по «молекулярным часам», то такие работы пока неизвестны. Если взять за основу оценку для типа в целом (Wright, Lynn, 1997), то возраст дивергенции клады, в составе которой сейчас находятся суктории (соответствующей подтипу Intramacronucleata в системе Д. Линна), составляет 1,7 млрд лет при принятом авторами темпе в 1 % дивергенций за 80 млн лет. Можно предположить о происхождении и сукторий в это же время, что, хотя и в очень большом приближении, соответствует возрасту указанной выше находки китайских исследователей.

Наиболее характерной чертой сукторий всегда считалось питание с помощью щупалец своеобразного строения, поэтому вопрос о происхождении группы часто сводился к происхождению именно этих органелл.

Многие из первых исследователей сближали щупальцевых инфузорий с солнечниками. В частности, Р. Санд (Sand, 1901) утверждал, что щупальца сукторий гомологичны актиноподиям солнечников. Другие авторы (Ehrenberg, 1838; Dujardin, 1841; Claparede, Lachmann, 1859, 1861; Hertwig, 1876; Fraipont, 1877, 1878a—c; Plate, 1888), напротив, считали, что щупальца — это вновь образованные органеллы, свойственные только Suctoria.

Существовало мнение (Hickson, 1903), что щупальца сукторий гомологичны ресничкам инфузорий, из которых они сформировались «прогрессивной дифференциацией». Эти взгляды какое-то время находили подтверждение даже в результатах первых электронно-микроскопических исследований.

Так, М. Рудзинска и К. Портер (Rudzinska, Porter, 1953) обнаружили по периферии щупальца *Tokophrya infusionum* девять микрофибрилл. По их мнению, такое соответствие количества фибрилл и периферических дублетов микротрубочек в ресничках инфузорий свидетельствует об общности происхождения двух структур. Однако позже у других видов было найдено другое количество микрофибрилл, что привело к отказу от этой гипотезы.

По мнению О. Бючли (Bütschli, 1899), щупальца сукторий являются производными рта инфузорий, т. е. сначала изо рта сформировалось единственное щупальце в результате особой трансформации цитостома через

адаптацию к питанию высасыванием добычи, затем произошла полимеризация «ротовых отверстий». Таким образом, канал щупальца соответствует сужившемуся каналу глотки.

Б. Колла (Collin, 1912) дополнил гипотезу О. Бючли, предположив, что причиной формирования щупалец была необходимость поедания добычи, сравнимой по размеру с хищником. В своей работе Б. Колла сделал оговорку, что могут также рассматриваться гипотезы происхождения щупальца сукторий из цитостома перитрих при одновременном образовании множества щупалец, а также, что щупальца — это, возможно, новообразование, совпавшее по времени с регрессией рта. При этом он утверждал, что в основном поддерживает взгляды О. Бючли.

Как указывалось, особое место в формировании взглядов на происхождение сукторий принадлежит открытию ринходид (Plate, 1888). Л. Плате считал, что эти организмы занимают промежуточное положение между цилиатами и сукториями, так как имеют соматическую цилиатуру и щупальце, а также размножаются делением, а не почкованием.

Одни авторы считали такое родство возможным (Bütschli, 1889), другие (Sand, 1901) полагали, что *Hypocoma* — это не переходная форма, а результат адаптации к условиям паразитизма. Б. Колла (Collin, 1912), в свою очередь, утверждал, что *Hypocomidae* Bütschli, 1889 — это организмы, наоборот, произошедшие от сукторий-эфелотид в результате неотении.

Э. Шаттон и А. Львов (Chatton, Lwoff, 1939) объединили гипокомид с несколькими близкими формами, паразитирующими на моллюсках, в отряд *Rhynchodida* Chatton et Lwoff, 1939. Согласно их данным, инфрацилиатура ринходид имеет строение, подобное голотрихам. У ринходид биполярные кинеты, а не аполярные или циркумполярные, характерные, как тогда считалось, для сукторий и перитрих. В результате на какое-то время версия о возможном родстве сукторий и ринходид была отвергнута.

Многими авторами обсуждалась гипотеза о родстве ловчих щупалец некоторых хищных гимностомат и щупалец сукторий. Первым о сходстве этих структур упоминал Ф. Штейн (Stein, 1867). К.С. Мережковский (Mereschkowsky, 1882, 1883) в качестве промежуточной формы между *Ciliata* и *Suctorina* рассматривал виды хищных планктонных гимностомат рода *Mesodinium* Stein, 1862, имеющие перистом и ловчие щупальца. Дж. Энтз (Entz, 1883) считал несомненным происхождение сукторий от актиноболин. Кроме того, он полагал, что актиноболины — это «свободные и самостоятельные» бродяжки сукторий. О. Бючли (Bütschli, 1889) считал вероятной некоторую связь между формированием щупалец актиноболин, а также мезодиниума и щупалец *Suctorina*.

Наибольшее развитие эта гипотеза получила в работе А. Каля (Kahl, 1931). Однако он, в отличие от О. Бючли, выводил щупальца сукторий не из перистома, а из ловчих щупалец простомат. Автор считал, что щупальца *Mesodinium*, *Actinobolina* Strand, 1926, других щупальцевых *Prostomata* Schewiakoff, 1896 и щупальца сукторий «поразительно похожи». Представитель спатидиид *Legendrea bellerophon* Penard, 1914, вооруженный длинными щупальцами, внешне наиболее похож на сукторий. Еще один пример — актиноболинида *Dactylochlamys pisciformis* Lauterborn, 1901, которая не только лишена рта (из-за чего щупальца, по мнению А. Каля, должны служить для приема пищи), но и так напоминает бродяжек суктории *Parapodophrya soliformis* (Lauterborn, 1901), что может быть спутана с последними.

По мнению А. Каля, щупальца сукторий представляют собой конечную стадию эволюционного процесса, начавшегося с появления трихоцист в эк-

топлазме *Pseudoprorodon* Blochmann, 1886. Ствол щупальценосных Ciliophora отделяется от представителей *Pseudoprorodon*, лишенных эктоплазматических трихоцист. От таких форм происходят Spatidiidae Kahl, 1929 (вместе с *Legendrea* Faure-Fremiet, 1908) и Didiniidae Poche, 1913 (вместе с *Mesodinium*). Какой-то представитель рода *Pseudoprorodon*, имеющий такие трихоцисты, стал предком, с одной стороны, актиноболин, с другой — формой, давшей начало родам *Dactylochlamis* Lauterborn, 1901, *Enchelyomorpha* Kahl, 1930 (сейчас (Foissner, Foissner, 1995) — в составе Suctoria), *Peitiada mirabilis* Frenzel, 1892 и наиболее примитивным сукториям рода *Parapodophrya* Kahl, 1931. А. Каль (Kahl, 1934), однако, признавал, что щупальце *Hypocoma* «совершенно соответствует таковому у Suctoria», но тем не менее исключил Нуромиды (как и Rhynchodida в целом) из возможных предков щупальцевых инфузорий. Эти взгляды длительное время были общепризнанными (Янковский, 1972). Однако впоследствии электронно-микроскопические исследования показали отсутствие сходства в строении щупалец сукторий и актиноболин (Holt, Corliss, 1973).

С использованием более совершенных методов импрегнации серебром французской исследовательнице И. Гийше (Guilcher, 1947, 1948a, b, 1950a, b, 1951) удалось установить, что кинеты сукторий биполярны, как и у ринходид. На основании этого она и Э. Форе-Фремье (Faure-Fremiet et al., 1947) пришли к выводу, что больше не существует препятствий для рассмотрения ринходид и сукторий в качестве родственных групп. В результате сукторий переместили в состав Holotricha, к которому в то время относились и ринходиды, при этом их таксономический ранг был снижен до отряда (Corliss, 1964; Raabe, 1964).

Следует отметить, что эти выводы основывались только на наличии некоторого сходства в морфологии кинетома бродяжек сукторий и ринходид. И. Гийше (Guilcher, 1951) соглашалась с мнением Е. Шаттона и А. Львова (Chatton, Lwoff, 1949), что нецелесообразно обсуждать возможную гомологию щупалец сукторий и ринходид при отсутствии данных о функционировании этих органелл и их формировании в онтогенезе.

В начале 70-х годов XX в. А.В. Янковский (1972) рассматривал гипотезу А. Каля как наиболее обоснованную, однако затем изменил свои взгляды. По мнению А.В. Янковского (1978), ультраструктура щупалец сукторий соответствует таковой у ринходид, а не простомат, которых после работ А. Каля считали предками сукторий. А.В. Янковский полагал, что с ринходидами сходны бродяжки эфелотин и дискофриин, а не подофриид, считавшихся примитивными сукториями, а также предлагал объединить ринходид и сукторий в один надкласс — Rhynchosuctoria Jankowski, 1980 (Янковский, 1980). Основанием для такого изменения взглядов, возможно, послужили данные И. Лома и Е.Н. Козлова (Lom, Kozloff, 1968) по ультраструктуре аксонемы щупалец ринходид. При этом А.В. Янковский в качестве наиболее примитивных сукторий называет уже не подофриид, как ранее, а метацинетид, цилиатура бродяжек которых, по его мнению, более сходна с ресничным аппаратом ринходид.

Действительно, наличие у представителей обоих подклассов биполярных кинет и сходство в морфологии их щупалец на первый взгляд свидетельствует в пользу идеи о происхождении сукторий от ринходид. Эктоплазматическая фибриллярная сеть ринходид, по данным И. Лома и Е.Н. Козлова (Lom, Kozloff, 1969), как и сукторий, может относиться к постцилиарному типу, согласно разработанной Л.Н. Серавиным и З.П. Герасимовой (Seravin, Matveeva, 1971; Seravin, Gerassimova, 1978) классификации. Это, вероятно, и

привело к тому, что гипотеза о родстве двух групп в настоящее время получила наибольшее распространение.

Это отразилось и в ревизии системы типа Ciliophora (Puytorac et al., 1993). В упомянутой работе ринходида и суктории в ранге подклассов относятся к классу Phyllopharyngea de Puytorac et al., 1974 подтипа Epiplasmata de Puytorac et al., 1993. По мнению Д. Линна и В. Фойсснера (Lynn, Foissner, 1994), если считать Phyllopharyngea монофилетическим таксоном, то суктории и ринходида должны были отделиться от его общих предков раньше, чем сформировались такие группы, как циртофорины и хонотрихи, имеющие своеобразный гетеромерный макронуклеус. В этом случае аппарат питания сукторий гомологичен таковому ринходид.

Таким образом, в последние годы суктории и ринходида традиционно рассматриваются в качестве родственных таксонов. Однако остается открытым вопрос, как от достаточно специализированных паразитов мантийного комплекса моллюсков или эктопаразитов простейших — ринходид (или даже их предков — дистериид) — могли произойти свободноживущие хищники — суктории (Lynn, Foissner, 1994). Более понятным было бы иное направление эволюции — от хищничества к паразитизму.

Из анализа литературы видно, что доминирующие представления о родстве щупальцевых инфузорий основаны преимущественно на данных сравнительной морфологии. Нам представляется целесообразным сравнить щупальца сукторий и ринходид также в аспекте функциональной морфологии.

Как указывалось, типичное щупальце сукторий представляет собой цилиндрический вырост клетки, снабженный дистальным утолщением — головкой, частично погруженный внутрь тела.

Щупальце ринходид также является выростом клетки с дистальным расширением — головкой (рис. 12, 1). Головка покрыта мембраной, в которой имеются многочисленные поры. Ниже головки начинается аксонема из одного слоя микротрубочек, расположенных таким образом, что они образуют несколько складок или септ. Аксонема проникает глубоко внутрь клетки ринходид.

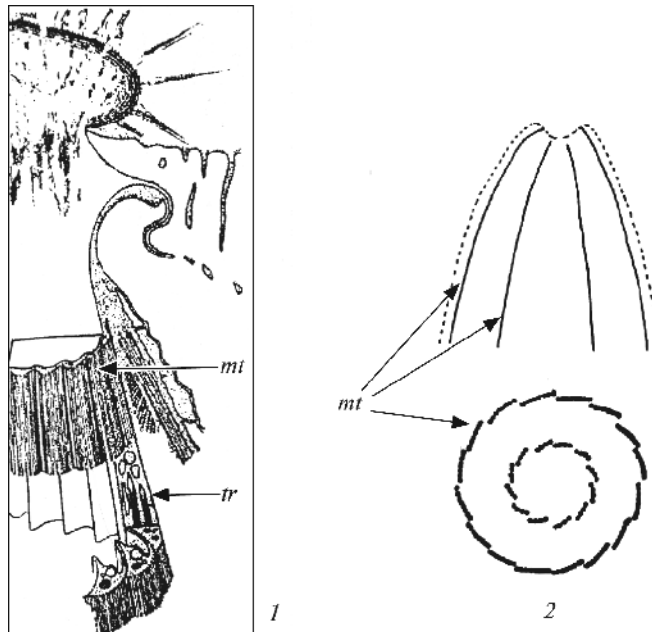
Итак, несомненно, определенное внешнее сходство в морфологии щупалец ринходид и сукторий наблюдается. Однако есть и различия, например, в аксонеме простомииума ринходид имеется только один слой микротрубочек, в расширенной части щупальца отсутствуют экструсомы. Последние у ринходид представлены трихоцистами, которые расположены не в щупальце, а на переднем конце клетки у его основания. Правда, в литературе появилось упоминание о том, что у ринходид имеются экструсомы особого типа — гаптотрихоцисты (Puytorac, 1994b). Следует также отметить, что, по некоторым данным, развитие аппарата питания у ринходид связано с соматическими кинетосомами, тогда как у сукторий — с субкортикальными (Hitchen et al., 1973b; Lynn, Foissner, 1994).

По нашему мнению, более существенны различия в механизмах питания ринходид и сукторий.

В литературе существует до 10 гипотез, объясняющих механизм работы щупалец сукторий (Hertwig, 1876; Plate, 1886; Eismond, 1890; Collin, 1912; Penard, 1920; Kahl, 1931; Kormos, 1938b; Kitching, 1952; Hull, 1961; Bardele, 1972 и др.). В монографии М. Канеллы (Canella, 1957) подробно рассматривается большинство этих гипотез. Многие из них в настоящее время представляют только исторический интерес, наибольшее распространение получили гипотезы о ведущей роли микротрубочек в питании сукторий.

Рис. 12. Схема строения щупальца ринходид (1) (по J. Lom, E. Kozloff, 1968) и коноида катаблефарид (2) (по А.П. Мыльников и др., 1998):
mt — микротрубочки; *tr* — трихоцисты

Fig. 12. The structure (schematic drawing) of the rhynchodid ciliate tentacle (1) (after J. Lom, E. Kozloff, 1968) and katablepharid flagellate conoid (2) (after А.П. Мыльников и др., 1998):
mt — microtubules; *tr* — trichocysts



М. Рудзинска (Rudzinska, 1953) первой указала на роль микротрубочек аксонемы (за счет их перистальтики) в питании щупальцевых инфузорий, но наиболее предпочтительной выглядит вторая из двух гипотез Х. Барделе (Bardele, 1972, 1974).

Этот автор в качестве модели использовал щупальце *Dendrocometes paradoxus* и придавал большое значение взаимодействию между микротрубочками щупальца и клеточной мембраной жертвы (Bardele, 1974). Процесс питания начинается с инвагинации мембраны головки щупальца вместе с цитоплазмой жертвы внутрь щупальца за счет сокращения микротрубочек внутреннего слоя аксонемы. По мнению Х. Барделе, дистальная часть щупальца сукторий функционирует подобно цитостому гимностомат. Полимеризация «цитостомов», возможно, является результатом адаптации сукторий к прикрепленному образу жизни.

До сих пор далеко не все детали этого механизма изучены экспериментально, но участие микротрубочек в процессе поедания жертвы сукториями можно считать доказанным.

По данным И. Лома и Е.Н. Козлова (Lom, Kozloff, 1968), ринходиды поглощают питательные вещества осмотическим путем, через поры в головке щупальца, которая погружена в ткани хозяев (жаберные филаменты или гепатопанкреас). Вместе с тем в последнее время осмотическое питание не принимается специалистами, которые в качестве альтернативы фагоцитозу рассматривают только пиноцитоз, что, вероятно, справедливо и в отношении ринходид (Dovgal, 2002b).

Из наблюдений за живыми ринходидами (Bower et al., 1993) известно, что они могут менять локализацию, с силой внедряясь в ткань хозяина. По-видимому, аксонема в этом случае является только опорной структурой. Следовательно, щупальца сосущих инфузорий и ринходид функционируют совершенно по-разному.

Таким образом, и морфология, и функционирование органелл питания сукторий уникальны среди инфузорий. При этом, однако, известно несколько

примеров подобных структур у представителей неродственных цилиатам групп хищных простейших.

М. Канелла (Canella, 1957) перечислял несколько видов протистов, питающихся сходным с сукториями образом, среди них *Bodo* sp. и один вид морских динофлагеллат. По данным Г. Сперо (Spero, 1982), пресноводная динофлагеллата *Gymnodinium fungiforme* Anissimova, 1926 заглатывает цитоплазму жертвы через очень растяжимую органеллу — подит, которая, по мнению автора, аналогична щупальцу сукторий. Для такого питания динофлагеллат был предложен специальный термин — «мизоцитоз», т. е. фагоцитоз в результате высасывания (Schnepf, Deichgäber, 1984), который вполне применим и в отношении сукторий, хотя никогда не использовался в литературе по этим цилиатам. К. Хаусманн и Н. Хюльсманн (Khausmann, Hülsmann, 2010) также подчеркивали сходство в механизмах питания сукторий и динофлагеллат. По их мнению, это одно из свидетельств того, что динофлагеллаты и инфузории произошли от общего предка.

Подобный сукториям способ питания отмечен и у других жгутиконосцев — спириомонасов (Мыльников, 1991). В апикальной части их роострума имеется коноид с внутренним каналом, с его помощью он внедряется в тело жертвы, содержимое которого «перекачивается» в тело спириомонаса. В задней части клетки спириомонаса при этом формируется одна большая пищеварительная вакуоль (Жуков, 1993).

Как считают А.П. Мыльников и соавт. (1998), механизм питания хищных жгутиконосцев-катаблефарид также во многом сходен с механизмом питания сукторий, аппарат для поглощения пищи у них также включает два слоя микротрубочек (рис. 12, 2). В связи с этим катаблефариды некоторое время даже рассматривались в качестве возможных предков инфузорий (Lee et al., 1991, 1992). На самом деле это, безусловно, случай конвергенции (Patterson, 1994; Dovgal, 2002b).

Это приводит к мысли о том, что поиск структур, гомологичных структурам щупалец сукторий, более перспективен не у форм, имеющих уже достаточно специализированные щупальцеобразные органеллы (ринходид, циртофорин, актиноболин), а у хищных инфузорий, поглощающих добычу, превышающую их по размерам. По нашему мнению, такие структуры следует искать у мелких, подвижных, хищных цилиат, поедающих более крупную, чем они, добычу.

Вероятно, лучше изучен в этом аспекте *Didinium nasutum* (Müller, 1786). Дидиниум нападает на значительно более крупных инфузорий, флагеллат, амёб и даже турбеллярий, прикрепляясь к ним с помощью особого околоротового образования — хоботка, или роострума (Wessenberg et al., 1970). Хоботок снабжен экструсомами двух типов — длинными токсистамами и короткими пексистамами. Вдоль роострума проходит нематодесма, кроме того, имеются кортикальные ленты микротрубочек и фибриллярное кольцо. За счет сокращения этих фибриллярных структур хоботок сокращается и вворачивается внутрь клетки вместе с жертвой.

Однако для обсуждения возможности родства между этими группами одного внешнего сходства ультратонкого строения и функционирования щупалец и хоботка сукторий и дидиниид недостаточно.

Рассмотрение в сравнительном аспекте таких структур этих цилиат, как эктоплазматические фибриллы (Dovgal, 2002b; Довгаль, 2003), показало наличие некоторого сходства. Эктоплазматическая фибриллярная сеть дидиниид, как и сукторий, может относиться к постцилиарному типу. Различия связаны с составом кортексообразующих структур.

Однако более существенным является наличие у сукторий субкинетальных микротрубочек, что свидетельствует об их родстве с филлофарингеями, а не с дидинидами.

Следует отметить, что в результате изучения структуры ДНК суктории и дидиниумы оказались в разных кладах (Riley, Katz, 2001).

Тем не менее, по нашему мнению, механизм поедания добычи дидиниумом очень напоминает работу щупальца сукторий (Довгаль, 2003). Нематодесма рострума образована из микротрубочек (Holt, 1972) и сходна с аксонемой щупальца, пексицисты могут быть гомологичны гаптоцистам.

Для того чтобы такой хищник, как дидиниум, перешел от требующего значительных энергозатрат процесса заглатывания крупной добычи к ее высасыванию, достаточно разделения функций микротрубочек нематодесмы. Вероятно, у какой-то сходной по способу питания с дидиниумом инфузории часть наружных микротрубочек аксонемы утратила сократимость и начала выполнять опорную функцию. В результате и весь хоботок утратил способность к впячиванию, однако появилась возможность втягивания внутрь клетки хищника мембраны жертвы вместе с ее цитоплазмой.

Таким образом, возможно, произошел переход от заглатывания к мизоцитозу, «хоботок» начал функционировать подобно коноиду катаблефарид или «подиту» динофлагеллат.

Дальнейшее усиление функции такой органеллы могло идти путем ее удлинения, что увеличивало контролируемый объем жидкости и повышало вероятность контакта с жертвой, а также концентрации и полимеризации на ее конце экструсом. Это, в свою очередь, потребовало увеличения поверхности терминального конца щупалец и укорочения экструсом. Так, возможно, сформировалась головка булавовидного щупальца.

Результатом подобной специализации могло быть формирование щупальца сукторий. По нашему мнению, наличие булавовидных щупалец у представителей всех крупных таксонов сукторий с разным типом почкования также свидетельствует в пользу предположения о первичности такого щупальца для группы. Возможно, оно появилось еще у планктонных форм, и полимеризация щупалец связана уже с переходом предков сукторий к прикрепленному образу жизни.

По-видимому, суктории довольно рано отделились от общего ствола цилиофор, и дальнейшее становление этой группы было связано с редукцией цилиатуры, а также развитием прикрепительных структур, щупальцевого аппарата и усложнением жизненных циклов. Вероятно, в данном случае сохранившийся у бродяжек этих цилиат постцилиарный тип организации фибриллярной сети действительно является анцестральным признаком. Однако он очень широко представлен в пределах типа (Серавин и др., 1977), что затрудняет поиск возможных предков группы. В то же время для сукторий достаточно характерны случаи личиночных адаптаций, связанных с полной редукцией локомоторной цилиатуры бродяжек (как у фальякроклептин) или с редукцией фибриллярных структур (например, субкинетальных микротрубочек у энхелиоморфид).

По мнению автора, нельзя полностью исключить возможность происхождения сукторий от каких-то общих с дидинидами предков. Ленты субкинетальных микротрубочек могли независимо сформироваться в разных группах инфузорий в рамках общей тенденции к усилению кортекса при переходе к прикрепленному или паразитическому образу жизни. Тем не менее имеющиеся данные позволяют только предположить, что предками сукторий были какие-то подвижные хищники, у которых был сходный с дидинии-

дами способ питания. Эта гипотеза упоминается А.В. Янковским (2007) как достаточно приемлемая.

При этом идея родства между ринхонидами и сукториями выглядит гораздо менее предпочтительной, поэтому больше нет необходимости считать наиболее примитивными таксонами метацинетид или дискофриин, как это предполагал А.В. Янковский (1978) на основании сходства кинетома ринхонид и бродяжек этих сукторий. Наиболее примитивной группой сукторий, как показал А. Каль (Kahl, 1931), являются параподофрии, сохранившие наряду с наружным почкованием способность к монотомии, дифференциацию цилиатуры у бродяжек и простой тип симметрии. По нашему мнению, наличие стадии «подофрии» в онтогенезе многих сукторий также свидетельствует в пользу этого предположения. Вероятно, «подофриоидную» форму тела, морфотип с монаксонной симметрией, по А. Батиссу (Batisse, 1994), можно считать исходной для группы.

Относительно истории становления группы некоторые авторы (Янковский, 2007) утверждают, что филогения сукторий неизвестна. В какой-то мере это справедливо. Достоверных находок ископаемых сукторий нет, молекулярно-генетические данные пока получены только для ограниченного числа видов. На современном этапе основными источниками информации об истории этого таксона являются данные сравнительной морфологии и изучение онтогенеза.

Однако подобный анализ затрудняет наличие большого количества вероятных параллелизмов в разных группах щупальцевых инфузорий. Тем не менее анализ основных направлений эволюции сукторий позволяет получить схему филогенетических отношений между крупными таксонами и, соответственно, сформировать представления о путях формирования этой полиморфной группы.

По нашему мнению (Dovgal, 2002b), становление группы происходило в процессе формирования трех основных структур, которые могут трактоваться как функциональные блоки (Уголев, 1994): формирование типов бесполого размножения, формирование щупальцевого аппарата и формирование прикрепительных структур, и было связано с переходом свободноплавающих хищных предков сукторий к прикрепленному образу жизни.

При этом основной эволюционной тенденцией у этой группы цилиат было формирование разных типов почкования, что привело к образованию трех основных линий развития сукторий. Два других направления реализовывались независимо уже в пределах этих трех линий.

Такая схема проиллюстрирована серией кладограмм, основанных на анализе способов бесполого размножения, типов щупалец и особенностей прикрепления представителей всех известных к тому времени родов сукторий (Dovgal, 2002b).

Филогенетические отношения в пределах крупных клад подробно рассматриваются в нашей сводке (Dovgal, 2002b), поэтому в монографии ограничимся обсуждением более общей схемы филогении, в которой учитываются как наши данные, так и, по возможности, сведения, полученные молекулярно-генетическими технологиями (Riley, Katz, 2001; Snoeyenbos-West et al., 2004).

Ранее нами был определен набор плезиоморфий, к каким относятся размножение монотомией, подвижный образ жизни — отсутствие облигатного прикрепления и соответствующих органелл, отсутствие раковины, изогамная конъюгация.

Часть этих примитивных признаков характерна для экзогеммин, среди которых, в частности, есть представители, размножающиеся не почкованием, а делением клетки надвое, или комбинирующие эти два способа размножения. Конъюгация у экзогеммин изогамная, т. е. в пару объединяются две морфологически подобные особи, которые обмениваются пронуклеусами.

На основании этого можно предположить, что экзогеммины близки к предковой группе сукторий. В пределах этого кластера наиболее примитивными нам представляются подофрииды (отряд *Podophryida* Jankowski, 1973).

Отдельно следует отметить aberrantный отряд *Phalacrocleptida* Jankowski, 1978 с единственным представителем — *Phalacrocleptes verruciformis* Kozloff, 1966. Для этих эктопаразитов полихет характерен набор примитивных признаков: редукция щупалец, полная редукция ресничного аппарата и размножение делением. Однако несомненно, если редукция упомянутых структур связана с паразитическим образом жизни, то отсутствие почкования первично для этих сукторий. Мы полагаем, что предположение о возврате к исходному способу размножения — делению — противоречило бы принципу необратимости эволюции.

Вероятно от подофриеобразных предков произошли эфелотины — группа морских сукторий с разветвленным макронуклеусом и дополнительными ловчими органеллами.

Эфелотины являются единственной группой сукторий, у которых ловчие и сосущие щупальца образованы не традиционным разделением функций сосущих щупалец. У них сформировались ловчие щупальца особого типа, представляющие собой выросты клетки, снабженные мощной аксонемой из микротрубочек и несколькими группами гаптоцист. В пользу независимого от высасывательных щупалец и более позднего происхождения ловчих щупалец эфелотин свидетельствует, по нашему мнению, структура аксонемы, напоминающая таковую у аксоподий солнечников, а не сукторий (Микрюков, 1997), а также наличие в ловчих органеллах вполне типичных гаптоцист, характерных для высасывательного щупальца.

Что касается характерной морфологии вегетативного ядра, то, по нашему мнению, первоначальная функция выростов макронуклеуса эфелотин была механической, но их наличие, вероятно, позволило этим цилиатам перейти к множественному одновременному почкованию, что значительно увеличило репродуктивный потенциал видов этого таксона. В процессе адаптации к поселению на субстратах разного типа у некоторых эфелотин редуцировались стебелек (*Tunicophrya* Jankowski, 1973), ловчие щупальца (*Ophryocephalus* Wailes, 1925, *Ophiurephelota* Jankowski, 1981), у паразитических форм происходила олигомеризация сосущих щупалец (*Thaumatophrya* Collin, 1912, *Ophryocephalus*). У некоторых родов за счет апикальной аллометрии стебелька сформировались специальные опорные структуры (*Podocyathus* Kent, 1881) или в результате развития гликокаликса появилась раковина (*Shellephelota* Jankowski, 1981).

У представителей рода *Metephelota* наблюдается усиление трофической функции за счет формирования псевдовестибулярной полости. В ней также происходит почкование, что является проявлением общей тенденции к защите бродяжки у экзогеммин (и Suctorea в целом).

Еще одной эволюционной тенденцией у сукторий-экзогеммин является вторичный переход к планктонному образу жизни. С ним связана редукция прикрепительных органелл (*Sphaerophrya*), которые, однако, сохранились на стадии подофриоида и цисты.

Аллантосомиды, вероятно, независимо произошли от каких-то планктонных подофриин, перешедших к эндокомменсализму в кишечнике позвоночных (лошадей, слонов и носорогов). Так, вид аллантаосомид из кишечника африканских носорогов — *Vanchovenia multisuctores* (van Hoven, Gilchrist et Stenson, 1998) — морфологически очень близок к сферофриям. По внешним признакам его можно было бы отнести даже к роду *Sphaerophrya*, но ультраструктура щупалец этого вида пока не изучена и вполне вероятно, что она будет соответствовать таковой аллантаосомид. В связи с этим пока нет оснований для перемещения этого вида в другой таксон. Однако подобная форма, по мнению автора, может считаться промежуточной между сферофриями и аллантаосомидами.

Тенденция к защите зоны соединения зооида и стебелька более четко проявляется у метацинетид, у которых преобладают раковинные формы. Как отмечалось нами ранее (Dovgal, 2002b), здесь реализованы два направления эволюции прикрепительных структур: укрепление зоны соединения стебелька и раковины и формирование единой структуры — стилотеки.

С появлением раковины, вероятно, связана тенденция к защите бродяжки от внешних факторов. У метацинетид и пратекацинетид зона образования бродяжки переместилась на латеральную сторону тела, при этом формирующийся томит оказался под защитой раковины. Следующим этапом реализации этой тенденции было частичное погружение зоны формирования томита вглубь клетки (полуциркумвагинативное почкование).

Особый случай специализации, связанной с паразитизмом, можно наблюдать у паразитов сукторий-эфелотин рода *Tachyblaston*. Для них характерен сложный жизненный цикл с чередованием питающегося, эндопаразитического поколения — трофозоида, особи которого при почковании образуют ресничную бродяжку, и стебельчатого, раковинного поколения, особи которого не питаются и при почковании образуют особые безресничные бродяжки — дактилозоиты.

Род *Tachyblaston* сближает с раковинными экзогемминами, особенно метацинетинами, полуциркумвагинативное почкование с латеральным положением протомита.

Родственные связи тахибластона мало рассмотрены в литературе. На наш взгляд, позиция этого рода на полученной нами схеме филогенетических отношений (Dovgal, 2002b) отражает его реальное родство с метацинетинами. Вероятно, это случай крайней специализации к паразитизму каких-то представителей этой группы, близких к морским формам рода *Paracineta* Collin, 1912.

В отличие от других экзогеммин, редко проявляющих специфичность к хозяевам или субстратам, появление сукторий с почкованием вермигеммией, по нашему мнению, связано с переходом к поселению на определенной группе хозяев — гарпактикоидах. Действительно, за исключением родов *Spongiarcon*, *Spelaeophrya* и *Leboransia* Dovgal, 2002, а также некоторых видов родов *Ophryodendron* и *Thecacineteta* Collin, 1909, остальные суктории с почкованием вермигеммией встречаются только на гарпактикоидах.

По нашему мнению, такая специализация связана с проблемой периодической линьки хозяев, с которой сталкиваются комменсалы ракообразных. Это требует выработки специальных адаптаций к линьке — трофотомии (у некоторых хонотрих, сукторий и перитрих) и диминутивного почкования, связанного с линькой хозяев у хонотрих.

Однако гарпактикоиды не линяют на половозрелой стадии своего жизненного цикла. Соответственно, в таких условиях не нужны специальные адаптации, в связи с чем эти ракообразные являются чрезвычайно удобными хозяева-

ми для комменсалов. Это способствовало активному заселению гарпактикоид сукториями с формированием устойчивых систем комменсал—хозяин.

Формирование специфичных взаимоотношений связано с проблемой выбора хозяев. Наибольшая вероятность попадания бродяжки инфузории на хозяина своего вида обеспечивается при расселении во время копуляции хозяев. Это, вероятно, вызвало редукцию локомоторной цилиатуры и переход томитов к ползанию. Одновременно образовались и личиночные органеллы временного прикрепления — присоски.

Мы полагаем, что вермигеммины произошли от каких-то сукторий-экзогеней, перешедших к поселению на гарпактикоидах. При этом достаточно рано сформировались две эволюционные ветви вермигеммин, в одной из которых сохранился исходный тип булавовидных щупалец, в другой образовались палочковидные щупальца.

Таким образом, наиболее примитивными вермигемминами нами считаются комменсалы гарпактикоид с булавовидными щупальцами, вероятно, близкие к роду *Spelaeophrya* или *Lecanophrya* Kahl, 1934. Дальнейшая эволюция группы связана с освоением разных локусов на теле небольших по размеру хозяев и усилением функции поимки жертв. Это проявляется в разветвлении тела, формировании актинофоров разнообразной формы, а также образовании подвижных щупалец. Одна группа, сохранившая стебельки, независимо перешла к секреции раковины (род *Thecacineteta*).

Вторая линия развития сукторий представлена формами, для которых характерна инверсогеммия. Все эвагиногеней — обитатели пресных водоемов, их предками, вероятно, являются пресноводные экзогеней — подофриины. Об этом, в частности, свидетельствует то, что представители эвагиногеней рода *Prodiscophrya* из перифитона морфологически неотличимы от подофриин. А.В. Янковский (2007) даже указывает экзогеммин рода *Podophrya* в качестве предковой группы для *Prodiscophrya*.

Формирование этой группы сукторий, судя по всему, связано с переходом их предков к комменсализму на пресноводных беспозвоночных. Такая приуроченность к определенному кругу хозяев, вероятно, привела к относительно невысокому (по сравнению с экзогенейми или эндогенейми) разнообразию форм эвагиногеней.

Дивергенция одной линии эвагиногеней, сохранивших щупальца булавовидного типа, произошла в результате освоения в качестве носителей имаго водных насекомых — жуков и клопов. Так же, как для гарпактикоидов, для вермигеммин эти хозяева оказались весьма удобными для заселения сукториями, что связано с отсутствием у них линьки на достаточно долго живущей стадии имаго. Характерно, что специфичные к комменсализму эвагиногеммины не встречаются на личинках этих насекомых.

Часть эвагиногеней осталась в перифитоне. При этом они сталкивались с проблемой топической конкуренции с диатомовыми водорослями (Довгаль, 1994), которая, в частности, могла быть решена адаптацией к поселению в реках при скорости течения, превышающей критический для диатомовых уровень. Как указывалось, одна из наиболее распространенных адаптаций — формирование распластанного тела. Именно с этим, по нашему мнению, связано появление гелиофриин, сохранивших рудимент стебелька в виде тектинового прикрепительного диска.

Судя по наличию некоторых примитивных особенностей почкования, вероятно, довольно рано отделились от остальных эвагиногеммин те формы, которые перешли к комменсализму на ракообразных. Для этих сукторий характерна тенденция к образованию палочковидных щупалец, что, возможно,

связано со сложным комплексом гидродинамических факторов на интенсивно обтекаемой поверхности жабр, заселяющихся наиболее часто. Эта группа щупальцевых инфузорий тяготеет к поселению в условиях повышенной аэрации и часто в олиготрофных водоемах. Видимо, с поселением в условиях с недостаточным снабжением пищей связана и тенденция к последующему усилению функции органелл питания за счет формирования разветвленных щупалец и даже разветвления тела (род *Cometodendron* Swarczewsky, 1928). Характерно, что, по крайней мере, у дендрокOMETИН также имеется рудимент стебелька — тектиновый прикрепительный диск (Batisse, 1994).

До настоящего времени неясным остается вопрос о происхождении аберрантных групп эвагиногемней: *Syathodiniida* Jankowski, 1975 и *Tripanococcida* Dovgal, 2002. Возможно, в первом случае, действительно, имеет место неотения, как полагают А.В. Янковский (1981) и А. Батисс (Batisse, 1994). Редукция органелл питания и особенности размножения (множественная последовательная эвагиогеммия) рода *Tripanococcus* Stein, 1867, несомненно, связаны со специализацией к паразитизму. Однако в обоих случаях пока невозможно установить вероятных предков этих сукторий.

Наконец, третья линия развития представлена сукториями с внутренним почкованием. По нашему мнению, в пределах этой линии достаточно рано разделились стебельчатые формы и распластанные по субстрату, лишенные стебелька организмы.

Основными тенденциями в становлении стебельчатых эндогемней, на наш взгляд, являются переход от безраковинных форм через расширение апикальной части стебелька к организмам с тектиновой раковинкой, а также специализация к питанию разной пищей (или пищей разной консистенции, как у хоанофрий), что приводило к специализации булавовидных щупалец. Крайние случаи такой специализации — это ловчие щупальца видов рода *Acinetopsis* и воронковидные щупальца представителей рода *Choanophrya* Hartog, 1902.

Внутреннее почкование выводится из полуциркумвагинативного, поэтому вполне естественно предположить, что предками эндогеммин были экзогеммины с почкованием последнего типа. Сомнительно, чтобы это были метацинетиды, у которых нет типичного стебелька. Предки эндогеммин, скорее, были близки к подофридам.

Вероятно, наиболее примитивная группа эндогеммин — токофриины, отдельные формы которых имеют почти сферическое тело и щупальца, не собранные в пучки. Кроме того, сходную с подофриями стадию эти инфузории, например *Tokophrya quadripartita*, проходят при метаморфозе.

Предки эндогеммин, по-видимому, не были специализированы к поселению на определенных хозяевах или субстратах, высокая степень защиты бродяжек вместе с их подвижностью способствовали значительной экологической пластичности группы. В результате эндогеммины заселили разнообразные субстраты и хозяев из самых разных таксонов, в том числе, вероятно, первыми из сукторий перешли к поселению на поверхности тела морских и пресноводных рыб. С этим связано также интенсивное формообразование в пределах группы: к эндогемминам относится почти половина известных родов и видов сукторий. В филогенезе этой группы щупальцевых инфузорий, по нашему мнению, наиболее эволюционно продвинутой, реализовались все проявляющиеся у сукторий эволюционные тенденции.

У эндогеммин представлены все характерные для сукторий морфотипы: стебельчатые, поднятые над субстратом, распластанные по субстрату, паразитические (с редукцией органелл прикрепления и щупалец), а также вторично планктонные виды. Имеются все типы прикрепительных органелл,

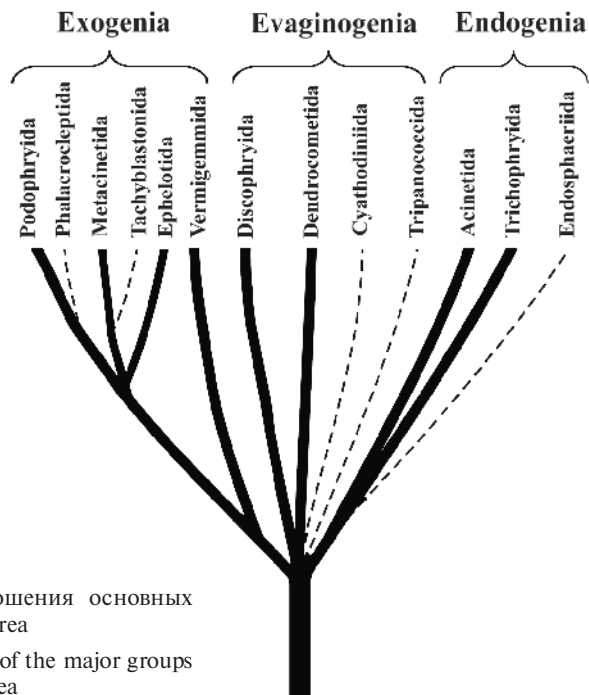


Рис. 13. Филогенетические отношения основных групп класса Suctorea

Fig. 13. Phylogenetical relationships of the major groups within class Suctorea

включая прикрепительные кольца — цинктумы. Также для эндогеммин характерны все три типа раковины. В пределах группы хорошо прослеживается тенденция к организации щупалец в пучки, несколько слабее — к формированию актинофоров. Тип щупалец в большинстве случаев остается неизменным, кроме воронковидных щупалец у хоанофрий, которые перешли к питанию жидкими остатками пищи и метаболитами хозяев, и палочковидных щупалец пелтацинет и псевдогемм. В некоторых случаях произошла дифференциация щупалец на ловчие и высасывательные, что характерно для экзогеней (подофриид), но более продвинутой (*Acinetopsis*). Тенденция к олигомеризации щупалец также выражена у эктопаразитов родов *Rhyncheta*, *Riftus*, *Pseudogemma* и *Pottsioles*.

Изложенная выше гипотетическая последовательность событий, с независимым происхождением сначала инверсогеней, а потом эндогеней, от предковой группы сукторий-экзогеней, хорошо согласуется со схемой филогенетических отношений сукторий, полученной ДНК-секвенированием (Snoeyenbos-West et al., 2004).

Эта схема представлена на филограмме (рис. 13), построенной на основе нашего кладиического анализа по морфологическим признакам и типам бесполого размножения (Dovgal, 2002b) и данных молекулярной генетики (Riley, Katz, 2001; Snoeyenbos-West et al., 2004).

ПОЛОЖЕНИЕ КЛАССА SUCTOREA В ТИПЕ СИЛЮРНОРА. СИСТЕМА ТАКСОНА

Современный период изучения щупальцевых инфузорий характеризуется наличием нескольких подходов к оценке их положения в системе инфузорий и таксономического ранга. До недавнего времени при построении систе-

мы типа *Ciliophora* за основу принималась идея О. Бючли (Bütschli, 1889), согласно которой система цилиат базировалась на особенностях соматической и оральной цилиатуры, причем наибольшее значение придавалось последней. Соответственно, суктории с их своеобразным щупальцевым аппаратом и редукцией соматической цилиатуры у трофонтов трактовались как группа, обособленная от остальных цилиат. При этом в большинстве версий системы *Suctoria* традиционно имели высокий таксономический ранг подкласса или класса.

В частности, А.В. Янковский (1972) первоначально игнорировал значение типа почкования при построении системы таксона и отрицал возможность родства сукторий и ринходид, которых большинство цилиатологов считало предками щупальцевых инфузорий. Однако в более поздних работах (Янковский, 1978, 1980, 1981) этот автор принял идею о происхождении сукторий от ринходид, считал и тех и других группами, обособленными от других инфузорий, и даже предлагал выделить эти два таксона в особый подтип типа *Ciliophora* Doflein, 1901. В предлагаемых вариантах системы А.В. Янковский (1978, 1980, 1981) придавал сукториям высокий систематический ранг класса. Класс *Suctoria* он подразделял на 5 подклассов (по способу размножения), кроме того, предлагал множество новых отрядов, семейств и родов этих цилиат.

Д. Маттес (Matthes et al., 1988) и его последователи придавали сукториям ранг отряда. Они различали меньше типов почкования, кроме того, полагали, что адаптивные признаки: тип щупалец, наличие (отсутствие) раковины или стебелька и т. п., которым А.В. Янковский придавал большое систематическое значение, пригодны только при различении видов. Соответственно, эти авторы не признавали большинство таксонов, предложенных А.В. Янковским.

А. Батисс (Batisse, 1994), напротив, принимал многие таксоны, предложенные А.В. Янковским. Он подразделял подкласс *Suctoria* на 3 отряда, также отличающиеся типом почкования. Однако два основных типа почкования, на основании которых предлагаются 2 новых отряда, различаются не наружным или внутренним формированием протомита, а тем, как начинается почкование — с инвагинации или эвагинации несущего кинетосомы участка кортекса трофонта. Соответственно, в отряд *Podophryida* Jankowski, 1973 включены формы с наружным почкованием, начинающимся без предварительной инвагинации участка кортекса. В отряд *Exotropida* Batisse, 1994 входят формы с наружным почкованием, которое начинается с инвагинации кортекса. Наконец, отряд *Entotropida* Batisse, 1994 объединяет сукторий с внутренним, как его трактует автор, почкованием, начинающимся также с инвагинации кортекса.

Это приводит к коренному изменению структуры подчиненных таксонов подкласса *Suctoria*. Суктории с ресничными и безресничными бродяжками оказываются в составе отряда *Exotropida*, с наружным и внутренним почкованием — *Entotropida*. По количеству подчиненных таксонов система А. Батисса занимает промежуточное положение между системами А.В. Янковского и Д. Маттеса, существенно отличаясь составом таксонов.

В конце XX в. взгляды о превалирующем значении для филогении и систематики инфузорий ротовой цилиатуры начали сменяться представлениями о том, что особенности соматической цилиатуры являются эволюционно более консервативными, а сходные особенности оральной цилиатуры могут иметь конвергентную основу. Концептуально это сформулировал Д. Линн

(Lynn, 1979), который утверждал, что «соматическое выше орального», так как соматические структуры дают «более ясный» филогенетический сигнал, чем перистомальные. Соответственно, это отразилось на положении сукторий в системе: данный таксон разные авторы включали в состав класса *Phyllopharyngea* de Puytorac et al., 1974 в ранге подчиненного таксона (Small, Lynn, 1985; Puytorac et al., 1993; Lynn, 2008).

Нами (Dovgal, 2002b) предложена собственная версия системы сукторий и положения этой группы в пределах типа, исходя из того, что *Suctorea* и *Phyllopharyngea* — это сестринские группы, о чем свидетельствуют сходные особенности строения их соматической цилиатуры и кортекса, в частности наличие субкинетальных микротрубочек. Также родство групп подтверждали данные ДНК-секвенирования филлофарингей, в том числе сукторий (Riley, Katz, 2001; Snoeyenbos-West et al., 2004).

Однако предполагаемая гомология микротрубочкового скелета цитостома филлофарингей — цитофаринкса — и аксонемы щупалец сукторий, что также служило основанием для помещения сукторий в состав упомянутого класса, представлялась нам искусственной.

Основанием для этого послужил наш анализ сходства скелетных структур ротовых аппаратов и щупалец таких неродственных групп, как суктории, хищные инфузории-дидинииды, жгутиконосцы-катаблефариды и динофлагеллаты (Dovgal, 2002b; Довгаль, 2003) (см. «Происхождение и филогения сукторий»). У двух последних групп сходство осевого микротрубочкового скелета аппаратов поедания жертвы с аналогичными структурами щупалец сукторий оказалось даже значительнее, чем между аксонемой сукторий и цитофаринксом. Другими словами, при подобном механизме питания весьма похожие структуры формировались независимо.

Это вполне соответствует представлениям Д. Линна (Lynn, 1979) о большей информативности соматических структур, чем оральных. Однако это же свидетельствует о том, что суктории по отношению к классу *Phyllopharyngea* являются сестринской группой равного с ним ранга.

В результате в нашей схеме сукториям придавался таксономический ранг класса *Suctorea* Claparede et Lachmann, 1858 в составе надкласса *Ciliostomatophora* de Puytorac et al., 1993 подтипа *Epiplasmata* de Puytorac et al., 1993. В состав класса *Suctorea*, в свою очередь, входили 4 подкласса, 15 отрядов, 2 подотряда и 40 семейств (Dovgal, 2002b).

При построении системы за основу нами принята классификация типов почкования, предложенная А.В. Янковским. Однако вследствие более строгого использования этого принципа род *Praethecacineteta* Matthes, 1956 с ресничными бродяжками (в ранге нового семейства *Praethecacinetidae* Dovgal, 1996) перемещен нами в состав подкласса *Exogenia* Collin, 1912. Кроме того, нами не принят подкласс *Neotenea* Jankowski, 1978, для представителей которого характерна инверсогеммия.

Написание названий класса *Suctorea* и подклассов *Exogenia*, *Endogenia* и *Evaginogenia* приведено в соответствии с традицией, принятой для простейших.

А.В. Янковский (2007) в сводке по инфузориям, опубликованной во втором томе коллективной монографии «Протисты: Руководство по зоологии», не указывает ранг сукторий. При этом в обзорной главе по систематике инфузорий в той же монографии (Фокин, 2007), предшествующей разделу А.В. Янковского, за основу принята система Д. Линна, которая к моменту выхода тома была опубликована только в Интернете.

Однако А.В. Янковский сохраняет подкласс *Neotenea* для сукторий из пищеварительного тракта кавиморфных грызунов. Это, по-видимому, под-

разумеает, что сукториям придается ранг класса, а не подкласса. Тем не менее таксоны уровня отряда, как предложенные другими авторами, так и самим А.В. Янковским, в данной работе не обсуждаются.

В свою очередь, Д. Линн (Lynn, 2008) в монографии по систематике инфузорий отмечает, что он в целом принимает нашу систему сукторий, за исключением двух положений. Он продолжает считать сукторий подклассом Suctoria в составе класса Phyllopharyngea de Puytorac et al., 1974 подтипа Intgamacronucleata Lynn, 1996. Кроме того, Д. Линн не признает самостоятельность такого таксона, как Vermigenia Jankowski, 1978, разместив его представителей в составе Exogenea Collin, 1912. Это основано на том, что Д. Линн считает вермигеммию разновидностью наружного почкования, ссылаясь при этом на наши взгляды (Dovgal, 2002b), согласно которым вермигеммия эволюционно выводится из экзогеммии.

Следует отметить, что это приводит к несколько более существенным различиям, чем указывает Д. Линн (Lynn, 2008), так как подклассы класса Suctorea приобретают ранг отрядов, которые, соответственно, подразделяются на семейства. Отряды и подотряды из нашей схемы в системе Д. Линна не упоминаются. В результате в системе, принятой в монографии Д. Линна, группы семейств, которых объединяет сходство морфологии и особенностей жизненного цикла, в том числе семейства из такой компактной и, несомненно, монофилетической группы, как вермигеммины, рассматриваются вперемешку с другими, неродственными семействами экзогеней, которые выстроены в алфавитном порядке без учета возможных родственных связей.

В связи с этим настоящая монография основана преимущественно на предложенной нами системе класса Suctorea (Dovgal, 2002b). При этом нами принимается общая структура системы типа Д. Линна и систематическое положение сукторий приводится в соответствии с его схемой, но с сохранением для сукторий ранга класса.

Также автор согласен с доводами Д. Линна (Lynn, 2008) относительно нецелесообразности выделения вермигеммин в отдельный подкласс. При этом нами принимается во внимание не только то, что вермигеммия является производным от экзогеммии способом размножения, но и то, что при почковании вермигеммией цилиатура бродяжек не всегда полностью редуцируется: сохраняется небольшое количество апикальных ресничек. Другими словами, различия между указанными способами почкования не столь велики, как это представлялось нам ранее.

Соответственно, все таксоны подкласса Vermigenia Jankowski, 1978 перемещаются в состав подкласса Exogenea Collin, 1912 в составе отряда Vermigemmmida Jankowski, 1973. Названия отрядов Spelaophryida Jankowski, 1978, Thecacinetida Batisse, 1975 и Ophryodendrida Jankowski, 1975 являются младшими синонимами Vermigemmmida Jankowski, 1973.

Род *Andrusoviella* Dovgal, 2005 ранее был помещен нами в состав семейства Corynophryidae. Однако систематическое положение этого семейства длительное время оставалось дискуссионным, поскольку достоверные данные о способах бесполого размножения его представителей отсутствовали.

А. Каль (Kahl, 1934) первоначально поместил выделенный им род *Corynophrya* Kahl, 1934 в состав семейства Discophryidae Collin, 1912 на основании наличия у одного из видов рода — *C. lynghyi* (Ehrenberg, 1834) — эндогеммии, которая в то время считалась характерной для дискофриид. Вид

Podophrya marina Andrusova, 1886 указан А. Калем как типовой вид рода. Позже К. Курдс (Curds, 1987) посчитал, что изображенная Ю.И. Андрусовой (1886) выемка на апикальной части тела свидетельствует о наличии у вида инвагинативного почкования, поэтому вид должен быть перемещен в состав другого рода. В качестве типового вида рода *Corynophrya* последний автор указал *Acineta lynghyi* Ehrenberg, 1834.

А. Батисс (Batisse, 1975b) переместил этот род в состав семейства Thecacinetidae. В свою очередь, А.В. Янковский (1981) в диагнозе семейства указал, что для представителей семейства Corynophryidae характерна экзогеммия, однако не проиллюстрировал это собственными данными. Нами (Dovgal, 2002b), исходя из наличия внутреннего почкования у типового вида рода *Corynophrya* — *Acineta lynghyi*, семейство перемещено в состав отряда Acinetida Raabe, 1964.

А. Каль при определении способа почкования у *Acineta lynghyi* основывался на рисунке этого вида Э. Клапареде и Й. Лахманна (Claparede, Lachmann, 1859). Однако Б. Колла (Collin, 1912) первым предположил, что на самом деле эти авторы наблюдали не внутреннее почкование, а паразитических сукторий рода *Endosphaera*. Позднее это приняли другие специалисты (Bartsch, Dovgal, 2010). Изучение нового вида рода *Corynophrya* — *C. abissalis* Bartsch et Dovgal, 2010 — показало наличие у него наружного почкования по типу вермигеммии. В связи с этим предложено (Bartsch, Dovgal, 2010) переместить семейство Corynophryidae в состав отряда Spelaophryida Jankowski, 1978. В настоящей монографии название Spelaophryida рассматривается как синоним Vermigemmidia Jankowski, 1973.

И. Бартш и И.В. Довгаль (Bartsch, Dovgal, 2010) указывают на вероятное родство коринофриид с представителями семейства Dentacinetidae Batisse, 1992. Действительно, строение кортекса у видов рода *Corynophrya*, изученных современными методами, достаточно схоже со строением аналогичной структуры у дентакинетид, в частности наличием продольных ребер кортекса. Как оказалось, способ почкования у этих двух семейств одинаковый, они отличаются только щупальцами разного типа: прямыми, неподвижными у коринофриид и подвижными (поисковыми), сократимыми у дентакинетид.

По этому признаку типовой вид рода *Andrusoviella* ближе к представителям дентакинетид. Соответственно, род *Andrusoviella* перемещен нами в состав семейства Dentacinetidae Batisse, 1992.

В результате в нашей схеме сукторий имеют таксономический ранг класса Suctorea Claparede et Lachmann, 1858 в составе подтипа Intramacronucleata Lynn, 1996. В класс Suctorea, в свою очередь, входят 3 подкласса, 15 отрядов, 2 подотряда и 40 семейств.

Следует отметить, что во всех версиях системы сукторий последних десятилетий, за исключением системы Д. Маттеса (Matthes et al., 1988), таксоны, выделенные по типу почкования, размещались в такой последовательности: экзогеммины, эндогеммины, эвагиногеммины.

Однако это больше отражает историю изучения группы, чем ее филогению, так как эвагиногеммия как тип почкования описана последней. Согласно нашей схеме филогении сукторий, группа инверсогеммин выводится от экзогеммин независимо от эндогеммин, подкласс Endogenia — наиболее эволюционно продвинутый таксон сукторий. В связи с этим в данной работе последовательность подклассов в системе приведена в соответствии с такой схемой.

К Л А С С SUCTOREA
CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859

П о д к л а с с Exogenia Collin, 1912

Отряд Podophryida Jankowski, 1967

Семейство Podophryidae Bütschli, 1889

Семейство Allantosomatidae Jankowski, 1967

Семейство Severonidae Jankowski, 1981

Отряд Phalacrocleptida Jankowski, 1978

Семейство Phalacrocleptidae Kozloff, 1966

Отряд Metacinetida Jankowski, 1978

Семейство Metacinetidae Bütschli, 1889

Семейство Paracinetidae Jankowski, 1978

Семейство Praethecacinetidae Dovgal, 1996

Семейство Manuelophryidae Dovgal, 2002

Отряд Tachyblastonida Jankowski, 1978

Семейство Tachyblastonidae Grell, 1970

Отряд Ephelotida Raabe, 1964

Семейство Ephelotidae Kent, 1882

Отряд Vermigemmidia Jankowski, 1973

Семейство Spelaeophryidae Batisse, 1975

Семейство Corynophryidae Jankowski, 1981

Семейство Lecanophryidae Jankowski, 1973

Семейство Dendrosomididae Jankowski, 1981

Семейство Dentacinetidae Batisse, 1992

Семейство Thecacinetidae Matthes, 1956

Семейство Ophryodendridae Stein, 1867

Семейство Rhabdophryidae Jankowski, 1978

П о д к л а с с Evaginogenia Jankowski, 1978

Отряд Discophryida Jankowski, 1975

Семейство Discophryidae Collin, 1912

Семейство Prodiscophryidae Jankowski, 1978

Семейство Periacinetidae Jankowski, 1978

Семейство Rhynchophryidae Jankowski, 1978

Семейство Heliophryidae Corliss, 1979

Отряд Трипанососцина Dovgal, 2002

Семейство Трипанососцидае Dovgal, 2002

Отряд Dendrocometida Raabe, 1964

Подотряд Stylocometina Jankowski, 1981

Семейство Stylocometidae Jankowski, 1981

Семейство Enchelyomorphidae Augustin et Foissner, 1992

Подотряд Dendrocometina Dovgal, 2002

Семейство Dendrocometidae Stein, 1852

Семейство Cometodendridae Jankowski, 1978

Отряд Cyathodiniida Jankowski, 1975

Семейство Cyathodiniidae da Cunha, 1914

П о д к л а с с Endogenia Collin, 1912

Отряд Acinetida Raabe, 1964

Семейство Acinetidae Ehrenberg, 1838

Семейство Acinetopsidae Jankowski, 1978

Семейство Tokophryidae Jankowski, 1975

Семейство Rhynchetidae Jankowski, 1978

Семейство Choanophryidae Dovgal, 2002

Семейство Dactylostomatidae Jankowski, 1978

Отряд Trichophryida Jankowski, 1978

Семейство Trichophryidae Bütschli, 1879

Семейство Dendrosomidae Bütschli, 1889

Семейство Erastophryidae Jankowski, 1978

Семейство Solenophryidae Jankowski, 1981

Семейство Pseudogemmidae Jankowski, 1978

Отряд Endosphaeriida Jankowski, 1978

Семейство Endosphaeriidae Jankowski, 1973

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ЩУПАЛЬЦЕВЫХ ИНФУЗОРИЙ

При изучении щупальцевых инфузорий используются традиционные цилиатологические методы, однако при их выборе необходимо учитывать особенности экологии этих организмов. Подробный обзор методов сбора, количественного учета и других методов изучения сукторий приводится в работе Й. Ридера (Rieder, 1936b) и нашем определителе сукторий (Довгаль, 1996).

У сукторий преобладают прикрепленные формы, поэтому сбор материала зачастую сводится к сбору хозяев-носителей с помощью гидробиологического сачка или вручную. Планктонные формы собирают с помощью планктонной сети или батометра (Довгаль, 1996).

Виды — неспецифичные обрастатели — удобно изучать, используя искусственные субстраты (стекла обрастания), причем как для количественных учетов (по С.Н. Дуплакову, 1925), так и для их обнаружения в водоеме. При этом необходимо учитывать, что численность сукторий на стеклах будет выше при малых и средних скоростях течения, чем в стоячих водоемах (Довгаль, 1990). При наличии течения первых особей, прошедших метаморфоз, можно обнаружить уже на 2-е сутки экспозиции. При отсутствии течения для этого необходимо уже 7—10 сут, причем в летнее время при экспозиции более 10 сут щупальцевых инфузорий могут вытеснять диатомовые водоросли (Довгаль, 1994).

Для обнаружения сукторий на талломах водорослей, макрофитах и придатках хозяев полезно использовать витальные красители, в частности 0,001%-й нейтральрот. Макронуклеус окрашивается 0,001%-м метилгрюном.

Обычно рассматриваются изолированные придатки хозяев. Элитры мелких жуков или клопов можно просматривать под микроскопом на просвет. С поверхности тела крупных водных жуков (*Dytiscus* sp., *Hydrous* sp.) или клопов (*Nepa* sp., *Ranatra* sp.), раковин моллюсков и т. п., либо вегетативных органов макрофитов лучше делать соскобы лезвием безопасной бритвы, препаративной иглой или глазным скальпелем, хотя при этом часть материала будет неизбежно утрачена.

Сбор сукторий, обитающих в пищеварительном тракте млекопитающих, лучше, по возможности, проводить отдельно в его различных частях. Например, у лошадиных сбор содержимого следует проводить в слепой кишке и большой ободочной кишке до и после ее загиба, так как видовой состав инфузорий может различаться в этих отделах кишечника даже у одной особи хозяина. Лучше отбирать содержимое кишечного тракта через 25—30 мин после гибели животного. После отбора материала к 10 мл содержимого немедленно добавляется 10 мл теплого 4%-го нейтрального формалина (Корнилова, 2003а, 2004). В таких образцах обычно очень велика плотность инфузорий, поэтому перед просмотром их, как правило, необходимо разбавлять.

Сукторий-аллانتосомид также можно найти в фекалиях слонов, лошадиных или носорогов. Для этого свежие фекалии помещаются в физиологический раствор в соотношении 1 : 5—1 : 10. После тщательного размешивания фекалии процеживаются или отжимаются через 3—4 слоя марли. Когда произошло осаждение осадка, в нем можно наблюдать инфузорий (Корнилова, 2003а).

Почвенных сукторий собирают обычными для простейших методами. Обычно отбирают верхний слой грунта (0—5 см), включая корни растений, слой гумуса и листовую опад с поверхности почвы. Около 10 проб берут с

площади примерно 100 м² и объединяют в общую пробу. Образцы высушивают на воздухе и упаковывают в конверты. Такой материал может храниться годами.

Для анализа почвенных проб полезно использовать метод Фойсснера (Foissner, 1998). Для этого 10—50 г сухой почвы помещают в чашку Петри диаметром 10—15 см, туда добавляют дистиллированную воду так, чтобы не допустить флотации содержимого. Затем по 2 мл содержимого чашки просматривают на предмет выявления простейших через 2, 7, 14, 21 и 28 сут.

Фиксировать материал можно обычными для инфузорий смесями, однако наиболее удобен 4%-й формалин, который лучше добавлять в воду из водоема до необходимой концентрации. Традиционно считается, что формалин непригоден для фиксации инфузорий, но суктории, обладающие плотным кортексом, при этом не деформируются, только некоторые виды вытягивают щупальца, однако это, обычно, не затрудняет их определение. Тем не менее помимо фиксированного можно порекомендовать использовать также живой материал. Если в коллекции хранятся хозяева-носители сукторий, рекомендуется в фиксатор добавлять глицерин до 10%-й концентрации, что позволяет хранить материал неограниченно долго и использовать даже в случае высыхания проб (Янковский, 1981). Кроме того, рекомендуется использовать нейтральный формалин либо в формалин, предназначенный для фиксации, добавлять кусочки пчьего мела, так как после фиксации в нейтральной среде материал можно использовать для трансмиссивной электронной микроскопии (Kornilova, 2007).

Перед окраской материал 5 мин дофиксируется смесью Буэна или Ниссенбаума, затем окрашивается различными способами. А.В. Янковский (1981) использовал для этой цели гематоксилин Бемера с последующим проведением через диоксан и заключением в диоксан-бальзам. Временные препараты можно окрашивать 1%-м метилгрюном с 1%-й уксусной кислотой. Для изучения наружных структур сукторий готовятся неокрашенные препараты в смеси 20%-го глицерина и 4%-го формалина (1 : 4) с окантовкой полистиролом (Янковский, 1975б). На таких препаратах хорошо видна, в частности, структура раковины, но недостатком является то, что через несколько месяцев они могут высыхать, даже если поверх полистирола их окантовывать канадским бальзамом. Для изучения прикрепительного аппарата и раковин полезной может быть окраска бромфенолблау-сулемой.

Метаморфоз щупальцевых инфузорий изучают в культуре или висячей капле.

Культивируют сукторий в чашках Петри с кипяченой, охлажденной водой из водоема или водопроводной, либо в различных средах (Nerad, Daggett, 1992). Пищевые объекты (инфузории) содержатся в отдельной культуре, лучше в салатной среде (Sonneborn, 1970) или сенном отваре, и периодически добавляются в культуру сукторий. В чашки с культурой полезно поместить тонкие капроновые нити, что увеличивает поверхность, на которой оседают щупальцевые инфузории, и позволяет пересаживать сукторий в другие чашки или, при необходимости, производить клонирование, не травмируя последних (Довгаль, 1990).

Однако в культуре удается содержать только некоторые эврибионтные виды, так как суктории довольно чувствительны к кислородному режиму и часто специализированы в питании (Canella, 1957), что затрудняет подбор условий для культивирования. Нам неизвестны случаи успешного культивирования комменсальных и паразитических видов. Как правило, их удавалось только некоторое время содержать в лабораторных условиях.

В естественных условиях обычно трудно собрать и идентифицировать бродяжек сукторий. Для их количественного учета используют косвенные методы, для чего в сосуд с водой помещают определенный объем воды из водоема, его дно и стенки покрывают предметными стеклами (Брайко и др., 1984). Через некоторое время подсчитывают осевших на стекла трофонтов, на основании чего делают вывод о количестве бродяжек на единицу объема. Автор этого метода (Holm, 1925) для более полного учета бродяжек аккуратно помещал на поверхностную пленку воды покровные стекла. Однако даже при таких условиях эксперимента метод не дает надежных результатов (Довгаль, 1990).

Нами (Довгаль, 1990; Dovgal, Kramarenko, 2012) этот метод был модифицирован, что позволило определять не абсолютную, а относительную численность бродяжек. Для этого вода из разных участков исследуемого водоема помещается в сосуды стандартного объема (10 л). Туда же помещается одинаковое количество сходно ориентированных предметных стекол. Через равные промежутки времени (4—8 ч) часть стекол извлекается и на них под микроскопом подсчитываются трофонты сукторий. По результатам строятся уравнения линейной регрессии для сравниваемых участков. В качестве показателя относительной численности томитов используются угловые коэффициенты регрессии, сравнение которых проводится методом анализа ковариансы (ANCOVA).

Для изучения морфологии бродяжек используются традиционные для инфузорий методы импрегнации нитратом серебра (Foissner, 1991, 1992b, c; Алекперов, Манаров, 1995).

Для сканирующей электронной микроскопии необходимо высушивание объектов с переходом критической точки (Foissner, 1991; Paulin, 1992b). Для трансмиссивной электронной микроскопии объекты готовятся по стандартным методикам, разработанным для простейших (Rudzinska, 1980; Paulin, 1992a).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

К Л А С С SUCTOREA CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859

Suctorina Claparede et Lachmann, 1859: 73; Acinetæ Haeckel, 1866: LXXIX; Tentaculifera Huxley, 1878: 93; Polystomata Kent, 1880: 35; Acinetaria Lankester, 1891: 36; Dystricha Seravin et Gerassimova, 1977: 35; 1978: 412; Suctorea Dovgal, 2002b: 203.

Инфузории, лишённые цитостома и околоротовых органелл. Питание осуществляется с помощью многочисленных, реже — одиночных щупалец (у эндопаразитов могут отсутствовать); за счёт аксонемы, состоящей из двух слоев микротрубочек: наружного, представляющего собой цилиндр из не связанных между собой, несократимых микротрубочек, и внутреннего в виде перекрывающихся лент из сократимых микротрубочек, направленных под небольшим углом от периферии к центру щупальца. Щупальца снабжены экструсомами особого типа — гаптоцистами. У паразитических форм щупальца могут отсутствовать, при этом питание осуществляется через поверхность тела. У взрослых стадий — трофонтов (за исключением отряда Cyathodiniida) — цилиатура отсутствует, но имеется инфрацилиатура в виде поля кинетосом. Бесполое размножение происходит монотомией, чаще наружным (экзогеммия, вермигеммия, семиэндогеммия), внутренним эвагинативным (инверсогеммия) и внутренним циркувагинативным (эндогеммия) почкованием с образованием одной или нескольких бродяжек. Расселительные стадии — бродяжки — ресничные либо лишены цилиатуры. В последнем случае имеется инфрацилиатура. Сократительные вакуоли имеются, цитопрокт отсутствует. Конъюгация изогамная, реже — анизогамная. Тело разнообразной формы — от сферической до сложноразветвленной. Размеры от 10 до 5000 мкм. В основном прикрепленные формы, часто имеется ножка, или стебелек, секретлируемые скопулоидом. Комменсалы различных водных организмов, обрастатели неорганических субстратов, встречаются планктонные формы, а также эндокомменсалы кишечника представителей Equidae Gray, 1821, Caviidae Waterhouse, 1839, Proboscidea Illiger, 1811 и Rhinocerotidae Owen, 1845. Большинство является хищниками, часть видов — паразитические.

Таблица для определения подклассов класса Suctorea

- 1 (2). Почкование наружное. Клеточное тело трофонта обычно округлое, не сплющенное. Щупальца булавовидные, реже — палочковидные. I. Exogenia Collin.
- 2 (1). Почкование внутреннее. Клеточное тело трофонта обычно сплющенное.
- 3 (4). Бродяжка формируется во внутренней камере, образованной без впячивания кутикулы (эндогеммия). Щупальца булавовидные, реже — воронковидные, обычно несократимые, часто собраны в пучки, у внутриклеточных паразитов могут отсутствовать. Сократительная вакуоль обычно одна. III. Endogenia Jank.

- 4 (3). Бродяжка формируется во внутренней камере, образованной впячиванием кутикулы (инверсогеммия). Клеточное тело трофонта обычно сплющенное либо полусферическое. Щупальца булавовидные, обычно сократимые, палочковидные или разветвленные. Сократительных вакуолей обычно несколько II. *Evaginogenia* Jank.

I. П о д к л а с с *Exogenia* Collin, 1912

Exogenea Collin, 1912: 327; Kahl, 1934: 196; Янковский, 1973б: 30; 1973в: 173; *Exogenina* Matthes, 1982: 63; *Exogenia* Dovgal, 2002b: 245; *Tomogenea* Jankowski, 1975a: 26; *Vermigenea* Jankowski, 1978: 493.

Щупальцевые инфузории с наружным почкованием — экзогеммией, семиэндогеммией или вермигеммией, либо размножаются монотомией. Томи-ты ресничные или червеобразные, безресничные, у последних, за исключением отряда *Phalacrocleptida* Jankowski, 1978, имеется инфрацилиатура. Трофонты чаще стебельчатые, раковинные и безраковинные, обычно не сплющенные. Щупальца булавовидные, реже — палочковидные. Морские и пресноводные планктонные и перифитонные формы, реже — комменсалы беспозвоночных животных, паразиты инфузорий, комменсалы кишечника лошадиных, носорогов и слонов.

Таблица для определения отрядов подкласса Exogenia

- 1 (4). Раковина отсутствует.
- 2 (3). Щупальца однотипные, булавовидные или палочковидные. Бесполое размножение осуществляется наружным почкованием или делением надвое I. *Podophryida* Jank.
- 3 (2). Щупальца дифференцированы на гибкие, подвижные, лишенные головки ловчие и короткие, булавовидные высасывательные III. *Ephelotida* Raabe.
- 4 (1). Раковина имеется, у отдельных эктопаразитических форм может быть редуцирована.
- 5 (6). Раковина в виде стилотеки. Щупальца булавовидные или палочковидные. Размножение осуществляется семициркумвагинативным почкованием II. *Metacinetida* Jank.
- 6 (5). Раковина обычного типа. Размножение вермигеммией с образованием безресничных бродяжек IV. *Vermigemmidia* Jank.

I. О Т Р Я Д *PODOPHRYIDA* JANKOWSKI, 1973

Podophryida Jankowski, 1973б: 173; Dovgal, 2002b: 245; Янковский, 2007: 690; *Podophryina* Batisse, 1975a: 1798; *Allantosomatida* Jankowski, 1978: 493.

Суктории со сферическим, редко латерально сплюснутым телом. Щупальца рассеяны по телу, реже собраны в пучки. Стебелек обычно имеется, хотя у некоторых форм он отсутствует. Размножение осуществляется делением (изотомией и анизотомией) и моноэкзогеммией. Бродяжки имеют цилиатуру в виде продольных или поперечных кинет, а также щупальца, полученные от материнской клетки.

Отряд *Allantosomatida* Jankowski, 1978 предложен для комменсалов кишечника млекопитающих, размножающихся делением и со щупальцами в двух пучках. Однако деление сохранилось и у некоторых подофриид, морфо-

логия трофонтов некоторых представителей этой группы также очень близка к подофриидам. По нашему мнению (Dovgal, 2002b), по ключевым признакам такие формы не выходят за рамки отряда Podophryida.

Таблица для определения семейств отряда Podophryida

- 1 (2). Клеточное тело сферическое или грушевидное, невытянутое, булавовидные щупальца равномерно размещены на его поверхности. Аксонема щупалец обычного типа, в сечении цилиндрическая. Цисты стебельчатые, сферические, с хорошо выраженными поперечными ребрами. Планктонные, перифитонные формы или паразиты инфузорий I. Podophryidae Haeckel.
- 2 (1). Клеточное тело вытянутое или бобовидное. Щупальца булавовидные или палочковидные, равномерно распределены по поверхности тела, но чаще собраны в группы либо одиночные по полюсам тела. Аксонема щупалец с боковыми выростами, в поперечном сечении звездообразная. Комменсалы кишечника лошадей, носорогов и хоботных II. Allantosomatidae Jank.

I. С Е М Е Й С Т В О PODOPHRYIDAE HAECKEL, 1866

Podophryidae Haeckel, 1866: LXXIX; Collin, 1912: 395; Янковский, 19736: 173; Batisse, 1975b: 2121; Dovgal, 2002b: 245; Янковский, 2007: 690; Lynn, 2008: 390.

Суктории со сферическим или мешковидным телом; щупальца распределены по поверхности тела, реже собраны в пучки. Актинофоров нет. Стебелек обычно имеется, у некоторых форм на стадии трофонта он отсутствует. Щупальца булавовидные, прямые, либо с расширенными основаниями. Почкование наружное, с апикальным положением протомита или размножение монотомией. Бродяжки несплюсненные, со сформированными щупальцами. Для перифитонных и некоторых паразитических форм характерна стебельчатая циста с кольцевыми поперечными ребрами. Неспецифичные обрастатели различных субстратов, планктонные или паразитические формы.

Типовой род — *Podophrya* Ehrenberg, 1834.

Таблица для определения родов семейства Podophryidae

- 1 (2). Прикрепление к субстрату с помощью стебелька....1. *Podophrya* Ehr.
- 2 (1). Стебелек у трофонтов отсутствует.....2. *Sphaerophrya* Clap., Lachm.

1. Р О Д PODOPHRYA EHRENBURG, 1834

Podophrya Ehrenberg, 1834: 306; Aescht, 2001: 129; Dovgal, 2002b: 245; Lynn, 2008: 391; *Trichoda* Müller, 1773: 71 (part.); *Peritricha* Bory, 1824a: 529 (part.); *Actinophrys* Dujardin, 1841: 266 (part.); *Orcula* Weisse, 1847: 229.

Пресноводные, прикрепленные формы с грушевидным или сферическим телом. Щупальца булавовидные, прямые, не расширенные у основания, как правило, несократимые, равномерно распределены по поверхности тела. Макронуклеус овальный или вытянутый. Прикрепление к субстрату с помощью стебелька разной длины. Размножение моноэкзогеммией или монотомией. Цисты сферические или боченковидные, с хорошо развитыми кольцевыми ребрами.

Типовой вид — *Trichoda fixa* Müller, 1786 (по монотипии).

Таблица для определения видов рода *Podophrya*

- 1 (6). Тело сферическое, без выростов.
 2 (5). Длина стебелька почти равна диаметру тела или несколько превосходит его.
 3 (4). Длина щупалец примерно равна диаметру тела . . . 1. *P. fixa* (Müll.)
 4 (3). Длина щупалец в 3—6 раз превышает диаметр тела 3. *P. libera* Perty.
 5 (2). Длина стебелька не менее чем в 2 раза превышает диаметр тела 2. *P. fallax* Dingf.
 6 (1). Тело грушевидное за счет наличия небольшого конического базального выроста в области соединения со стебельком. 4. *P. sandi* Coll.

1. *PODOPHRYA FIXA* (MÜLLER, 1786) (рис. 14)

— *fixa* Müller, 1786: 217 (*Trichoda*); Ehrenberg, 1838: 306 (*Podophrya*); Dovgal, 2002b: 245; *cometa* Bory, 1824a: 529 (*Peritricha*); *pedicellata* Dujardin, 1841: 266 (*Actinophrys*); *trochus* Weisse, 1847: 229 (*Orcula*); *difformis* Ehrenberg, 1830 sensu Perty, 1852: 160 (*Actinophrys*); *sol* Ehrenberg, 1830 sensu Stein, 1854: 140 (*Actinophrys*) (part.); *brevipoda* Collin, 1912: 398 (*Podophrya*); *bengalensis* Ghosh, 1929: 223 (*Podophrya*); *variabile* Fukui et Morishita, 1962: 5 (*Podophrya*).

Тело сферическое, стебелек длинный, тонкий, иногда слегка изогнутый. Щупальца прямые, булавовидные, разной длины. Макронуклеус центральный, округлый. Сократительная вакуоль одна. Бродяжка овальная, со щупальцами, снабжена 7—8 продольными рядами кинет. Циста стебельчатая, боочковидная, с 4—6 поперечными кольцевыми ребрами. Кроме почкования трофонта, с образованием одной бродяжки, отмечалось также деление в цистах с образованием 2—4-х ресничных бродяжек, хотя обычно эксцистирование происходит без предварительного деления.

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 10—40, длина стебелька — 80—100, диаметр стебелька — 4—5, диаметр макронуклеуса — 11—15, длина щупалец — 12—25.

Podophrya fixa — достаточно обычный полиморфный вид, имеющий богатую номенклатурную историю, неоднократно независимо переописывался разными авторами. Хотя жизненный цикл этого вида достаточно хорошо изучен в лабораторных условиях Л.С. Ценковским (1856а, б), впоследствии предпринимались попытки переписать его на основании наблюдений в природе.

В частности, Э. Бук (Buck, 1884, с. 301) посчитал обнаруженные им особи разных родов сукторий (*Sphaerophrya* и, вероятно, *Tokophrya*, *Metacineta*) стадиями развития одного вида, которому он дал название *Acineta gelatinosa* Buck, 1884. В синонимы своего вида Э. Бук свел 2 вида рода *Podophrya* (в том числе *P. fixa*) и 1 вид рода *Sphaerophrya*. Видовое название

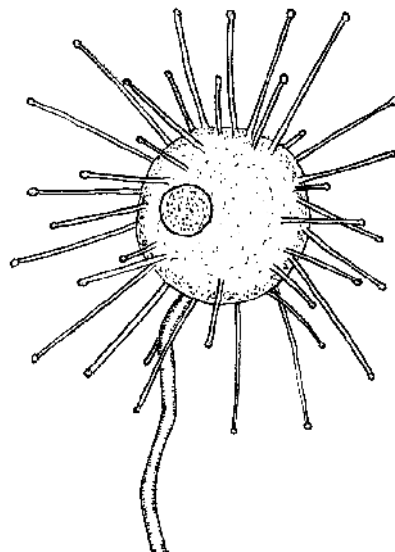


Рис. 14. *Podophrya fixa* (Müller, 1786) (оригинал; ×640)

Fig. 14. *Podophrya fixa* (Müller, 1786) (original; ×640)

gelatinosa затем несколько раз упоминалось в литературе по инфузориям в комбинации с разными родовыми названиями, а также в качестве младших синонимов разных видов.

Однако, согласно диагнозу и рисункам Э. Бука, *Acineta gelatinosa* является смесью видов и приложение этого названия к какому-нибудь определенному таксону видового ранга невозможно, поэтому нам представляется целесообразным считать *A. gelatinosa* Buck, 1884 *nomen dubium* и не включать его в списки видовых синонимов сукторий.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный космополитный вид. Отмечен в пресных водоемах Европы, Азии (оз. Байкал), Северной (США, Мексика) и Южной Америки (Аргентина). В Украине найден в Хаджибейском и Куяльницком лиманах Черного моря (Бучинский, 1895, 1897), в окрестностях г. Киев (Добровлянский, 1914), в бассейне р. Северский Донец (Фадеев, 1929) и в низовьях р. Дунай (Полішук, 1974).

Найден нами в окрестностях г. Киев: в пруду в Феофании на стеклах обрастания; в пойменном озере на левом берегу р. Днепр на листовом опаде; в старице на правом берегу р. Тетерев у с. Песчаное Киевской обл. на нитчатых водорослях; в пойменном озере на берегу р. Десна у с. Кладьковка на клопе *Plea leachi* McGregor et Kirkaldy, 1899 (Mariño-Pérez et al., 2011a).

2. *PODOPHYRYA FALLAX* DINGFELDER, 1962 (рис. 15)

— *fallax* Dingfelder, 1962: 634 (*Podophrya*); Cudrs, 1986: 66; Dovgal, 2002b: 245.

Суктории средних размеров (диаметр тела примерно 60 мкм), тело сферическое, коричневатого-оранжевого цвета. Имеется до 80 щупалец. Они булавовидные, при переходе в головку несколько расширяются, равномерно распределены по поверхности клеточного тела. Макронуклеус подковообразный, окружает крупную центральную сократительную вакуоль. Стебелек от-

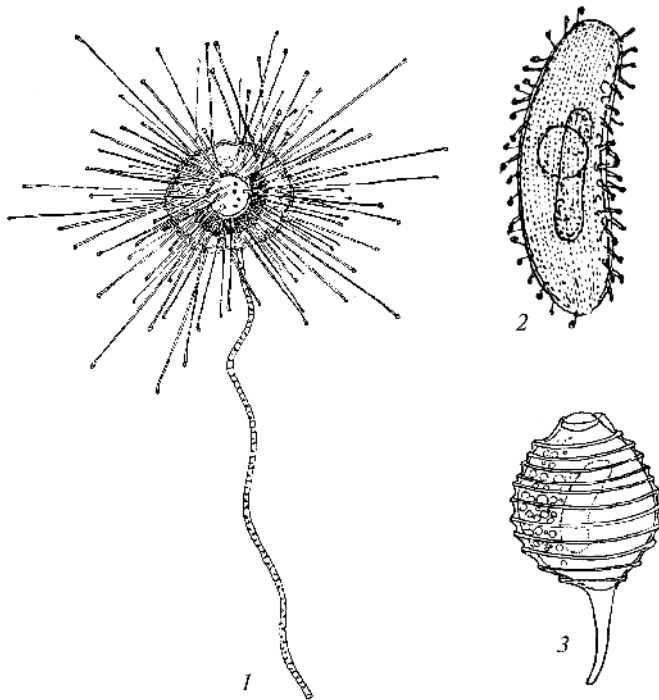


Рис. 15. *Podophrya fallax* Dingfelder, 1962:

1 — трофонт; 2 — бродяжка; 3 — циста (по J.H. Dingfelder, 1962)

Fig. 15. *Podophrya fallax* Dingfelder, 1962:

1 — trophont; 2 — swarmer; 3 — cyst (after J.H. Dingfelder, 1962)

носителем тонкий, очень длинный, в 2—8 раз превышает диаметр тела, поперечно исчерченный.

Размножение осуществляется экзогеммией с образованием апикальной бродяжки, одинаковой по размеру с материнской клеткой.

Также для вида характерна трофотомия (реактивное почкование), при которой на теле трофонта формируется продольная зона кинет, щупальца сокращаются, клеточное тело вытягивается и отделяется от стебелька, полностью превращаясь в крупную бродяжку бобовидной формы. Бродяжка овальная, с ресничками, расположенными многочисленными (12—15) продольными рядами. Циста стебельчатая, округлая, с 12, реже — 18, поперечными кольцевыми ребрами. Диаметр цисты — около 50 мкм.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Описан из временных пресных заросших водоемов в окрестностях г. Форххайм (Германия) (Dingfelder, 1962) (типичное местонахождение). В Украине найден в луже с синезелеными водорослями в окрестностях г. Алушта (АР Крым) (Янковский, 2007).

3. *PODOPHYA LIBERA* PERTY, 1852 (рис. 16)

— *libera* Perty, 1852: 160 (*Podophrya*); Dovgal, 2002b: 245; *fixa* Claparede, Lachmann, 1859: 384; *fixa* var. *algeriensis* Maupas, 1876: 403.

Тело сферическое. Щупальца многочисленные, тонкие, булавовидные, равномерно распределены по поверхности клеточного тела. По длине щупальца можно подразделить на три группы. Длина щупальца в 3—6 раз превышает диаметр тела. Макронуклеус сферический, центральный. Сократительная вакуоль одна. Имеется стебелек, но зоиды, оторвавшись от стебелька, способны некоторое время жить в планктоне. Характерна стебельчатая циста с 10—11 поперечными кольцевыми ребрами.

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 17—48, диаметр макронуклеуса — 6—7, длина щупалец — 7—60, диаметр сократительной вакуоли — 5—8.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Пресные водоемы Европы. В Украине найден в Хаджибейском и Куяльницком лиманах Черного моря (Бучинский, 1895, 1897), в окрестностях г. Киев (Добровлянский, 1914), в пресных водоемах Крыма (Галаджиев, 1927).

Нами найден в старице на левом берегу р. Днепр в окрестностях г. Киев на стеклах обрастания.

Э. Бук (Buck, 1884) указал *Podophrya libera* в синонимах *Acineta gelatinosa*. Однако, как указано выше, *A. gelatinosa* считается нами *nomen dubium* и не включен в списки видовых синонимов сукторий.

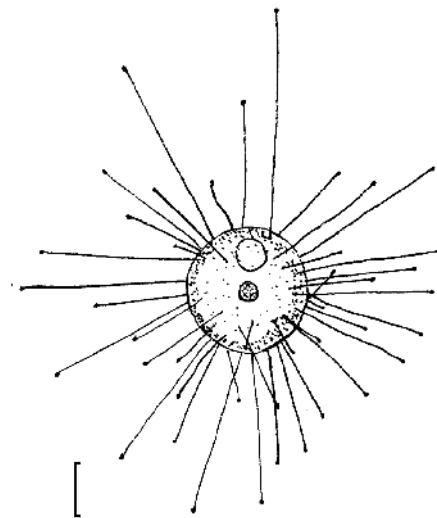


Рис. 16. *Podophrya libera* Perty, 1852 (оригинал; масштаб 10 мкм)

Fig. 16. *Podophrya libera* Perty, 1852 (original; scale bar 10 μ m)

4. *PODOPHRYA SANDI* COLLIN, 1912 (рис. 17)

— *sandi* Collin, 1912: 14 (*Podophrya*); Dovgal, 2002b: 245.

Тело сферическое. В зоне соединения со стебельком имеется небольшой конический выступ. Стебелек тонкий, как правило, слегка изогнутый, его длина приблизительно равна длине тела, прикреплен к субстрату небольшим базодиском. Щупальца многочисленные, длинные, тонкие, булавовидные, расположены по всей поверхности тела. Макронуклеус относительно крупный, округлый, центральный или субцентральный. Циста неизвестна. Томит сферический, с 8—10 поперечными кинетами и несколькими щупальцами (Collin, 1912). Циста сферическая, с 5 поперечными ребрами, без стебелька.

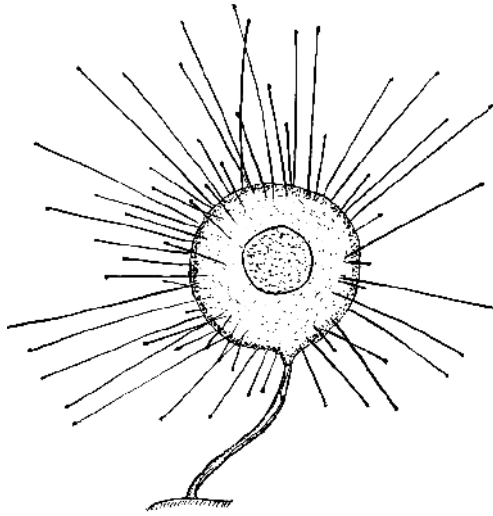


Рис. 17. *Podophrya sandi* Collin, 1912 (оригинал; $\times 640$)

Fig. 17. *Podophrya sandi* Collin, 1912 (original; $\times 640$)

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 25—48, длина щупалец — 50—60, диаметр макронуклеуса — 15—19, длина стебелька — 40—60, диаметр базодиска — 5—6.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Пресные водоемы Европы и Северной Америки. В Украине найден в бассейне р. Северский Донец (Фадеев, 1929). Нами найден в пойменном озере на левом берегу р. Сейм у с. Устье Черниговской обл. на *Utricularia vulgaris* Linnaeus, 1753.

К. Курдс (1986) указывал синонимами *Podophrya sandi* виды *Trichophrya gelatinosa* Schewiakoff, 1893 и *Acineta gelatinosa* Sand, 1895 (non *gelatinosa* Buck, 1884). Однако Р. Санд (Sand, 1895, 1901) упоминал комбинацию названий *Podophrya gelatinosa* (Buck, 1884) для группы форм сукторий из раз-

ных родов. В.Т. Шевяков (Schewiakoff, 1893) также использовал это видовое название с авторством Э. Бук (Buck, 1884). Как отмечалось, *A. gelatinosa* считается нами *nomen dubium*, это название и его синонимы не включаются в списки видовых синонимов сукторий.

2. Р О Д *SPHAEROPHRYA* CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859

Sphaerophrya Claparede et Lachmann, 1859: 385; Matthes et al., 1988: 175; Aescht, 2001: 149; Dovgal, 2002b: 245; Янковский, 2007: 692; Lynn, 2008: 291; *Podophrya* Faure-Fremiet, 1945: 94 (part.); *Kystopus* Jankowski, 1967b: 35 syn. n.; *Arcacineta* Jankowski, 1981: 85 syn. n.; *Stenophaga* Jankowski, 1978: 495 syn. n.; *Parasphaerophrya* Jankowski, 1981: 85 syn. n.

Пресноводные и морские планктонные и паразитические виды. Тело обычно сферическое, стебелек отсутствует. Макронуклеус округлый. Щупальца прямые, булавовидные, равномерно распределены по всему телу. Размножение наружным почкованием или монотомией. Томиты сферические или эллипсоидные, со щупальцами и поперечными либо продольными рядами кинет. Цисты характерные для подофриид, с поперечными кольцевыми

ребрами. Типовой вид — *Sphaerophrya pusilla* Claparede et Lachmann, 1859 (по монотипии).

Род *Sphaerophrya* признают не все авторы, что, в частности, связано с обнаружением у некоторых его паразитических представителей стебельчатых стадий жизненного цикла (Янковский, 1963). А.В. Янковский (2007) считает, что пока не изучены жизненные циклы видов, в том числе стадия цисты, и не определен хозяин типового вида *S. pusilla*, род не имеет четкого диагноза. В то же время авторы типового вида (Claparede, Lachmann, 1859) в качестве его хозяина дают *Oxytricha* sp.

В сводке К. Курдса (Curds, 1986) название *Sphaerophrya* указывается в качестве младшего синонима *Podophrya*. Однако в известном определителе пресноводных сукторий Д. Маттеса и соавт. (Matthes et al., 1988) название *Sphaerophrya* используется как валидное. Нами (Dovgal, 2002b) также считается, что отсутствие стебелька является достаточным признаком для различения 2 близких родов.

А.В. Янковский (1967б, 1978, 1981, 2007) выделил в пределах рода 5 подродов: *Sphaerophrya* Claparede et Lachmann, 1859 (типовой вид — *S. pusilla*) с поперечной полосой кинет; *Kystopus* Jankowski, 1967 (типовой вид — *S. parameciorum*) с продольной полосой кинет у бродяжек; *Arcacineta* Jankowski, 1981 (типовой вид — *S. canelli* Clement, 1967), кинеты продольные, разрозненные, равномерно распределены по телу томита; *Stenophaga* Jankowski, 1967 (типовой вид — *Sphaerophrya doliolum* Penard, 1922) с полувнутренним почкованием, томиты с поперечной полосой кинет; *Parasphaerophrya* Jankowski, 1981 (типовой вид — *S. urostylae* Maupas, 1881) с уникальным типом цист, неровной многогранной оболочкой, всегда без четких поперечных колец, характерных для остальных подофриид.

Указанные подроды выделены на основании разной ориентации кинет у бродяжек, за исключением подрода *Stenophaga*, выделенного по способу бесполого размножения, в случае которого сам А.В. Янковский (2007) признает, что способ почкования требует уточнения, поскольку он наблюдал у типового вида обычное для сферофрий почкование, и подрода *Parasphaerophrya*, выделенного по ненадежному признаку — морфологии цист. Как отмечалось, передний и задний полюса клетки бродяжек сукторий определяются в основном функционально, а не с применением правила десмодексии, как это принято для инфузорий, поэтому на самом деле неизвестна и морфологическая ориентация рядов ресничек у бродяжек сферофрий.

В связи с этим пока недостаточно оснований для усложнения структуры рода за счет выделения подродов. Все указанные подродовые названия являются младшими синонимами *Sphaerophrya*.

Таблица для определения видов рода *Sphaerophrya*

- | | |
|--------|--|
| 1 (4). | Свободноживущие планктонные виды. |
| 2 (3). | Щупальца одинаковой длины. Макронуклеус эксцентрический. 1. <i>S. magna</i> Maup. |
| 3 (2). | Щупальца разной длины, они в основном не превышают половину диаметра тела. Длина нескольких щупалец примерно в 2 раза больше диаметра тела. Макронуклеус центральный 3. <i>S. sol</i> Metschn. |
| 4 (1). | Паразитические виды. Щупальца короткие, равномерно распределены по поверхности клеточного тела. Паразит инфузорий рода <i>Paramecium</i> 2. <i>S. paramecium</i> Maup. |

1. *SPHAEROPHRYA MAGNA* MAUPAS, 1881 (рис. 18)

— *magna* Maupas, 1881: 299 (*Sphaerophrya*); Dovgal, 2002b: 245; Curds, 1986: 71 (*Podophrya*); *pusilla* Sand, 1901: 228 (*Sphaerophrya*).

Мелкие или средние (диаметром 35—50 мкм), пресноводные, сферические суктории. Стебелек отсутствует. Щупальца булавовидные, одинаковой длины, равномерно распределены по поверхности тела. Макронуклеус эксцентрический, сферический. Сократительных вакуолей одна или две. Размножение псевдоделением.

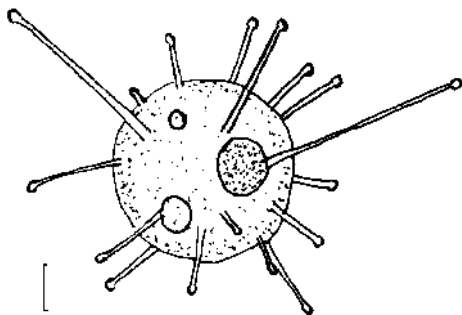


Рис. 18. *Sphaerophrya magna* Маupas, 1881 (оригинал; масштаб 10 мкм)

Fig. 18. *Sphaerophrya magna* Maupas, 1881 (original; scale bar 10 μ m)

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 40—50, макронуклеуса — 15—25, длина щупалец — 10—40.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Пресные водоемы Европы. В Украине найден в бассейне р. Северский Донец (Фадеев, 1929) и в пресных водоемах Крыма (Галаджиев, 1927).

Нами найден в старице на левом берегу р. Днепр в окрестностях г. Киев на стеклах обрастания, а также в планктоне оз. Свитязь у с. Свитязь Шацкого р-на Волынской обл., в р. Грунь в окрестностях г. Гадяч Полтавской обл., в р. Горынь у с. Степань Ровенской обл. и в р. Быстрица-Солотвинская в окрестностях г. Ивано-Франковск.

2. *SPHAEROPHRYA PARAMECIORUM* MAUPAS, 1881 (рис. 19)

— *parameciorum* Maupas, 1881: 304 (*Sphaerophrya*); Dovgal, 2002b: 245; Янковский, 1963: 436 (*Podophrya*); Curds, 1986: 76; Янковский, 1967b: 35 (*Kystopus*); *sol* Matthes et al., 1988: 166 (*Podophrya*); *parameciorum caedax* Jankowski, 1963: 436 (*Podophrya*) syn. n.; *parameciorum incurcella* Jankowski, 1963: 437 (*Podophrya*) syn. n.

Мелкая, пресноводная, сферическая суктория. Эндопаразит (мезопаразит) видов рода *Paramecium*. Несколько коротких булавовидных щупалец равномерно распределены по поверхности клетки. Макронуклеус сферический, центральный (см. рис. 10, 1). Сократительная вакуоль одна. Размножение делением надвое (см. рис. 5, 1б) и экзогеммией. Бродяжка с шестью продольными кинетами и щупальцами (см. рис. 4, 3). Суктории живут во впячиваниях на поверхности клетки хозяина. Трофонт также может переходить в свободное состояние и инцистироваться. Циста стебельчатая с 10 поперечными ребрами.

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 24—32, размер бродяжки — 5—8 × 16—33, размер цисты — 18 × 24.

А.В. Янковский (1963) разделил вид, который в то время относил к роду *Podophrya*, на 2 подвида: *P. parameciorum caedax* Jankowski, 1963, паразитирующий в *Paramecium aurelia* Sonneborn, 1937 и отличающийся только крупными размерами, более многочисленными пищеварительными вакуолями и конъюгацией трофонтов вне хозяина, и *Podophrya parameciorum incurcella* Jankowski, 1963, паразитирующий в *Paramecium bursaria* (Ehrenberg, 1831) и отличающийся меньшими размерами, меньшим количеством пищеварительных вакуолей и конъюгацией трофонтов в клеточном теле хозяина.

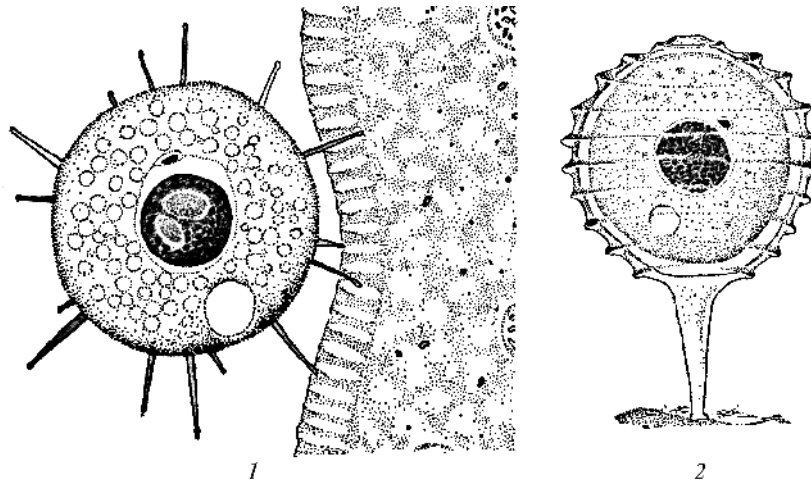


Рис. 19. *Sphaerophrya paramecium* Маурас, 1881 (по А.В. Янковский, 1963):
1 — трофонт; 2 — циста

Fig. 19. *Sphaerophrya paramecium* Маурас, 1881 (after А.В. Янковский, 1963):
1 — trophont; 2 — cyst

По нашему мнению, выделение подвидов у инфузорий при их высокой морфологической пластичности проблематично. В связи с этим, несмотря на тщательность исследования А.В. Янковского, *Podophrya paramecium caedax* syn. n. и *P. paramecium incurcella* syn. n. считаются нами младшими синонимами *Sphaerophrya paramecium*. Также следует отметить, что А.В. Янковский не обозначил один из подвидов как номинативный с присвоением соответствующего названия.

Распространение. Пресные водоемы Европы. В Украине вид, вероятно, отмечен И.И. Мечниковым (Mecznikow, 1864) без указания видового названия в парамециях из болота в окрестностях г. Харьков.

Хозяева: *Paramecium aurelia*, *P. bursaria*.

3. *SPHAEROPHRYA SOL* MECZNIKOW, 1864 (рис. 20)

— *sol* Mecznikow, 1864: 261 (*Sphaerophrya*); Dovgal, 2002b: 245; Curds, 1986: 79 (*Podophrya*).

Пресноводная суктория с многочисленными булавовидными щупальцами, длина которых примерно равна половине диаметра тела. Также имеется несколько более длинных щупалец. Макронуклеус центральный, сферический. Микронуклеусов до трех. Сократительная вакуоль одна, маргинальная. Размножение псевдоделением. Морфология бродяжки плохо изучена, она эллипсоидная, несколько меньше трофонта.

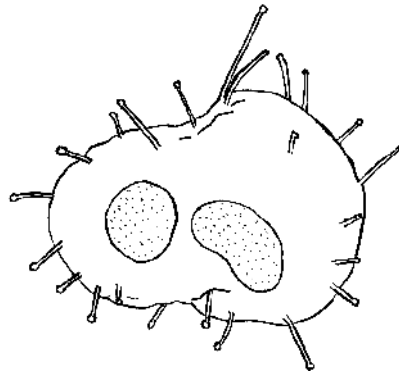


Рис. 20. *Sphaerophrya sol* Mecznikow, 1864 (оригинал; ×640)

Fig. 20. *Sphaerophrya sol* Mecznikow, 1864 (original; ×640)

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 35—45, диаметр макронуклеуса — 10—14, длина щупалец — 5—16.

И.И. Мечников (Mecznirow, 1864) описал вид как свободноживущий. Однако такие авторы, как В.С. Кент (Kent, 1881) и Б. Колла (Collin, 1912), ошибочно считали вид паразитическим. Как показал А.В. Янковский (1963), И.И. Мечников на самом деле описал 2 вида сферофрий. Один из них сейчас известен под названием *Sphaerophrya parameciorum*, другому автор присвоил название *S. sol* (без указания «sp. n.»).

Р а с п р о с т р а н е н и е. В Украине вид найден И.И. Мечниковым (Mecznirow, 1864) в болоте в окрестностях г. Харьков (типичное местонахождение).

Нами найден в планктоне в старице р. Днепр в окрестностях г. Киев; в водохранилище на р. Унава в окрестностях г. Фастов Киевской обл.; во временном водоеме в бассейне р. Сейм у с. Устье Сумской обл.; на стеклах обрастания в оз. Нобель у с. Нобель Ровенской обл.

II. С Е М Е Й С Т В О ALLANTOSOMATIDAE JANKOWSKI, 1967

Allantosomatidae Jankowski, 1967a: 50; Янковский, 1978: 493; 1981: 97; Dovgal, 2002b: 245; Янковский, 2007: 694; Lynn, 2008: 389.

Суктории с мешковидным, вытянутым, несплюснутым телом. Щупальца булабовидные или палочковидные, расположены в пучках или рядами на полюсах тела, актинофорах либо равномерно по всей поверхности. Аксонема щупалец с дополнительными складками. Почкование неизвестно. Размножение монотомией. Комменсалы кишечника млекопитающих: Equidae, Proboscidea и Rhynocerotidae. Типовой род — *Allantosoma* Gassowski, 1919.

Таблица для определения родов семейства Allantosomatidae

- 1 (4). Щупальца булабовидные, на полюсах тела их больше одного.
- 2 (3). По несколько щупалец расположены в пучках на полюсах тела 1. *Allantosoma* Gass.
- 3 (2). По несколько щупалец расположены рядами на полюсах тела 2. *Allantoxena* Jank.
- 4 (1). Щупальца палочковидные, расположены на полюсах тела по одному 3. *Arcosoma* Jank.

1. Р О Д ALLANTOSOMA GASSOWSKI, 1919

Allantosoma Gassowski, 1919: 36; Hsiung, 1930b: 408; Стрелков, 1939: 127; Aescht, 2001: 20; Dovgal, 2002b: 245; Янковский, 2007: 695; Lynn, 2008: 389.

Суктории лишённые стебелька, с удлиненным, несократимым, слегка изогнутым телом. Щупальца собраны в два пучка на закругленных полюсах тела. Макронуклеус один, сферический. Имеется до трех сократительных вакуолей, но чаще одна. Размножение монотомией, при этом плоскость деления проходит наклонно по отношению к продольной оси тела (Стрелков, 1939). Типовой вид — *Allantosoma intestinalis* Gassowski, 1919 (по монотипии).

В литературе обычно указывался 1918 г. как дата опубликования работы Г.Н. Гассовского, в которой приведены первоописания рода *Allantosoma* и

типового вида *A. intestinalis*. Однако недавно установлено (Aeschl, 2001; Корнилова, 2003; Kornilova, 2004), что правильная дата опубликования этих названий — 1919 г.

Таблица для определения видов рода Allantosoma

- 1 (2). Тело слабовытянутое. Щупальца равномерно распределены на округлых концах тела 1. *A. intestinalis* Gass.
 2 (1). Тело сильновытянутое. Щупальца находятся на суженных концах тела. Большинство щупалец направлено к вогнутой вентральной стороне тела 2. *A. cucumis* Strelk.

1. *ALLANTOSOMA INTESTINALIS* GASSOWSKI, 1919 (рис. 21)

— *intestinalis* Gassowski, 1919: 36 (*Allantosoma*); Стрелков, 1939: 128; Van Hoven et al., 1998: 115; Dovgal, 2002b: 245.

Тело слабовытянутое, слегка изогнутое, бобовидное. На концах тела расположены 7—16 булавовидных щупалец, которые направлены в разные стороны. Цитоплазма обычно содержит белковые гранулы. Макронуклеус один, центральный, сферический, слабоуплощен с той стороны, к которой прилегает микронуклеус. Сократительная вакуоль одна, расположена вблизи макронуклеуса.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 26—67, ширина тела — 10—24.

Л о к а л и з а ц и я (у лошадей). Задние отделы толстой кишки.

Х о з я е в а. *Equus caballus* (Linnaeus, 1758) — типовой хозяин; *E. hemionus onager* Boddaert, 1785, *Zebra* sp., *Ceratotherium simum* (Burchell, 1821).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный вид. Найден в Европе, Америке, Африке, Азии. В Украине впервые зафиксирован А.А. Стрелковым (1939) в материале от лошадей из г. Киев.

Обнаружен Г.М. Двойносом и соавт. (1986) в кишечнике кулана и лошади Пржевальского из заповедника «Аскания-Нова», а также О.А. Корниловой (1987) в кишечнике кулана из того же местонахождения.

Нами найден в экскрементах лошадей, поступивших в ипподром г. Киев из Лозовского конезавода.

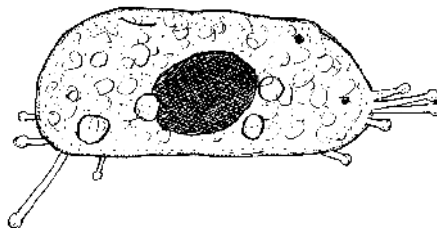


Рис. 21. *Allantosoma intestinalis* Gassowski, 1919 (оригинал; ×640)

Fig. 21. *Allantosoma intestinalis* Gassowski, 1919 (original; ×640)

2. *ALLANTOSOMA CUCUMIS* STRELKOW, 1939 (рис. 22)

— *cucumis* Strelkow, 1939: 129 (*Allantosoma*); Kornilova, 1987b: 6; Dovgal, 2002b: 245.

Тело сильновытянутое, несплющенное, слегка изогнутое. На его концах расположены слабо выраженные актинофоры, несущие щупальца. Имеется 10—19 булавовидных щупалец, которые направлены в основном в сторону вогнутого края тела. Цитоплазма гранулированная. Макронуклеус округлый,

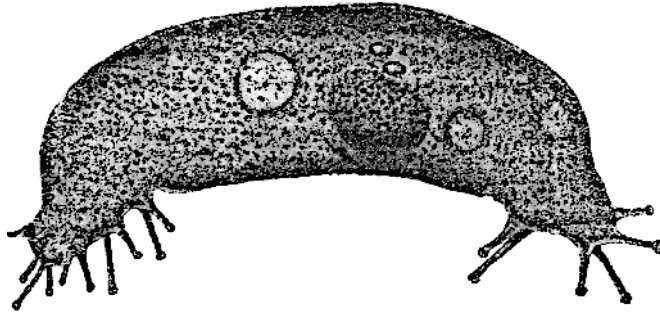


Рис. 22. *Allantosoma cucumis* Strelkow, 1939 (по А.А. Стрелков, 1939)

Fig. 22. *Allantosoma cucumis* Strelkow, 1939 (after А.А. Стрелков, 1939)

центральный, возле него расположен единственный микронуклеус. Сократительных вакуолей 1—3, они находятся в разных частях клеточного тела.

Размеры (мкм): длина тела — 11—67, ширина тела — 10—20.

Хозяин. *Equus caballus*.

Локализация (у лошадей). Преимущественно в передних отделах толстой кишки: в слепой и вентральной большой ободочной кишке.

Типовое местонахождение. Ленинград (сейчас г. Санкт-Петербург, Россия).

Распространение. Европа, Азия. В Украине вид обнаружен Г.М. Двойносом и соавт. (1986) в кишечнике кулана (*Equus hemionus onager*) и лошади Пржевальского (*E. przewalskii* Poliakoff, 1881) в заповеднике «Аскания-Нова».

2. РОД *ALLANTOXENA* JANKOWSKI, 1978

Allantoxena Jankowski, 1978: 495; Aeschl, 2001: 20; Dovgal, 2002b: 245; Янковский, 2007: 695; Lynn, 2008: 389.

Тело слабовытянутое. Щупальца собраны в ряды на концах тела. Макронуклеус округлый. Сократительная вакуоль одна. Типовой вид рода — *Allantosoma biseriale* Strelkow, 1939 (по монотипии). В фауне Украины зарегистрирован только типовой вид.

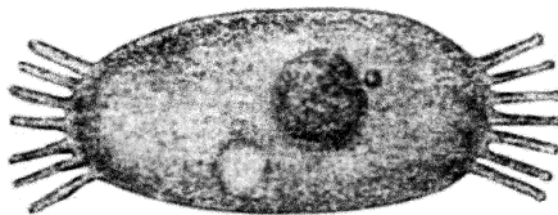
1. *ALLANTOXENA BISERIALE* (STRELKOW, 1939) (рис. 23)

— *biseriale* Strelkow, 1939: 130 (*Allantosoma*); Van Hoven et al., 1998: 115; Янковский, 1978: 495 (*Allantoxena*); Dovgal, 2002b: 245.

Тело укороченное, равномерно закругленное на концах, выпуклое с одной стороны и уплощенное с другой. Количество щупалец — 4—14, они расположены двумя правильными поперечными рядами, со слабовыраженными головками, несколько наклонены в сторону уплощенного края тела. Цитоплазма слабогранулирована. Макронуклеус сферический. Микронуклеус один, расположен рядом с макронуклеусом и единственной сократительной вакуолью.

Рис. 23. *Allantoxena biseriale* (Strelkow, 1939) (по А.А. Стрелков, 1939)

Fig. 23. *Allantoxena biseriale* (Strelkow, 1939) (after А.А. Стрелков, 1939)



Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 16—32, ширина тела — 6—17.

Х о з я е в а. *Equus caballus*, *E. hemionus onager*, *E. przewalskii*, *Ceratotherium simum*.

Л о к а л и з а ц и я (у лошадей). Дорзальный отдел большой ободочной кишки и малая ободочная кишка.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный вид. Найден в Европе, Азии и Африке. В Украине впервые обнаружен Г.М. Двойносом и соавт. (1986) в кишечнике кулана (*Equus hemionus onager*) и лошади Пржевальского (*E. przewalskii*) в заповеднике «Аскания-Нова».

3. Р О Д *ARCOSOMA* JANKOWSKI, 2007

Arcosoma Jankowski, 1967b: 35; Aescht, 2001: 26; Dovgal, 2002b: 245; Jankowski, 2007: 695; Lynn, 2008: 389.

Тело вытянутое, слегка изогнутое, на его концах расположены одиночные, палочковидные щупальца. Макронуклеус округлый. Сократительная вакуоль обычно одна.

Типовой вид рода — *Allantosoma dicorniger* Hsiung, 1928 (по монотипии) — установлен А.В. Янковским (1967б).

Дата опубликования названия *Arcosoma*, по Э. Эшт (Aescht, 2001), И.В. Довгалю (Dovgal, 2002b) и Д. Линну (Lynn, 2008), — 1967 г. Однако автор родового названия, ссылаясь на то, что название было опубликовано в тезисах (Янковский, 1967б), переопределил род как новый (Янковский, 2007).

Таблица для определения видов рода *Arcosoma*

- 1 (4). Щупальца расположены под небольшим углом к продольной оси тела.
- 2 (3). Тело относительно короткое, бобовидное. Длина щупалец не превышает 15 % длины тела 1. *A. dicorniger* (Hsiung).
- 3 (2). Тело сильновытянутое, веретеновидное. Длина щупалец составляет 30—50 % длины тела 2. *A. brevicorniger* (Hsiung).
- 4 (1). Щупальца вытянуты вдоль продольной оси тела. Тело продольно исчерчено 3. *A. lineare* (Strelk.).

1. *ARCOSOMA DICORNIGER* (HSIUNG, 1928) (рис. 24)

— *dicorniger* Hsiung, 1928: 101 (*Allantosoma*); Стрелков, 1939: 131; Янковский, 1967б: 35; 1981: 97 (*Arcosoma*); Довгаль, Пиндрус, 1985: 7 (*Arcosoma*); Двойнос и др., 1986: 176 (*Allantosoma*); Dovgal, 2002b: 245 (*Arcosoma*).

Тело относительно короткое, выпуклое с одной стороны и плоское с другой. Концы тела равномерно закруглены, на них расположены по одному щупальцу. Щупальца палочковидные, терминально несколько расширенные, прикреплены почти под прямым углом к продольной оси тела. Цитоплазма слабогранулирована. Макронуклеус сферический, центральный. Рядом с вегетативным ядром имеются единственный микронуклеус и сократительная вакуоль.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 19—38, ширина тела — 6—18.

Х о з я е в а. *Equus caballus* — типовой хозяин; *E. hemionus onager*, *E. przewalskii*.

Л о к а л и з а ц и я (у лошадей). Задний отдел толстой кишки, слепая кишка.

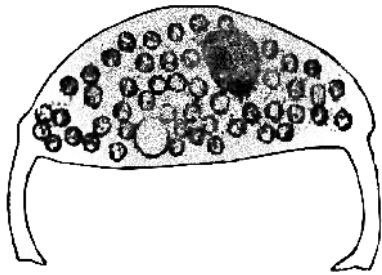


Рис. 24. *Arcosoma dicorniger* (Hsiung, 1928) (по А.А. Стрелков, 1939)

Fig. 24. *Arcosoma dicorniger* (Hsiung, 1928) (after А.А. Стрелков, 1939)

Распространение. Широко распространенный вид. Найден в Европе, Америке и Азии. В Украине впервые отмечен И.В. Довгалем и А.Н. Пиндрусом (1985) в экскрементах лошадей (*Equus caballus*), поступивших в ипподром г. Киев с Лозовского конезавода, затем обнаружен Г.М. Двойносом и соавт. (1986) в кишечнике кулана (*E. hemionus onager*) и лошади Пржевальского (*E. przewalskii*) в заповеднике «Аскания-Нова».

2. *ARCOSOMA BREVICORNIGER* (HSIUNG, 1928) (рис. 25)

— *brevicorniger* Hsiung, 1928: 102 (*Allantosoma*); Стрелков, 1939: 132; Янковский, 1981: 97 (*Arcosoma*); Двойнос и др., 1986: 176 (*Allantosoma*); Dovgal, 2002b: 245 (*Arcosoma*).

Тело сильновытянутое. Щупалец 2, они короткие, палочковидные, на концах заострены, расположены на концах тела, к которому прикреплены под небольшим углом. Цитоплазма слабогранулирована. Макронуклеус сферический, рядом с ним находятся одна сократительная вакуоль и единственный микронуклеус.

Размеры (мкм): длина тела — 16—32, ширина тела — 4—7.

Хозяева. *Equus caballus* — типовой хозяин; *E. hemionus onager*, *E. przewalskii*.

Локализация (у лошадей). Во всех отделах толстой кишки.

Распространение.

Широко распространенный вид. Найден в Европе, Америке и Азии. В Украине впервые зафиксирован А.А. Стрелковым (1939) в материале от лошадей из г. Киев, затем обнаружен Г.М. Двойносом и соавт. (1986) в кишечнике кулана (*Equus hemionus onager*) и лошади Пржевальского (*E. przewalskii*) в заповеднике «Аскания-Нова».

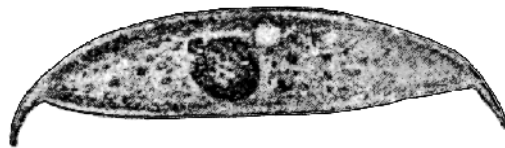


Рис. 25. *Arcosoma brevicorniger* (Hsiung, 1928) (по А.А. Стрелков, 1939)

Fig. 25. *Arcosoma brevicorniger* (Hsiung, 1928) (after А.А. Стрелков, 1939)

3. *ARCOSOMA LINEARE* (STRELKOW, 1939) (рис. 26)

— *lineare* Strelkow, 1939: 133 (*Allantosoma*); *lineare* Янковский, 1981: 97 (*Arcosoma*); Dovgal, 2002b: 245.

Мелкая суктория с сильновытянутым, слабо спирально скрученным телом. На поверхности тела видна продольная исчерченность. Щупалец 2, они терминально расширенные, палочковидные, сориентированы вдоль продольной оси тела. Цитоплазма не гранулирована. Макронуклеус овальный, рядом с ним расположен единственный микронуклеус. Сократительная вакуоль одна.

Размеры (мкм): длина тела — 13,0—25,5, ширина тела — 3—7.

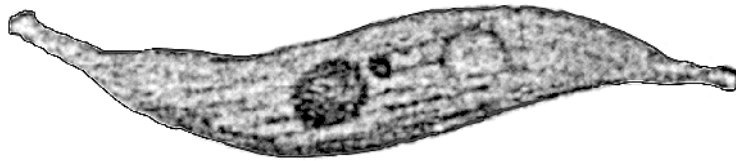


Рис. 26. *Arcosoma lineare* (Strelkow, 1939) (по А.А. Стрелков, 1939)
 Fig. 26. *Arcosoma lineare* (Strelkow, 1939) (after А.А. Стрелков, 1939)

Х о з я и н. *Equus caballus* — типовой хозяин.

Л о к а л и з а ц и я (у лошадей). Дорзальный отдел большой ободочной кишки и малая ободочная кишка.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный вид. Найден в Европе и Азии. В Украине впервые обнаружен А.А. Стрелковым (1939) в материале от лошадей (*Equus caballus*) из г. Киев (типичное местонахождение).

II. О Т Р Я Д М E T A C I N E T I D A J A N K O W S K I, 1978

Metacinetida Jankowski, 1978: 493; Dovgal, 2002b: 246; Paracinetida Jankowski, 1978: 493; Urmulida Jankowski, 1978: 493.

Суктории со стилотекой. Тело трофонта сферическое или неправильной формы, прикрепляется к раковине в области устья. Щупальца булавовидные, иногда гибкие, подвижные, реже — палочковидные. Устье раковины часто с вырезами различной формы, реже — ровное. Почкование наружное, у некоторых форм — полуциркумвагинативное. Томит апикальный или латеральный, часто со спиральными кинетами и зачатками щупалец.

Отряд Paracinetida Jankowski, 1978 предложен для сукторий, у которых раковина иного типа, чем у метацинетин, щупальца собраны в один апикальный пучок. Однако у метацинет и парацинет раковина типа стилотеки, у метацинетин имеются виды с одним пучком щупалец. В связи с этим название Paracinetida является синонимом Metacinetida (Dovgal, 2002b).

В отряд Urmulida Jankowski, 1978 выделены паразитические формы со стилотекой, но с одним щупальцем. Это явная адаптация к паразитизму. Такие формы по типу раковины (стилотеки) и способу бесполого размножения близки к метацинетинам, поэтому нами (Dovgal, 2002b) этот отряд не принимается.

Таблица для определения семейств отряда Metacinetida

- 1 (6). Тело трофонта прикреплено к устью раковины.
- 2 (5). Щупальца булавовидные.
- 3 (4). Край устья раковины широкий, без выростов. Щупальца прямые, собраны в один апикальный пучок или ряд. Морские комменсальные и перифитонные формы II. Paracinetidae Jank.
- 4 (3). Край устья раковины с выростами или устье округлое, узкое, иногда щелевидное. Щупальца прямые или гибкие, подвижные, расположены радиальными рядами, реже — в одном апикальном пучке или одиночные. Пресноводные обитатели перифитона или эктопаразиты инфузорий I. Metacinetidae Bütschli.
- 5 (2). Имеется единственное палочковидное щупальце. Эктопаразиты инфузорий. IV. Manuelophryidae Dovgal.
- 6 (1). Тело трофонта прикреплено ко дну раковины. Комменсалы морских клещей-галакарид III. Praethecacinetidae Dovgal.

I. СЕМЕЙСТВО METACINETIDAE BÜTSCHLI, 1889

Metacinetina Bütschli, 1889: 1925; Metacinetidae Янковский, 1973в: 173; Dovgal, 2002b: 246; Lynn, 2008: 389; Urnulidae Fraipont, 1878с: 509; Batisse, 1975b: 2121; Beckmaniidae Jankowski, 1982: 31.

Суктории с раковиной типа стилотеки. Устье раковины обычно с вырезами. Щупальца булабовидные, в пучках, рядами или одиночные. Почкование полуциркумвагинативное, с латеральным протомитом. Типовой род — *Metacineteta* Bütschli, 1889.

А.В. Янковский (1982) выделил новый род сукторий с байкальских гаммарид — *Beckmania* Jankowski, 1982 — в семейство Beckmaniidae Jankowski, 1982, в которое предполагалось объединить токофриин с одним апикальным пучком щупалец и раковиной. Однако в другой работе (Янковский, 1987) он переместил типовой вид рода *Beckmania* в состав рода *Metacineteta* Bütschli, 1889, никак не прокомментировав статус предложенного им ранее семейства. Типовой род семейства А.В. Янковского сведен в синонимы *Metacineteta* самим автором, поэтому название Beckmaniidae Jankowski, 1982 является младшим синонимом Metacinetidae Bütschli, 1889 (Dovgal, 2002b).

Таблица для определения родов семейства Metacinetidae

- 1 (2). Край стилотеки с выростами. Щупальца многочисленные, прямые, не гибкие, собраны в ряды или в один апикальный пучок. Пресноводные перифитонные виды либо комменсалы беспозвоночных 1. *Metacineteta* Bütschli.
- 2 (1). Край стилотеки узкий, ровный или устье щелевидное. Имеется одно, реже — два, гибких, подвижных щупальца. Эктопаразиты инфузорий 2. *Urnula* Clap., Lachm.

1. РОД METACINETA BÜTSCHLI, 1889

Metacineteta Bütschli, 1889: 1925; Collin, 1912: 409; Kahl, 1934: 202; Aescht, 2001: 98; Dovgal, 2002b: 246; Янковский, 2007: 693; Lynn, 2008: 390; *Cothurnia* Ehrenberg, 1832: 94 (part.); *Alderia* Pritchard, 1852: 559 (part.); *Podophrya* Wright, 1858: 280 (part.); *Discacineteta* Jankowski, 1981: 90; *Asellacineteta* Jankowski, 1981: 90; *Beckmania* Jankowski, 1982: 31.

Раковинные суктории с радиальной (лучевой) симметрией. Тело сферическое, эллипсоидное или мешковидное. Трофонт обычно не заполняет всю стилотеку, прикреплен к ней в зоне устья. Устье раковины сложной формы, с треугольными или полукруглыми выступами. Щупальца прямые, булабовидные, собраны в один апикальный пучок, чаще — в радиальные ряды, расположенные между выростами края раковины. Размножение осуществляется полуциркумвагинативным почкованием с латеральным положением томита. Бродяжки овальные, слабосплющенные дорсовентрально, с 10—12 спиральными или продольными кинетами. Цисты трех типов: тонкостенные, прикрепленные к субстрату базальной частью, с четырьмя или пятью диагональными (вид сверху) швами; стебельчатые, латерально сплющенные, с одним апикальным швом; тонкостенные, округлые, которые формирует трофонт, находящийся в стилотеке, секретируя дополнительную оболочку.

Типовой вид рода — *Cothurnia mystacina* Ehrenberg, 1832 (по монотипии).

Род *Discacineta* Jankowski, 1982 предложен А.В. Янковским (1981) для метацинетид, стилотека которых не имеет стеблевидного выроста. Прикрепление к субстрату осуществляется небольшим базодиском. Типовой вид — *Solenophrya micraster* Penard, 1914. А.В. Янковский (1981) отмечал, что этот вид включался в состав рода *Metacineta* Bütschli, 1889. По литературным данным (Rieder, 1985) и нашим наблюдениям, встречаются особи типового вида с разной степенью развития выроста стилотеки. Остальные признаки полностью соответствуют диагнозу рода *Metacineta*. Следовательно, нет оснований для выделения форм с укороченным стебельком в отдельный род. Название *Discacineta* Jankowski, 1981 является младшим синонимом *Metacineta* Bütschli, 1889 (Dovgal, 2002b).

А.В. Янковский (1987) переместил вид *Beckmania baikalensis* Jankowski, 1982 (типовой вид рода) в состав рода *Metacineta*. Тем самым название *Beckmania* было сведено в синонимы *Metacineta*.

Род *Asellacineta* Jankowski, 1981 предложен А.В. Янковским (1981) для метацинетид с пресноводных изопод, у которых имеется плотный стебелек, а не стилотека. Типовой вид рода — *A. rossica* Jankowski, 1981. В наших материалах мы наблюдали наличие стилотеки у типового вида.

Позже А.В. Янковский (1986б, 1987) без комментариев переместил типовой вид своего рода в состав рода *Metacineta*, а затем (Янковский, 2007) также признал, что у вида имеется стилотека. Тем не менее он (Янковский, 2007, с. 693) предлагает сохранить за *Asellacineta* статус подрода, так как у вида края щелей отверстия стилотеки не ровные, а с дополнительными зубцами и вырезками. Однако морфология краев устья стилотеки плохо изучена у других видов рода и этот признак никогда не обсуждался как диагностический, поэтому разделение рода на подроды нами пока считается нецелесообразным.

Таблица для определения видов рода *Metacineta*

- | | | |
|--------|--|------------------------------------|
| 1 (8). | Щупальца собраны в ряды. | |
| 2 (5). | Щупальца собраны в шесть или семь рядов, расположенных между треугольными выростами стилотеки. | |
| 3 (4). | Длина стеблевидного выроста не превышает половину общей высоты стилотеки. Щупальца собраны в шесть рядов | 1. <i>M. mystacina</i> (Ehr.). |
| 4 (3). | Длина стеблевидного выроста превышает половину общей высоты стилотеки. Щупальца собраны в шесть или семь рядов | 2. <i>M. longipes</i> (Mer.). |
| 5 (2). | Щупальца собраны в ряды, которых меньше шести. | |
| 6 (7). | Щупальца собраны в пять рядов, расположенных между выростами устья стилотеки. | 4. <i>M. micraster</i> (Penard). |
| 7 (6). | Щупальца собраны в четыре ряда, расположенные между выростами устья стилотеки. Комменсал пресноводных изопод | 5. <i>M. rossica</i> (Jank.). |
| 8 (1). | Щупальца собраны в апикальный пучок. Края устья стилотеки с 8—12 небольшими, полукруглыми выростами | 3. <i>M. macrocaulis</i> (Stokes). |

1. *METACINETA MYSTACINA* (EHRENBERG, 1832) (рис. 27)

— *mystacina* Ehrenberg, 1832: 94 (*Cothurnia*); Ehrenberg, 1838: (*Acineta*); Bütschli, 1889: 1925 (*Metacineta*); Dumas, 1937: 71; Dovgal, 2002b: 246; Янковский, 2007: 693; *stagnatilis* Stokes, 1886: 562 (*Acineta*); *acuminata* Stokes, 1887: 254 (*Acineta*); *flexilis* Stokes, 1894: 344 (*Acineta*); *alata* Stokes, 1885a: 183 (*Acineta*); *flos* Maskell, 1887: 17 (*Acineta*); *angularis* Maskell, 1887: 17 (*Acineta*); *globator* Dumas, 1937: fig. 7, pl. 6 (*Acineta*) syn. n.

Тело округлое. Макронуклеус сферический, центральный. Стилотека имеет шесть выступов в зоне устья, рюмковидная при виде сбоку, к субстрату прикреплена относительно коротким (примерно равным раковине) стебельвидным выростом с небольшим базодиском. Щупальца собраны в шесть радиальных рядов. Томиты с 12 продольными кинетами. Цисты стебельчатые, латерально сплюснутые, с одним апикальным швом. Пресноводный перифитонный вид, отмечен в почве.

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 25—50, диаметр макронуклеуса — 10—20, длина щупалец — 30—60, высота раковины — 17—80, ширина раковины — 30—80, длина стебелька стилотеки — 28—85.

Вид полиморфный. Й. Ридер (Rieder, 1985) в ревизии рода *Metacineta* указывал 4 его варьета и 1 форму: *M. mystacina* var. *yoshii* Nozawa, 1938; *M. mystacina* var. *brevipes* Sand, 1901; *M. mystacina* var. *bilateralis* Penard, 1920; *M. mystacina* var. *angularis* Maskell, 1887; *M. mystacina* f. *flexilis* Stokes, 1894. Однако большинство описаний и рисунков, на основании которых выделяются эти варьеты и форма, выполнены в конце XIX — в начале XX в., многие из них плохого качества. В связи с этим вопрос об их статусе не обсуждается в монографии, названия, которые их авторы использовали как видовые, включены в список синонимов.

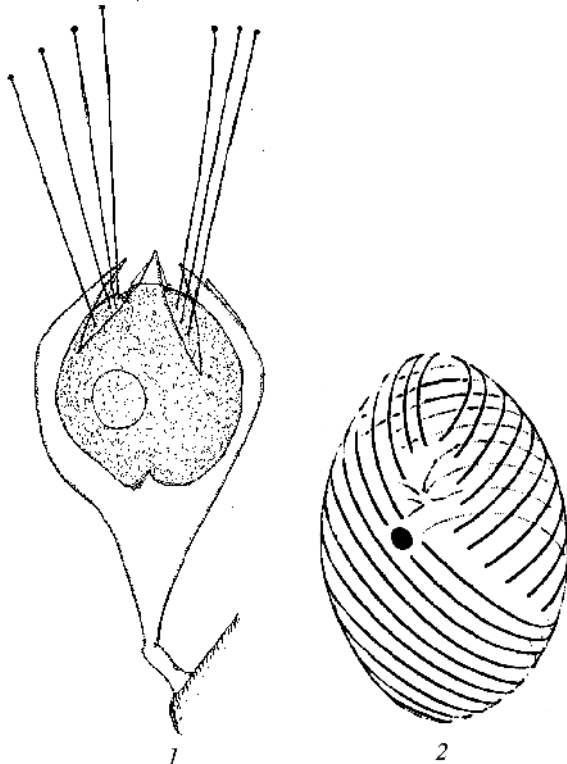


Рис. 27. *Metacineta mystacina* (Ehrenberg, 1832):

1 — трофонт (оригинал; $\times 640$); 2 — бродяжка (по I. Guilcher, 1951)

Fig. 27. *Metacineta mystacina* (Ehrenberg, 1832):

1 — trophont (original; $\times 640$); 2 — swarmer (after I. Guilcher, 1951)

В работе Э. Дюма (Dumas, 1937) приводятся рисунки и диагнозы нескольких видов сукторий, в основном под новыми названиями, но без указания «sp. n». Большинство из них очень плохого качества, поэтому установить видовую или даже родовую принадлежность данных организмов невозможно.

Однако один из видов корректно определен Э. Дюма как *Metacineta mystacina* (вид отнесен автором к роду *Acineta*), но в подписи к рисунку вместо правильного видового названия указано *Acineta globator*. Соответственно, *Acineta globator* Dumas, 1937 syn. n. — младший синоним *M. mystacina*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный вид. Найден в пресных водоемах Европы, Азии, Новой Зеландии, Америки. А. Каль (Kahl, 1934) приводит *Metacineta mystacina* в определителе морских сукторий со ссылкой на работу К.С. Мережковского (1877), посвященную инфузориям Белого моря. Однако в этой работе описывается вариант *M. mystacina* var. *longipes* Mereschkowsky, 1877, который в настоящее время имеет статус самостоятельного вида.

В Украине вид отмечен в Хаджибейском лимане Черного моря (Бучинский, 1894, 1897), пресных водоемах в окрестностях г. Киев (Добровлянский, 1914), бассейне р. Северский Донец (Фадеев, 1929). Н.А. Кеппен (1888а) также упоминает о находке вида, но без указания местонахождения.

Нами вид найден в Совских прудах в окрестностях г. Киев на *Mougeotia* sp., в р. Стырь у с. Пониковица Бродского р-на Львовской обл. на стеклах обрастания, в р. Церем у с. Курчица Житомирской обл. на *Lemna minor* (Linnaeus, 1753) и в р. Тетерев у с. Песчаное Киевской обл. на стеклах обрастания.

2. METACINETA LONGIPES (MERESCHKOWSKY, 1877) (рис. 28)

— *mystacina* var. *longipes* Mereschkowsky, 1877: 177 (*Acineta*); *longipes* Rieder, 1985: 279 (*Metacineta*); Matthes et al., 1988: 195; Довгаль, 1996: 12; Dovgal, 2002b: 246; Янковский, 2007: 693; *longipes* var. *septemfida* Rieder, 1985: 282; *septemfida* Matthes et al., 1988: 194 (*Metacineta*) syn. n.; *alata* Stokes, 1885a: 185 (*Acineta*); *semiorbis* Dumas, 1937: 70 (*Acineta*) syn. n.

Тело сферическое или слегка вытянутое. Макронуклеус округлый, центральный. Трофонт не заполняет всю раковину. Стилотека округлая, прикреплена к субстрату длинным выростом с базодиском. Устье раковины с шестью или семью треугольными выростами, закрывающими клеточное тело. Длинные, прямые, булавовидные щупальца собраны в шесть или семь радиальных рядов, проходящих в промежутках между выростами раковины.

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 25—37, диаметр макронуклеуса — 10—15, длина щупалец — 30—50, высота раковины — 45—55, ширина раковины — 40—50, длина выроста стилотеки — 130—200.

А. Каль (Kahl, 1934) указал вид под названием *Metacineta mystacina* и отнес его к морским сукто-

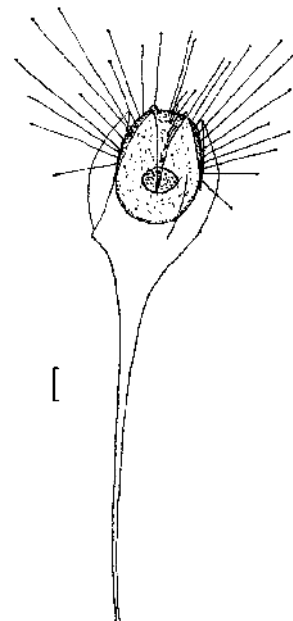


Рис. 28. *Metacineta longipes* (Mereschkowsky, 1877) (оригинал; масштаб 10 мкм)

Fig. 28. *Metacineta longipes* (Mereschkowsky, 1877) (original; scale bar 10 μ m)

риям, ссылаясь на статью К.С. Мережковского (1877), в которой были указаны несколько видов сукторий из Белого моря. Однако этот вид К.С. Мережковский описал как forma *longipes* из прудов в окрестностях городов Санкт-Петербург и Великий Устюг, поэтому указание А. Каля является ошибочным.

Дж. Алдер (Alder, 1851) привел диагноз и рисунок пресноводного вида сукторий с мшанок (*Paludicella* sp.), который морфологически очень близок к *Metacineta longipes*. Однако автор не дал описанному виду научного названия. А. Притчард (Pritchard, 1852) отнес этот вид к новому роду *Alderia* Pritchard, 1852 под видовым названием *Alderia pyriformis* Pritchard, 1852, указав при этом на его родство с *M. mystacina*. Т. Райт (Wright, 1858) отметил, что родовое название *Alderia* было ранее преоккупировано, и переместил вид А. Притчарда в состав рода *Podophrya* под названием *P. pyriformis*. Дж. Корлисс (Corliss, 1979) указал *Alderia* как *nomen oblitum*.

На рисунке Дж. Алдера вид изображен только сбоку, а из диагноза нельзя однозначно установить, собраны у описываемого организма щупальца в пучок или в ряды. В связи с этим в настоящее время невозможно выяснить, к какому из видов рода *Metacineta* относится *P. pyriformis*, и данное название не включается нами в списки видовых синонимов.

В работе Э. Дюма (Dumas, 1937) приводится описание и рисунок вида под названием *Acineta semiorbis* (без обозначения «sp. n.»). В отличие от многих других видов этого автора рисунок данного вида позволяет установить, что это зарисованный сбоку экземпляр *Metacineta longipes*. Соответственно, *A. semiorbis* Dumas, 1937 syn. n. является младшим синонимом *M. longipes*.

Вид полиморфный. Й. Ридер (Rieder, 1985) в ревизии рода выделил 2 его варианта: *M. longipes* var. *septemfida* Rieder, 1985 и *M. longipes* var. *alata* Stokes, 1885. Описание и рисунок, на основании которого выделен второй вариант, плохого качества, поэтому вопрос о его статусе здесь не обсуждается.

Отдельного рассмотрения требует *Metacineta longipes* var. *septemfida*, для которого характерно наличие не шести, а семи рядов щупалец и выростов края стилотеки. На этом основании Д. Маттес и соавт. (Matthes et al., 1988) считают данный вариант самостоятельным видом *M. septemfida* Rieder, 1985.

Однако, по нашим наблюдениям, до 30 % особей *Metacineta longipes* на искусственных субстратах имеют семь выростов устья раковины и, соответственно, семь рядов щупалец. При этом не наблюдается экологической или пространственной изоляции между формами с разным количеством рядов щупалец. В связи с этим без специальных экспериментальных исследований невозможно установить, является это примером внутривидовой изменчивости по дискретному признаку или это симпатрические виды, поэтому пока мы считаем это случаем изменчивости, а *M. septemfida* sensu Matthes et al., 1988 syn. n. — младшим синонимом *M. longipes*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный вид. Найден в пресных водоемах Европы и Америки.

В Украине вид обнаружен нами на стеклах обрастания и *Nuphar luteum* (Linnaeus, 1753) в старице и р. Десна у г. Остер Черниговской обл. и у с. Пирново Вышгородского р-на Киевской обл.; на стеклах обрастания в р. Горынь у сел Дюксин, Звездовка, Деражное, Ставок и Степань и в пойменном озере у р. Случь у с. Прислучь Ровенской обл.; на стеклах обрастания и ногах *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758) в р. Турья у с. Хотешов Волынской обл.; на *Ceratophyllum demersum* Linnaeus, 1753 в р. Припять у с. Большие Сороки Киевской обл.; на *Potamogeton* sp. в пойменном озере на левом берегу р. Днепр в окрестностях г. Киев.

3. *METACINETA MACROCAULIS* (STOKES, 1887) (рис. 29)

— *macrocaulis* Stokes, 1887: 253 (*Acineta*); Rieder, 1985: 283 (*Metacineta*); Довгаль, 1996: 12 (*Metacineta*); Dovgal, 2002b: 246; Янковский, 2007: 693.

Тело округлое. Щупальца собраны в один апикальный пучок. Стилотека с очень длинным стеблевидным выростом, ее апикальное отверстие с большим количеством (8—12) мелких, полукруглых апикальных выростов. Цисты в виде уплощенных полусфер с крестообразным швом на апикальной поверхности.

Р а з м е р ы (мкм): высота тела — 27—50, ширина тела — 15—59, диаметр макронуклеуса — 10—20, максимальная ширина стилотеки — 20—70, длина стеблевидного выроста — 90—210, длина щупалец — 50—60.

Вид полиморфный. В ревизии вида Й. Ридера (Rieder, 1985) упоминаются 2 варианта: *M. mactocaulis* var. *polyrugata* Rieder, 1985 и *M. mactocaulis* var. *flos* Maskell, 1887. Описания и рисунки, на основании которых выделяются эти варианты, плохого качества, поэтому вопрос об их статусе здесь не обсуждается.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Пресные водоемы США, Новой Зеландии, Европы. Отмечен в Китае (Wu et al., 2006).

В Украине вид найден нами на *Elodea canadensis* Michaux, 1803 в р. Турья у с. Хотешов Волынской обл. и на стеклах обрастания в оз. Свитязь у с. Свитязь Шацкого р-на Волынской обл.

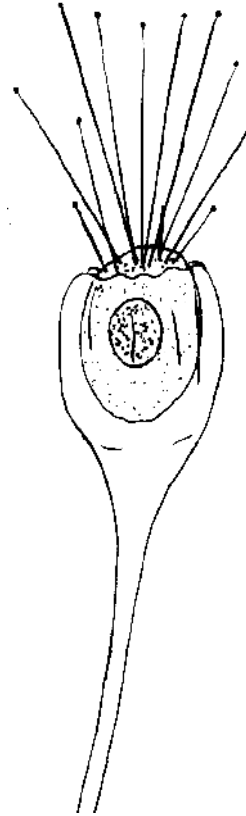


Рис. 29. *Metacineta macrocaulis* (Stokes, 1887) (оригинал; $\times 640$)

Fig. 29. *Metacineta macrocaulis* (Stokes, 1887) (original; $\times 640$)

4. *METACINETA MICRASTER* (PENARD, 1914) (рис. 30)

— *micraster* Penard, 1914: 283 (*Solenophrya*); Batische, 1967: 397 (*Metacineta*); Янковский, 1981: 90 (*Discacineta*); Rieder, 1985: 282 (*Metacineta*); Довгаль, 1996: 12 (*Metacineta*); Dovgal, 2002b: 246; Янковский, 2007: 693; *oblonga* Stokes, 1890: 79 (*Solenophrya*) syn. n.; *pentagonalis* Nozawa, 1939: 60 (*Metacineta*); *cuspidata* Банина, 1984: 185 (*Acineta*) syn. n.

Тело округлое, не заполняет всю раковину. Стилотека округлая, короткая, устье с пятью треугольными выступами. Прикрепление к субстрату осуществляется базальной частью раковины или ее очень коротким, стеблевидным выростом. Щупальца прямые, булавовидные, собраны в пять радиальных рядов. Цисты округлые, в виде дополнительной оболочки, которую трофонт секретирует непосредственно в раковине. Пресноводный перифитонный вид, отмечен в почве и в литофильных мхах.

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 25—51, диаметр макронуклеуса — 6—10, диаметр сократительной вакуоли — 10—12, высота раковины — 45—58, ширина раковины — 76—87, длина щупалец — 14—80.

Вид полиморфный. Й. Ридер (Rieder, 1985) упоминает 2 его варианта: *M. micraster* var. *pedata* Rieder, 1985 и *M. micraster* var. *pentagonalis* Nozawa, 1939. Описания и рисунки, на основании которых выделяются эти варианты,

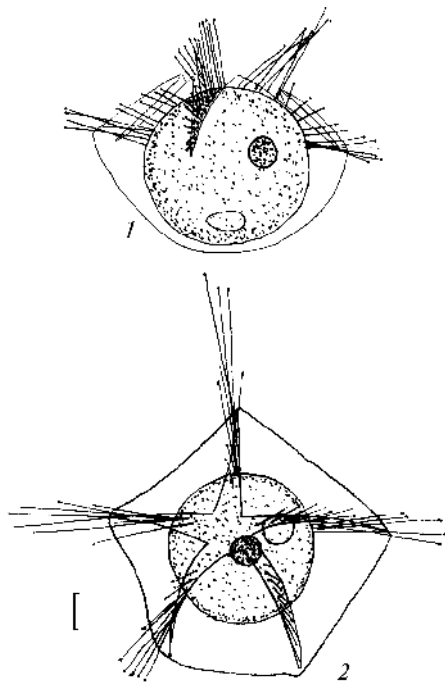


Рис. 30. *Metacineteta micraster* (Penard, 1914):
1 — вид сбоку; 2 — вид сверху (оригинал; масштаб
10 мкм)

Fig. 30. *Metacineteta micraster* (Penard, 1914):
1 — side view; 2 — top view (original; scale bar 10 μm)

недостаточно информативны и, вероятно, отражают внутривидовую изменчивость представителей вида, поэтому вопрос об их статусе здесь не обсуждается.

Вид, указанный А. Стоксом (Stokes, 1890) из водоемов США под названием *Solenophrya oblonga* Stokes, 1890 syn. n., по таким характерным особенностям, как строение раковины и расположение щупалец, неотличим от *Metacineteta micraster*, название А. Стокса является его младшим синонимом.

Вид, отмеченный Н.Н. Баниной (1984) для фауны аэротенков под названием *Acineteta cuspidata* Kellicott, 1885, на самом деле неверно идентифициро-

ванная *Metacineteta micraster*, поэтому данное название помещено в список синонимов вида.

Распространение. Широко распространенный пресноводный вид. Описан (Penard, 1914) из Швейцарских Альп с мхов, обрастающих старые каменные стены. Затем неоднократно отмечен в пресных водоемах Европы, Америки и Азии.

В Украине найден нами на стеклах обрастания в пруду Феофании в окрестностях г. Киев; в пойменном озере на левом берегу р. Днепр у г. Киев; в р. Горынь у с. Деражное Ровенской обл.; на *Lemna trisulca* Linnaeus, 1753 в старице р. Горынь у с. Ставок Ровенской обл.; на *Mougeotia* sp. в оз. Люцемер и на водяных мхах в оз. Песочное у пгт Шацк Волынской обл.; в пойменном озере у р. Южный Буг у с. Солгутово Гайворонского р-на Кировоградской обл.; в старице р. Канал Бениский у с. Хилин Ровенской обл.

5. *METACINETETA ROSSICA* (JANKOWSKI, 1981) (рис. 31)

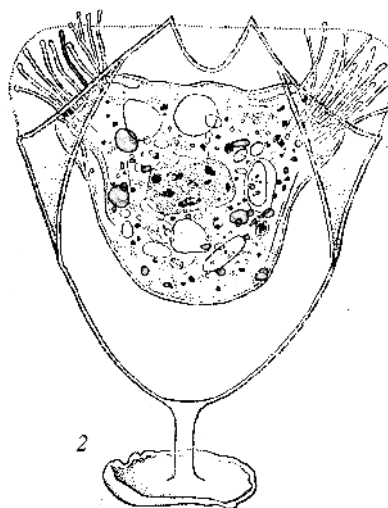
— *rossica* Jankowski, 1981: 90 (*Asellacineteta*); Довгаль, 1996: 12 (*Metacineteta*); Dovgal, 2002b: 246; Янковский, 1986a: 87; Янковский, 2007: 693.

Тело округлое, имеет очертания неправильной трапеции при виде сбоку. Стилотека рюмковидная, складчатая, при виде сверху четырехгранная, с четырьмя выростами устья. Края выростов устья неровные, с зубцами. Щупальца собраны в четыре диагональных ряда, прямые, булавовидные. Сократительная вакуоль одна, расположена над макронуклеусом. Макронуклеус овальный, медиальный. Стеблевидный вырост стилотеки относительно короткий, имеется хорошо развитый базодиск. Эктокомменсал водных изопод — азеллид.

Размеры (мкм): высота тела — 25—30 (по Янковскому, 1981, 35—44), ширина тела — 20—29 (27—36), длина щупалец — 10—15, размеры макронуклеуса — 6—10 × 10—15, высота раковины — 44—50, ширина раковины —

Рис. 31. *Metacineta rossica* (Jankowski, 1981) (по А.В. Янковский, 1981):
1 — вид сверху; 2 — вид сбоку

Fig. 31. *Metacineta rossica* (Jankowski, 1981) (after А.В. Янковский, 1981):
1 — top view; 2 — side view



30—36, длина стебелька — 40—50 (по Янковскому, 1981, до 9), диаметр стебелька — 6—8, диаметр базодиска — 10—12.

Гапантотип № 303 и ксенотип № 174 (экземпляр хозяина, с которого получен типовой материал; термин А.В. Янковского) хранятся в коллекции А.В. Янковского в Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург, Россия).

Х о з я е в а. *Asellus hilgendorffii* Bovalius, 1886 — типовой хозяин; *A. aquaticus*.

В первоописании вида А.В. Янковский (1981) в качестве хозяина указывает *Asellus middendorfi*, вероятно, вследствие опечатки, так как такого вида в составе рода нет. Позднее (Янковский, 2007) он указывает как хозяина уже *A. hilgendorffii*, однако правильное написание видового названия — *hilgendorffii*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан из водоемов южной части о-ва Сахалин (типовое местонахождение), также А.В. Янковский (1981) указывает на находки в окрестностях г. Санкт-Петербург.

В Украине вид найден нами на *Asellus aquaticus* из оз. Любязь у с. Любязь и р. Турья у с. Доротище Волынской обл., а также в озере в пойме р. Западный Буг у с. Каменка Бугская Львовской обл.

2. Р О Д *URNULA* CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859

Urnula Claparede et Lachmann, 1859: 235; Collin, 1912: 410; Matthes et al., 1988: 199; Довгаль, 1996: 11; Aescht, 2001: 170; Dovgal, 2002b: 246; Янковский, 2007: 694; Lynn, 2008: 390.

Мелкие эктопаразитические суктории со сферическим телом, заключенным в стилотеку. Клеточное тело прикреплено к раковине в области устья. Характерно наличие длинного, гибкого, подвижного щупальца (иногда видны два щупальца). Стилотека с коротким стеблевидным выростом. Эктопаразиты сукторий и перитрих.

Типовой вид рода — *Urnula epistylidis* Claparede et Lachmann, 1859 (по монотипии).

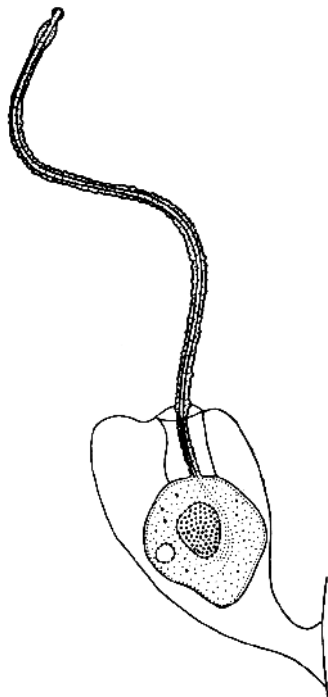
Таблица для определения видов рода *Urnula*

- | | |
|--------|--|
| 1 (2). | Устье раковины узкое, округлое, иногда несколько погруженное в стилотеку, его диаметр намного меньше диаметра тела. Эктопаразиты перитрих 1. <i>U. epistylidis</i> Clap., Lachm. |
| 2 (1). | Устье раковины шелевидное, вершина раковины при виде сбоку складчатая. Эктопаразиты сукторий. 2. <i>U. turpissima</i> (Korm. K.). |

1. *URNULA EPISTYLIDIS* CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859
(рис. 32)

— *epistylidis* Claparede et Lachmann, 1859: 207 (*Urnula*); Matthes et al., 1988: 199;
Довгаль, 1996: 12; Dovgal, 2002b: 246; Янковский, 2007: 694.

Тело трофонта сферическое, обычно не полностью заполняет раковину. Щупальце апикальное, очень длинное, гибкое, подвижное, сократимое. У некоторых особей заметно второе, в основном более короткое щупальце.



Стилоотека сферическая, с коротким базальным выростом, переходящим в небольшой базодиск. Устье раковины округлое, его диаметр чуть больше диаметра щупальца. Бродяжки овальные, с шестью диагональными рядами ресничек. Паразит перитрих.

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 26—60, диаметр макронуклеуса — 13—21, диаметр раковины — 28—76, длина щупальца — 70—105.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид найден в пресных водоемах Европы и в Японии.

В Украине впервые обнаружен В.В. Добровлянским (1914) в окрестностях г. Киев. Нами найден на *Epistylis* sp. в р. Горный Тикич у с. Тальное Черкасской обл.

Х о з я е в а. *Epistylis plicatilis* Ehrenberg, 1832, *E. bimarginata* Nenninger, 1948, *Orbopercularia nenningeri* Lust, 1950 (Янковский, 2007).

Рис. 32. *Urnula epistylidis* Claparede et Lachmann, 1859 (по К. Kormos, 1958)

Fig. 32. *Urnula epistylidis* Claparede et Lachmann, 1859 (after K. Kormos, 1958)

2. *URNULA TURPISSIMA* KORMOS K., 1958 (рис. 33)

— *turpissima* Kormos K., 1958: 168 (*Urnula*); Matthes et al., 1988: 201; Довгаль, 1996: 12; Dovgal, 2002b: 246; Янковский, 2007: 694.

Тело сферическое или эллипсоидное. Макронуклеус сферический, крупный, центральный. Тело трофонта почти полностью заполняет раковину и прикреплено к ней в области устья. Стилоотека сферическая или слабовытянутая, с широким стеблевидным выростом, иногда складчатая. Верхняя часть раковины имеет четыре выроста, соприкасающиеся между собой по всей длине, кроме центральной части, в которой в результате образуется щелевидное устье. За счет наличия выростов при виде сбоку вершина раковины выглядит складчатой. Сократительная вакуоль одна, субапикальная. Щупальце одиночное, длинное, подвижное. Бродяжка эллипсоидная, с несколько вогнутой ventральной поверхностью, с 8 поперечными кинетами. Паразит сукторий.

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 10—20, диаметр раковины — 15—30, длина щупальца — 60—85.

Х о з я е в а. *Dendrosoma radians* Erenberg, 1838, *D. capitata* (Perez, 1903), *Stylophrya polymorpha* Swarczewsky, 1928, *Acineta karamani* Hadzi, 1940, *Metacineteta longipes*.

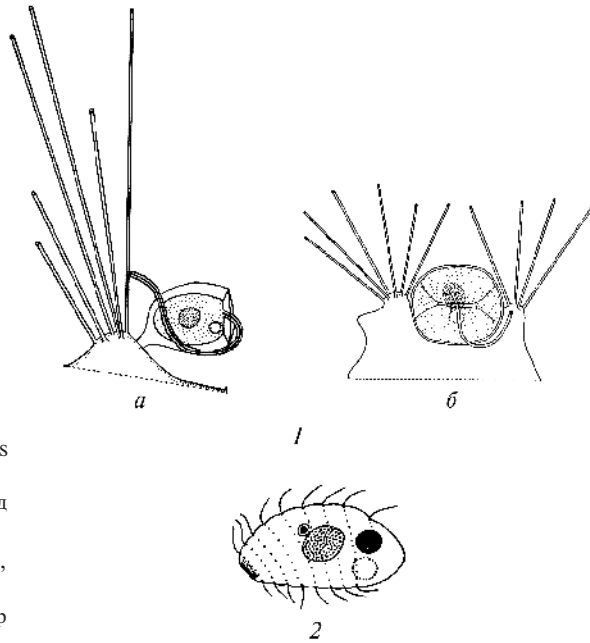


Рис. 33. *Urnula turpissima* Kormos К., 1958 (по К. Кормос, 1958):
1 — трофонт (а — вид сбоку; б — вид сверху); 2 — бродяжка

Fig. 33. *Urnula turpissima* Kormos К., 1958 (after К. Kormos, 1958):
1 — trophont (а — side view; б — top view); 2 — swarmer

Распространение. Вид описан из водоемов в окрестностях г. Сегед (Венгрия) (Kormos К., 1958) (типовое местонахождение). Обнаружен в водоемах Европы и Азии (оз. Байкал) (Янковский, 2007). Нами найден на *Dendrosoma radians* и *Metacineteta longipes* в р. Припять у с. Большие Сороки Киевской обл., в пруду Феофании в окрестностях г. Киев, а также в оз. Свистязь у с. Свистязь Шацкого р-на Волынской обл.

II. СЕМЕЙСТВО PARACINETIDAE JANKOWSKI, 1975

Paracinetidae Jankowski, 1975a: 27; Янковский, 1978: 493; Довгаль, 1996: 11; Dovgal, 2002b: 246; Lynn, 2008: 390; Lixophryidae Jankowski, 1978: 493.

Суктории со стилотекой. Устье раковины обычно ровное. Щупальца булавовидные, собраны в один апикальный пучок, реже — в ряд. Почкование наружное или полуциркумвагинативное. Бродяжка часто сохраняет щупальца материнской особи. Типовой род — *Paracineteta* Collin, 1911.

А.В. Янковский (1978) предложил выделить сукторий-экзогеммин с мукозной раковинной в особое семейство Lixophryidae Jankowsky, 1978 с типовым родом *Lixophrya* Jankowski, 1978. Нами это семейство не было принято, а Lixophryidae syn. n. считается младшим синонимом Paracinetidae.

Таблица для определения родов семейства Paracinetidae

- 1 (2). Раковина несплюснутая, щупальца собраны в один апикальный пучок 1. *Paracineteta* Collin.
- 2 (1). Раковина сплюснута латерально, щупальца собраны в один или несколько апикальных рядов. 2. *Limnoricus* Jank.

1. Р О Д *PARACINETA* COLLIN, 1911

Paracineta Collin, 1911: 468; 1912: 403; Kahl, 1934: 199; Curds, 1987: 86; Довгаль, 1996: 11; Aescht, 2001: 114; Dovgal, 2002b: 246; Янковский, 2007: 697; Lynn, 2008: 390; *Alderia* Pritchard, 1852: 558 (part.); *Actinocyathula* Corliss, 1960: 273; Lynn, 2008: 390; *Proluxophrya* Jankowski, 1978: 495; *Stemacineta* Jankowski, 1978: 495; Curds, 1987: 91; *Flectacineta* Jankowski, 1978: 495; Янковский, 2007: 698; *Conchacineta* Jankowski, 1978: 495; Curds, 1985: 117 (part.); *Miracineta* Jankowski, 1981: 94; *Faltacineta* Jankowski, 1981: 94; *Nipponarcon* Jankowski, 1981: 96.

Раковинные суктории со сферическим или эллипсоидным клеточным телом. Раковина типа стилотеки, с разной степенью развития — от закрывающей только нижнюю 1/4 клеточного тела до полностью покрывающей тело инфузории. Края устья раковины ровные, без выростов. Щупальца либо собраны в один апикальный пучок, либо равномерно распределены по закругленной апикальной части клетки. Макронуклеус округлый. Почкование осуществляется простой экзогеммией с апикальным положением протомита или полуциркумвагинативное.

Морские и солоноватоводные перифитонные виды и комменсалы беспозвоночных.

Типовой вид рода — *Acineta patula* Claparede et Lachmann, 1859, выделен К. Курдсом (Curds, 1987).

Несмотря на относительно небольшое количество видов (42 вида, по нашим данным) входящих в состав семейства, существуют некоторые нерешенные вопросы систематики и номенклатуры группы (Curds, 1987; Dovgal, 2002b; Янковский, 2007). Это в значительной степени связано с недостатком сведений по размножению большинства видов и с тем, что большинство рисунков и диагнозов содержится в старых работах и недостаточно информативны. В связи с этим разными авторами принимается разный состав семейства на родовом уровне, причем дифференцироваться роды могут по различным признакам.

В частности, 2 наиболее богатых видами рода парацинетид — *Paracineta* Collin, 1911 и *Actinocyathula* Corliss, 1960 — отличаются, по мнению К. Курдса (Curds, 1987), типом почкования (простая экзогеммия у *Paracineta*, семиэндогеммия у *Actinocyathula*), по мнению А.В. Янковского, наличием у *Paracineta* стилотеки, у *Actinocyathula* — раковины, четко отделенной от стелька.

По нашему мнению, оба этих признака не являются надежными для различения родов, так как у многих видов почкование не изучено. Также по старым рисункам или диагнозам не всегда возможно определить тип раковины того или иного вида.

В связи с этим в данной работе род *Actinocyathula* рассматривается нами в качестве младшего синонима названия *Paracineta*.

Род *Stemacineta* Jankowski, 1978 А.В. Янковский (1978) предложил для сукторий со стилотекой, считая, что другие близкие виды имеют раковину обычного типа. В составе рода был указан единственный вид — *Paracineta patula*, который и является типовым видом этого рода по монотипии. Позднее А.В. Янковский (2007) указал название *Stemacineta* в синонимах *Paracineta*.

Тем не менее этот автор утверждает, что только *Paracineta patula* имеет стилотеку, ссылаясь на собственные данные, полученные во время сборов в Баренцевом море (Янковский, 2007). На этом основании он считает *Paracineta* сборным родом. В работе А.В. Янковского (2007), однако, не ука-

зано, какие именно виды парацинет им изучены, либо это был только типовой вид рода. По нашим данным, стилотека имеется также у *P. livadiana*, другие же виды в основном не были изучены с момента первоописания, поэтому пока нет оснований для систематической ревизии рода и, за некоторыми исключениями, которые будут обсуждаться ниже, он рассмотрен нами в прежнем составе (Dovgal, 2002b).

Род *Flectacineta* Jankowski, 1978 предложен А.В. Янковским (1978) для парацинетид «со стилотекой и апикальными шупальцами». Типовой вид рода — *Acineta livadiana* Mereschkowsky, 1880. К. Курдс (Curds, 1987) принял род А.В. Янковского, но посчитал диагноз недостаточным, поскольку он не содержал существенных отличий от рода *Paracineta*. Этот автор привел собственный диагноз рода, причем в качестве характерного признака указал наличие изгиба края стилотеки.

По А.В. Янковскому (2007), у типового вида рода стебелек длинный и тонкий, с каналом, ограничен от раковины, которая, следовательно, не является стилотекой.

Нами изучен типовой вид рода. У большинства особей верхний край раковины действительно загнут внутрь, но по этому признаку наблюдается значительная вариабельность. Вероятно, такая форма стилотеки могла независимо появиться у близких видов, и нет оснований для их выделения в отдельный род.

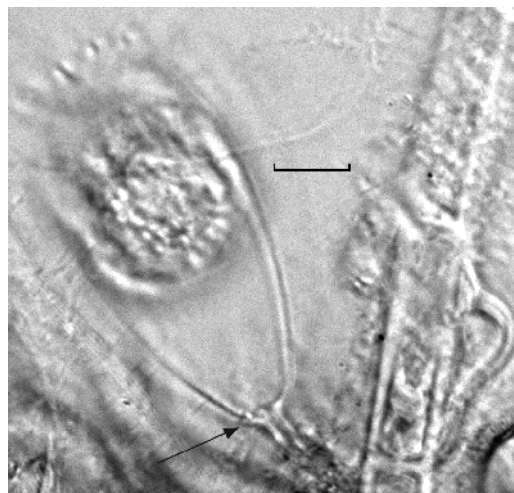
Что касается типа раковины, то, по нашим наблюдениям, у *Paracineta livadiana* зона соединения между основанием расширенной части стилотеки и псевдостилом действительно выглядит как характерная для раковины обычного типа (рис. 34). Однако это скорее связано с малым диаметром псевдостила. Канал в псевдостиле проходит по всей его длине и переходит в полость расширенной части стилотеки, но это плохо видно при использовании оптического микроскопа, тем более что зона перехода усилена кольцевым валиком. Окончательно решить проблему, видимо, можно только с помощью трансмиссивной электронной микроскопии. В связи с этим наше мнение относительно того, что название *Flectacineta* является младшим синонимом *Paracineta*, остается неизменным (Dovgal, 2002b).

Род *Miracineta* Jankowski, 1981 предложен А.В. Янковским для парацинетид, отличающихся наличием стилотеки с утолщенным дном. Типовой вид рода — *Acineta saifulae* Mereschkowsky, 1877. На самом деле ключевая характеристика рода представляет собой только степень выраженности признака (толщина стенок раковины). Название *Miracineta* Jankowski сведено в синонимы *Paracineta* Collin, 1912 (Dovgal, 2002b).

А.В. Янковский (1981) предложил выделить виды, которые ранее относились к роду *Para-*

Рис. 34. *Paracineta livadiana* Mereschkowsky, 1880. Зона перехода стилотеки в псевдостил обозначена стрелкой (оригинал; масштаб 10 мкм)

Fig. 34. *Paracineta livadiana* Mereschkowsky, 1880. The area of transition from stylothecca to pseudostyle is marked by arrow (original; scale bar 10 μm)



cineta, но отличались асимметричной, складчатой раковиной, в отдельный род *Faltacineta* Jankowski, 1981 с типовым видом *Paracineta pleuromammae* Steuer, 1928. По нашему мнению, «очертания раковины» и степень ее вытянутости не являются достаточным основанием для выделения рода, так как представляют собой степень выраженности признака. Название *Faltacineta* Jankowski, 1981 было сведено в синонимы *Paracineta* Collin, 1912 (Dovgal, 2002b).

Таблица для определения видов рода *Paracineta*

- 1 (2). Раковина покрывает все клеточное тело, ее устье несколько погружено внутрь расширенной части 2. *P. livadiana* (Mer.).
- 2 (1). Раковина покрывает только нижнюю часть тела.
- 3 (4). Расширенная часть стилотеки с поперечными складками, ее стенки утолщены 3. *P. saifulae* (Mer.).
- 4 (3). Расширенная часть стилотеки без складок, тонкостенная 1. *P. patula* (Clap., Lachm.).

1. *PARACINETA PATULA* (CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859)
(рис. 35)

— *patula* Claparede et Lachmann, 1859: 387 (*Acineta*); Collin, 1911: 472 (*Paracineta*); Curds, 1987: 87; Довгаль, 1996: 12; Dovgal, 2002b: 246; Янковский, 1978: 495 (*Stemacineta*); *divisa* Fraipont, 1877: 792 (*Acineta*); Kahl, 1934: 201 (*Paracineta*).

Суктории с округлым, вытянутым клеточным телом, только нижняя треть или половина которого покрыта раковиной. Щупальца булавовидные, несократимые, равномерно распределены по апикальной поверхности тела. Макронуклеус сферический, центральный. Раковина (стилотека) с треугольной расширенной частью при виде сбоку, переходит в тонкий, длинный, стеблевидный вырост (см. рис. 9, 2). Размножение экзогеммией с формированием на апикальной поверхности тела крупной бродяжки, снабженной поперечными локомоторными кинетами и короткими остаточными (полученными от материнской особи) щупальцами на переднем конце. Обитатель морского перифитона.

Р а з м е р ы (мкм): высота тела (вместе со стилотекой) — 50—60.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный вид. Отмечен в Белом, Северном, Средиземном морях, у Атлантического побережья Северной Америки.

В Украине отмечен С.М. Переяславцевой (1886) в Черном море.

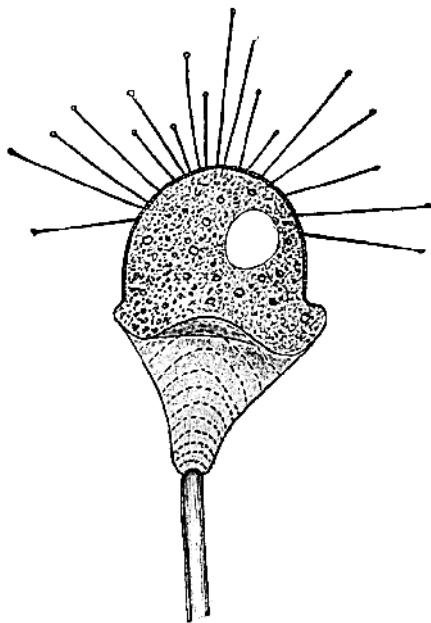


Рис. 35. *Paracineta patula* (Claparede et Lachmann, 1859) (по В. Collin, 1912; ×650)

Fig. 35. *Paracineta patula* (Claparede et Lachmann, 1859) (after В. Collin, 1912; ×650)

2. *PARACINETA LIVADIANA* (MERESCHKOWSKY, 1881) (рис. 36)

— *livadiana* Mereshkowsky, 1881: 214 (*Acineta*); Daday, 1886: 483; Collin, 1912: 408 (*Paracineta*); Kahl, 1934: 201; Довгаль, 1988: 11; 1996: 12; Dovgal, 2002b: 246; Янковский, 1978: 495 (*Flectacineta*); Curds, 1987: 101; *ovata* Pritchard, 1852: 558 (*Alderia*); Wright, 1858: 280 (*Podophrya*); Curds, 1985a: 117 (*Conchacineta*); *dadayi* Kahl, 1934: 201 (*Paracineta*) syn. n.; Curds, 1987: 102 (*Flectacineta*); *neapolitana* Daday, 1886: 485 (*Acineta*); Kahl, 1934: 201 (*Paracineta*); *multimicronucleata* Moawad, 2010: 150 (*Flectacineta*) syn. n.; *amicronucleata* Moawad, 2010: 151 (*Flectacineta*) syn. n.

Суктории с округлым телом, полностью покрытым раковиной. Раковина типа стилотеки, с длинным, тонким, стеблевидным выростом, который не расширяется вплоть до перехода в расширенную часть раковины. Края устья раковины несколько погружены (инвертированы, по К. Курдсу (Curds, 1987)) вглубь раковины. Стеблевидный вырост стилотеки — псевдостил — разной длины, которая обычно существенно превышает высоту расширенной части раковины, изогнутый, цилиндрический. Канал в псевдостиле проходит по всей его длине и переходит в полость расширенной части стилотеки, зона перехода усилена кольцевым валиком (см. рис. 34). Щупальца собраны в один апикальный пучок. Макронуклеус эллипсоидный, центральный. Имеется одна латеральная сократительная вакуоль. Размножение наружным почкованием с образованием одной апикальной бродяжки (см. рис. 5, 26).

Морской или солоноватоводный, перифитонный вид, может поселяться на поверхности тела беспозвоночных животных.

Р а з м е р ы (мкм): высота тела — 26—63, диаметр тела — 20—48, длина щупалец — 40—50, размеры макронуклеуса — 15—20 × 20—25, размеры бродяжки — 14 × 21.

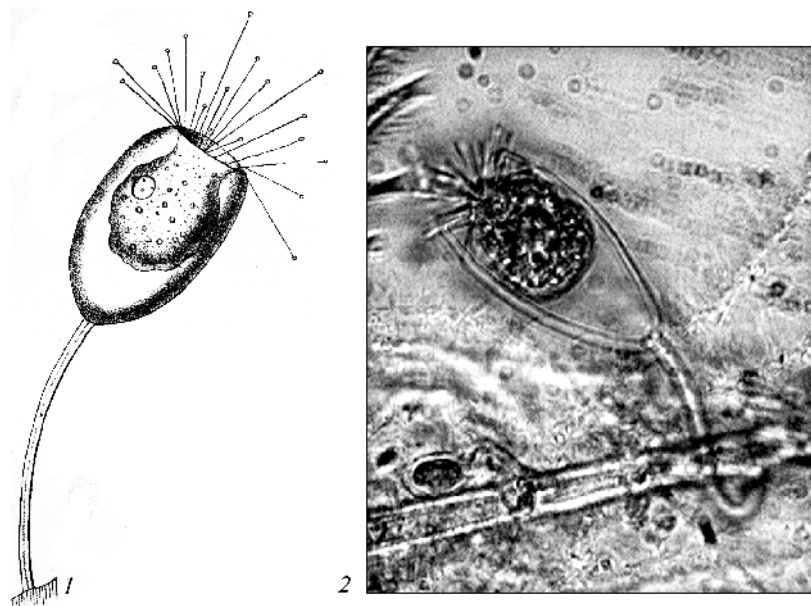


Рис. 36. *Paracineta livadiana* (Mereshkowsky, 1881):

1 — по С. Mereshkowsky, 1881; 2 — оригинал (×640)

Fig. 36. *Paracineta livadiana* (Mereshkowsky, 1881):

1 — after С. Mereshkowsky, 1881; 2 — original (×640)

Полиморфный вид. Длина стеблевидного выроста может варьировать, инверсия устья не всегда выражена, форма раковины также изменчива. С этим связана сложная номенклатурная история вида.

К. Курдс (Curds, 1987) в синонимах *Paracineta livadiana* указывает *Alderia pyriformis* Alder, 1851 и *Podophrya pyriformis* Pritchard, 1852. Однако на самом деле Дж. Алдер (Alder, 1851) привел рисунок и описание вида с гидроидов *Sertularia* sp., который морфологически близок к *P. livadiana*, без присвоения ему бинарного названия. А. Притчард (Pritchard, 1852) отнес все виды, описанные Дж. Алдером, к новому роду *Alderia*, при этом виду, близкому к парацинетам, он дал видовое название *Alderia ovata* Pritchard, 1852, а не *A. pyriformis*, как ошибочно указывал К. Курдс (последнее видовое название, как указано выше, относится к пресноводному представителю рода *Metacineta*). Т. Райт (Wright, 1858), в свою очередь, установил, что родовое название А. Притчарда является младшим омонимом, и переместил *A. ovata* в состав рода *Podophrya*.

Комбинации названий *Alderia ovata* Pritchard, 1852 и *Podophrya ovata* Wright, 1858 в качестве синонимов *Conchacineta ovata* (Pritchard, 1852) вместе с рисунком вида Дж. Алдера, авторство которого ошибочно приписывается А. Притчарду, приводятся в ревизии ацинетид (Curds, 1985a).

Однако нами считается, что указанный Дж. Алдером и А. Притчардом вид на самом деле является представителем рода *Paracineta*, впоследствии описанным К.С. Мережковским как *Acineta livadiana*.

После публикаций А. Притчарда и Т. Райта (Pritchard, 1852; Wright, 1858) вид *Alderia ovata* не упоминался, тогда как название *Paracineta livadiana* стало общеупотребимым, оно использовано более чем в 25 работах (Mereshkowsky, 1881; Gruber, 1884; Daday, 1886; Bütschli, 1889; Sand, 1901; Mayer, 1902; Совинский, 1904; Collin, 1911, 1912; Steuer, 1928; Kahl, 1934; Kudo, 1946; Hull, 1956; Гасовский, 1960; Янковский, 1978, 1981, 2007; Довгаль, 1988, 1996; Batisse, 1994; Aescht, 2001; Dovgal, 2002b; Fernandez-Leborans et al., 2002; Бошко, Довгаль, 2004; Alardo-Lubel et al., 2006; Moawad, 2010 и др.). Согласно ст. 23.9 Международного кодекса зоологической номенклатуры (Международный..., 2000), должно быть сохранено преобладающее употребление видового названия *livadiana* как *nomen protectum*.

А. Каль (1934) переописал вид, который Е. Дедеи (Daday, 1886) определил как *Acineta livadiana*, в качестве нового вида — *Paracineta dadayi* Kahl, 1934. К. Курдс, в свою очередь, переместил этот вид в состав рода *Flectacineta* Jankowski, 1978.

По нашим наблюдениям, различия между *Paracineta livadiana* и *P. dadayi* сводятся к разным очертаниям расширенной части стилотеки при виде сбоку и не выходят за рамки внутривидовой изменчивости. В связи с этим *P. dadayi* Kahl, 1934 syn. n. считается нами младшим синонимом *P. livadiana* (Mereshkowsky, 1881).

По материалу из Средиземного моря у побережья Египта (г. Порт-Саид) (Moawad, 2010) описаны 2 новых вида рода *Flectacineta*: *F. multimicronucleata* Moawad, 2010 и *F. amiconucleata* Moawad, 2010.

Диагностическим признаком *Flectacineta multimicronucleata*, по мнению его автора, является наличие более чем одного микронуклеуса. Однако следует отметить, что данная работа выполнена на крайне низком методическом уровне. В частности, плохое качество рисунков, фотографий и, вероятно, препаратов в данной статье заставляет усомниться в правильности определения числа генеративных ядер. Кроме того, ядерный аппарат пока недостаточно изучен у близких видов. Так, в диагнозах *Paracineta livadiana* сведения

о количестве микронуклеусов отсутствуют. В связи с этим *F. multimicronucleata* (Moawad, 2010) syn. n. считается нами младшим синонимом *P. livadiana* (Mereschkowsky, 1881).

В свою очередь, основным признаком, по которому, по мнению Т. Моавада (Moawad, 2010), *Flectacineta amiconucleata* отличается от *P. livadiana* и *F. multimicronucleata*, является отсутствие микронуклеуса.

Однако нам неизвестно существование природных популяций инфузорий, лишенных генеративных ядер. Подобные клоны, полученные искусственно в экспериментальных целях, удается некоторое время поддерживать только в лабораторных условиях. Вероятно, в данном случае также имеет место методическая ошибка при изготовлении препаратов.

Как и в предыдущем случае, признак наличия (отсутствия) и количества микронуклеусов считается нами весьма ненадежным и *Flectacineta amiconucleata* (Moawad, 2010) syn. n. признается младшим синонимом *P. livadiana* (Mereschkowsky, 1881).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан К.С. Мережковским (Mereschkowsky, 1881) с гидроидов *Sertularia* sp. из Черного моря у пгт Ливадия (г. Ялта) (типичное местонахождение). Также найден в Средиземном море и у Атлантического побережья США.

После К.С. Мережковского отмечен также Ю.И. Андрусовой (1886) в Керченской бухте и С.М. Переяславцевой (1886) в Черном море без указания точного местонахождения.

Нами вид найден на *Cladophora* sp., *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius, 1787) и нитчатых водорослях у побережья Черного моря на территории Карадагского природного заповедника, а также на *Cladophora* sp. у г. Севастополь (АР Крым).

3. *PARACINETA SAIFULAE* (MERESCHKOWSKY, 1877) (рис. 37)

— *saifulae* Mereschkowsky, 1877: 69 (*Acineta*); Kahl, 1934: 201 (*Paracineta*); Довгаль, 1996: 12; Dovgal, 2002b: 246; Янковский, 1981: 94 (*Miracineta*); *crenata* Fraipont, 1878b: 287 (*Acineta*) syn. n.; Collin, 1911: 468 (*Paracineta*); Collin, 1912: 405; Kahl, 1934: 201; Batisse, 1975b: 2122 (*Corynophrya*); Curds, 1987: 73 (*Actinocyathula*).

Суктории с вытянутым, несколько асимметричным телом, только нижняя половина которого покрыта раковиной. Раковина (стилотека) с конической, расширенной частью, переходящей в тонкий, длинный, стеблевидный вырост. Расширенная часть стилотеки с сильно утолщенными стенками, в результате чего образуется своеобразное «ложе», на котором расположено клеточное тело. Стилотека в верхней части имеет многочисленные поперечные складки. Длина стеблевидного выроста стилотеки в 3—4 раза превышает высоту ее расширенной части. Щупальца булабовидные, сократимые, равномерно распределены по апикальной поверхности тела. Макронуклеус сферический. Имеется одна сублатеральная сократительная вакуоль. Почкование полуциркумвагинативное. Перифитонный вид и комменсал морских беспозвоночных.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела (вместе со стилотекой) — 75—135, высота стилотеки — около 65, ширина стилотеки — до 27.

Х о з я е в а и с у б с т р а т ы. Морские водоросли, *Leptoscyphus grigorievi* Mereschkowsky, 1878, *Leuckartiara octona* (Fleming, 1823), *Eupagurus cuanensis* (Thompson et Bell, 1846), *Aphrodite aculeata* Linnaeus, 1761.

Вид независимо описан К.С. Мережковским (Mereschkowsky, 1877) из Белого моря под названием *Acineta saifulae* и Ж. Фрайпоном (Fraipont, 1878b) из Северного моря у г. Остенде (Бельгия) под названием *Acineta crenata*. В свою

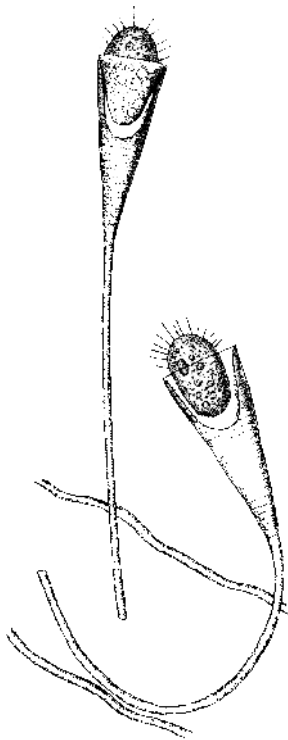


Рис. 37. *Paracineta saifulae* (Mereschkowsky, 1877) (по С. Мерешковскому, 1881)

Fig. 37. *Paracineta saifulae* (Mereschkowsky, 1877) (after С. Mereschkowsky, 1881)

очередь, К. Курдс (Curds, 1987) в ревизии парацинет поместил название К.С. Мерешковского (с датой опубликования — 1878 г.) в список младших синонимов *Actinocyathula crenata*, без анализа возможного приоритета видового названия К.С. Мерешковского.

Согласно принципу приоритета, *Acineta crenata* Fraipont, 1878 syn. n. считается нами младшим синонимом *Acineta saifulae* Mereschkowsky, 1877.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный вид. Отмечен в Белом море в Онежском заливе (типовое местонахождение), Северном и Средиземном морях, Атлантическом и Тихом океанах. В Черном море под названием *Paracineta crenata* найден у побережья Болгарии (Detcheva, 1992) и в окрестностях г. Геленджик (Жариков, 1980).

Для украинской акватории Черного моря впервые указан Г.Н. Гассовским (1916) под названием *Acineta crenata*.

2. Р О Д *LIMNORICUS* JANKOWSKI, 1981

Limnoricus Jankowski, 1981: 94; Aescht, 2001: 93; Dovgal, 2002b: 211; Янковский, 2007: 699; Довгаль, Лозовский, 2008: 169; Dovgal et al., 2008: 383; Lynn, 2008: 390; *Deltacineta* Янковский, 1981: 96; 2007: 699.

Суктории, наружный скелет которых представляет собой тектиновую уплощенную раковину-стилотеку с узким щелевидным устьем. Переход между собственно стилотекой и псевдостилом либо четко выражен, либо стилотека постепенно сужается по направлению к субстрату. Тело латерально сплющенное. Щупальца булабовидные, сократимые, собраны в один или несколько рядов на апикальной поверхности клеточного тела. Макронуклеус овальный, медиальный. Почкование полуциркумвагинативное. Комменсалы морских беспозвоночных.

Типовой вид рода — *Limnoricus ceter* Jankowski, 1981 (обозначен автором).

В фауне Украины 1 вид — *Limnoricus ponticus* Dovgal et Lozowskiy, 2008.

Новый род *Limnoricus* Jankowski, 1981 предложен А.В. Янковским (1981) для парацинетид с уплощенной стилотекой, щупальцами, расположенными одним рядом, и длинным стеблевидным выростом. В этой же работе (Янковский, 1981) описан новый род *Deltacineta* Jankowski, 1981 для парацинетид с латерально сплющенной стилотекой трапециевидной формы и коротким стеблевидным выростом. Типовой вид рода — *Deltacineta seticola* Jankowski, 1981. Позднее А.В. Янковский (2007) уточнил диагноз рода, указав, что у типового вида щупальца собраны не в один, а в несколько рядов.

По нашему мнению, форма стилотеки, длина ее выроста, а также количество рядов или пучков щупалец являются только степенями выраженности признака и не могут использоваться для характеристики рода.

В связи с этим название *Deltacineta* считается нами младшим синонимом названия *Limnoricus* (Dovgal, 2002b).

1. *LIMNORICUS PONTICUS* DOVGAL ET LOZOWSKIY, 2008
(рис. 38)

— *ponticus* Dovgal et Lozowskiy, 2008: 168; Dovgal et al., 2008b: 382.

Тело трапециевидной формы, латерально сплющенное, полностью погружено в стилотеку, соединяясь с ней в зоне устья. Стилотека тонкая, латерально сплющенная, переход между собственно раковиной и ее стеблевидным выростом не выражен. Стеблевидный вырост длинный, изогнутый, с многочисленными складками, его диаметр равномерно уменьшается по направлению к месту прикрепления к субстрату. Щупальца булавовидные, короткие, сократимые, собраны в несколько рядов на апикальной поверхности клеточного тела. Макронуклеус округлый, центральный. Почкование полуциркумвагинативное. Комменсал морских беспозвоночных.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 47—49, ширина тела в средней части — 22—30, ширина тела в верхней части — 24—40, диаметр макронуклеуса — 13—16, длина стеблевидного выроста стилотеки — 56—115.

Гапантотип № 297 хранится в коллекции отдела фауны и систематики беспозвоночных Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины.

Х о з я е в а. *Tisbe* sp. — типовой хозяин, *Pycnophyses* sp.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Черное море, окрестности г. Севастополь (типичное местонахождение). Также найден на киноринхах *Pycnophyses* sp. в Аравийском море у западного побережья Индии в окрестностях г. Ратнагири (Dovgal et al., 2008b).

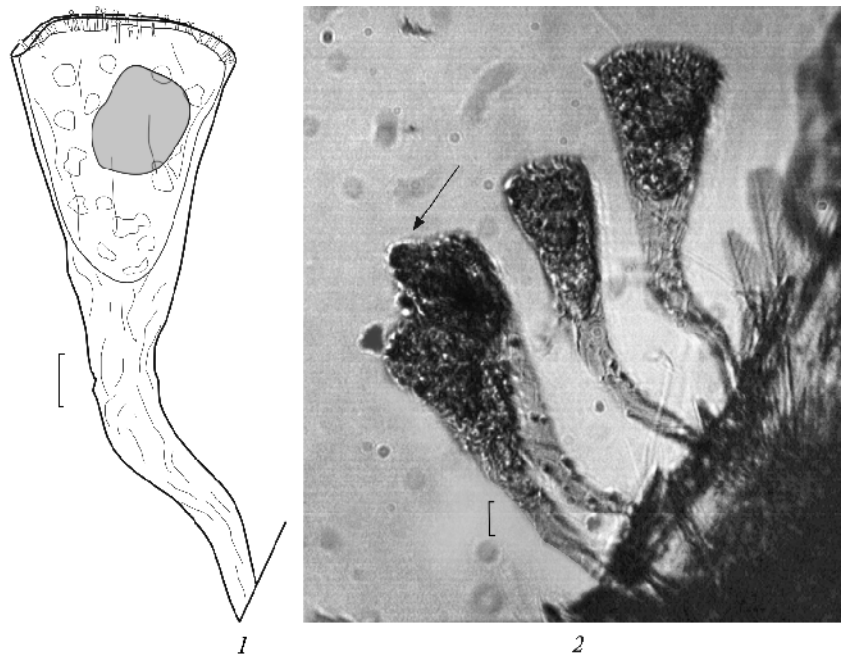


Рис. 38. *Limnoricus ponticus* Dovgal et Lozowskiy, 2008 (масштаб 10 мкм):
1 — трофант; 2 — микрофотография 4-х особей на цефалотораксе хозяина (стрелкой обозначена почкующаяся особь)

Fig. 38. *Limnoricus ponticus* Dovgal et Lozowskiy, 2008 (scale bar 10 μ m):
1 — trophont; 2 — photomicrograph of four individuals on the host cephalothorax (the budding individual is marked by arrow)

III. СЕМЕЙСТВО PRAETHECACINETIDAE DOVGAL, 1996

Praethecacinetidae Dovgal, 1996: 11; Dovgal, 2002b: 247; Янковский, 2007: 682; Lynn, 2008: 391.

Суктории с грушевидным или мешковидным телом, прикрепленным к раковине в нижней части. Раковина тектиновая. Щупальца булавовидные, собраны в один апикальный пучок. Почкование моноэкзогеммией. Положение протомита латеральное. Томиты ресничные. Семейство включает один род (типовой) — *Praethecacineta* Matthes, 1956.

1. РОД *PRAETHECACINETA* MATTHES, 1956

Praethecacineta Matthes, 1956: 521; Янковский, 1981: 91; Довгаль, 1996: 11; Aescht, 2001: 130; Dovgal, 2002b: 247; Янковский, 2007: 682; Lynn, 2008: 391; *Lissacineta* Янковский, 1981: 91.

Тело мешковидное, прикреплено к нижней части раковины (стилотеки). Булавовидные щупальца собраны в апикальный пучок. Макронуклеус эллипсоидный. Почкование семициркумвагинативное с формированием одной, снабженной продольными рядами ресничек бродяжки, расположенной латерально.

По Э. Эшт (Aescht, 2001), типовой вид рода — *Acineta inclusa* Meunier, 1910, обозначен Д. Маттесом (Matthes, 1956). В нашей сводке в качестве типового вида указан *Thecacineta halacari* Schultz, 1933. А.В. Янковский (2007) уточнил, что при описании нового вида *T. halacari* Е. Шульц (Schultz, 1933) отождествил со своим видом вид, который С. Донс (Dons, 1927) неправильно определил как *Thecacineta inclusa*. В связи с этим А.В. Янковский также считал *T. halacari* типовым видом рода.

Согласно ст. 69.2.4 Международного кодекса зоологической номенклатуры (Международный..., 2000), обозначение как типового вида с определенно ошибочной идентификацией является обозначением таксономического названия вида, который на самом деле подразумевался. Другими словами, типовой вид рода — *Thecacineta halacari*, приведенный в нашей работе (Dovgal, 2002b) и работе А.В. Янковского (2007).

1. *PRAETHECACINETA HALACARI* (SCHULTZ, 1933) (рис. 39)

— *halacari* Schultz, 1933: 327 (*Thecacineta*); Kahl, 1934: 213; Precht, 1935: 424; Matthes, 1956: 521 (*Praethecacineta*); Jankowski, 1981: 91; Довгаль, 1996: 11; Dovgal, 2002b: 247; Dovgal et al., 2008a: 61; *allgeni* Янковский, 1981: 91 (*Lissacineta*); Dovgal, 2002b: 250 (*Thecacineta*).

Тело мешковидное, слабо латерально сплющенное, несколько расширяется к месту прикрепления к раковине. Прикрепление к раковине (стилотеке) осуществляется базальной частью тела, которое полностью заполняет раковину, частично выступая за ее устье. Стилотека гладкая, без поперечных ребер или складок. Щупальца булавовидные, собраны в один пучок на верхней поверхности тела. Макронуклеус сферический, расположен в нижней части тела. Сократительная вакуоль одна. Почкование семициркумвагинативное с формированием крупного латерального протомита. Бродяжка ресничная. Комменсал морских клещей-галакарид.

Размеры (мкм): высота раковины — 31–110, ширина раковины — 18–55, длина стеблевидного выроста стилотеки — 3–110.

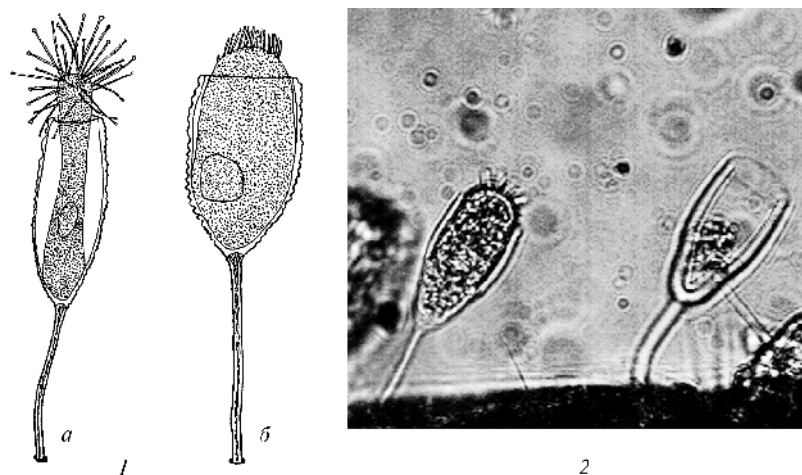


Рис. 39. *Praethecacineta halacari* (Schultz, 1933) (оригинал; $\times 640$):
1 — трофонт (*a* — вид сбоку; *b* — вид спереди) (по E. Schultz, 1933); 2 — два трофонта на идиосоме галакаридного клеща

Fig. 39. *Praethecacineta halacari* (Schultz, 1933) (original; $\times 640$):
1 — trophonts (*a* — lateral view; *b* — frontal view) (after E. Schultz, 1933); 2 — pair of trophonts at halacarid mite idiosome

Х о з я е в а. Клещи родов *Copidognathus* Trouessart, 1888, *Caspihalacarus* Viets, 1928.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный вид. Описан с галакарида, собранных у Тромсё (Норвегия) (типичное местонахождение). Впоследствии неоднократно отмечен в Северном, Черном и Каспийском морях, у Атлантического побережья Бразилии (Dovgal et al., 2008a) и Канады, в Тихом океане у о-ва Тайвань, а также в Индийском океане у побережья Танзании (Dovgal et al., 2009b).

В украинской акватории Черного моря впервые найден на *Copidognathus brachystomus* Viets, 1940 с побережья у Карадагского природного заповедника (Бошко, Довгаль, 2004), позднее обнаружен на клеще-галакариде с побережья у заповедника «Мыс Мартьян» у пос. Никита Ялтинского р-на АР Крым (Гельмбольдт, Довгаль, 2005).

IV. С Е М Е Й С Т В О MANUELOPHRYIDAE DOVGAL, 2002

Manuelophryidae Dovgal, 2002b: 240; Янковский, 2007: 702; Lynn, 2008: 390; Pseudogemmidae Довгаль, 1996: 13 (part.).

Суктории-эктопаразиты инфузорий, прикрепляющиеся к клетке хозяина с помощью единственного палочковидного щупальца или к стебельку хозяина выростом раковины. Имеются раковинные и безраковинные формы. Раковина (если она есть) типа стилотеки. Тело округлое или мешковидное. Макронуклеус сферический. Почкование семициркумвагинативное с формированием единственного томита. У раковинных форм протомит латеральный.

Типовой род — *Manuelophrya* Matthes et al., 1988.

Таблица для определения родов семейства Manuelophryidae

- 1 (4). Раковина (стилотека) имеется.
 2 (3). Прикрепление к клеточному телу хозяина только щупальцем . . .
 3. *Pseudogemmides* Kormos.
 3 (2). Прикрепление к клеточному телу хозяина щупальцем, к стебельку
 хозяина стеблевидным выростом стилотеки . . . 2. *Mistarcon* Jank.
 4 (1). Раковина отсутствует. Прикрепление к телу хозяина щупальцем .
 1. *Manuelophrya* Matth.

1. РОД MANUELOPHRYA MATTHES ET AL., 1988

Manuelophrya Matthes et al., 1988: 186; Янковский, 1997: 324; 2007: 702; Aescht, 2001: 96; Dovgal, 2002b: 213; Lynn, 2008: 390; *Pseudogemma* Довгаль, 1991: 55; 1996: 13.

Суктории со сферическим телом. Прикрепление к телу хозяина с помощью единственного палочковидного щупальца. Раковина отсутствует. Макронуклеус округлый. Размножение семициркумвагинативным почкованием с формированием единственной бродяжки. Эктопаразиты перитрих.

Типовой вид рода — *Pottsiocles hannaе* Guhl, 1985, обозначен А.В. Янковским (1997). По Э. Эшт (Aescht, 2001), автор рода А.В. Янковский (1997), поскольку он установил типовой вид.

1. MANUELOPHRYA HANNAE (GUHL, 1985) (рис. 40)

— *hannaе* Guhl, 1985: 219 (*Pottsiocles*); Matthes et al., 1988: 187 (*Manuelophrya*); Янковский, 1992: 171; 1997: 324; Dovgal, 2002b: 213; Довгаль, 1991: 55 (*Pseudogemma*); Довгаль, 1996: 13.

Тело сферическое, с единственным щупальцем, которым инфузория прикрепляется к клеточному телу хозяина. Раковина отсутствует. Макронуклеус сферический, центральный. Две сократительные вакуоли расположены на противоположной щупальцу стороне тела. Бродяжка грушевидная, с двумя сократительными вакуолями, тремя смещенными к передней части тела кинетами и зачатком щупальца.

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 30—35, длина щупальца — 15—20, диаметр макронуклеуса — 8—12.

Х о з я е в а. *Haplocaulus walteri* Guhl, 1985, *Opercularia protecta* Penard, 1921, *Carchesium* sp.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид редкий, его находок немного. Описан из водоемов Германии (Guhl, 1985). Также отмечен в Мексике (Mariño-Pérez et al., 2011a).

В Украине вид найден нами на *Opercularia protecta* Penard, 1921 из пруда в Феофании в окрестностях г. Киев и на *Carchesium* sp. в р. Северский Донец у с. Гиниевка Харьковской обл.

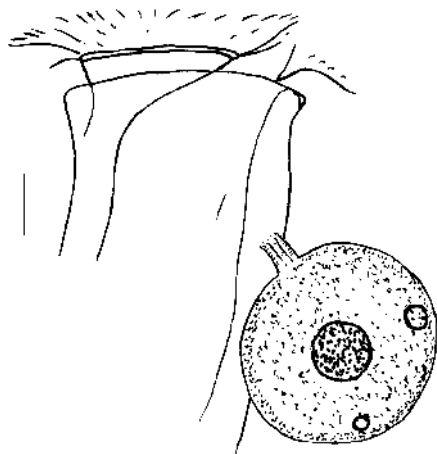


Рис. 40. *Manuelophrya hannaе* (Guhl, 1985) (оригинал; масштаб 10 мкм)

Fig. 40. *Manuelophrya hannaе* (Guhl, 1985) (original; scale bar 10 μm)

2. Р О Д *MISTARCON* JANKOWSKI, 1997

Mistarcon Jankowski, 1997: 321; Янковский, 1986а: 85; 1992: 171; Aesch, 2001: 102; Dovgal, 2002b: 247; Янковский, 2007: 702; Lynn, 2008: 390; *Pottsia* Nozawa, 1939: 58; *Pottsiocles* Corliss, 1960: 276 (part.); *Pseudogemmides* Довгаль, 1991: 56; 1996: 14.

Суктории с округлым клеточным телом. Имеется раковина типа стилотеки. Щупальце одно, короткое, палочковидное. Прикрепление к телу хозяина щупальцем, к вершине стебелька хозяина — коротким стеблевидным выростом стилотеки. Почкование семициркумвагинативное, по А.В. Янковскому (2007), анизотомией. Типовой вид рода — *Pottsia parasitica* Nozawa, 1939, выделен А.В. Янковским (1997).

Первоначально род был предложен А.В. Янковским (1986а) в тезисах, поэтому датой опубликования родового названия следует считать время публикации статьи (Янковский, 1997), в которой приведен краткий диагноз и типовой вид рода.

1. *MISTARCON PARASITICUS* (NOZAWA, 1939) (рис. 41)

— *parasitica* Nozawa, 1939: 58 (*Pottsia*); *parasiticus* Corliss, 1960: 276 (*Pottsiocles*); *parasitica* Matthes et al., 1988: 187 (*Manuelophrya*); *parasiticus* Довгаль, 1991: 55 (*Pseudogemmides*); Довгаль, 1996: 13; Янковский, 1986а: 85 (*Mistarcon*); Янковский, 1997: 321; Dovgal, 2002b: 213; Янковский, 2007: 702.

Суктории со сферическим или овальным клеточным телом, которое прикреплено к телу хозяина щупальцем, к вершине стебелька хозяина — коротким стеблевидным выростом стилотеки. Щупальце одно, короткое, палочковидное, с хорошо заметной аксонемой, расширенной к дистальному концу. Макронуклеус эллипсоидный, относительно крупный. Сократительная вакуоль одна, мелкая, расположена на противоположной щупальцу стороне тела. Почкование семициркумвагинативное (Nozawa, 1939), по А.В. Янковскому (1997, 2007), наружной апикальной анизотомией. Эктопаразиты перитрих.

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 16—35 (Янковский, 1997), длина щупальца — 8—9, диаметр щупальца — 3—4, диаметр макронуклеуса — 9—13.

Х о з я е в а. *Zoothamnium* sp., *Epistylis plicatilis* Ehrenberg, 1832, *E. niagarae* Kellicott, 1883, *Vorticella convallaria* (Linnaeus, 1758).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Редкий вид. Описан из оз. Бива (Япония) с *Zoothamnium* sp. (Nozawa, 1939), также найден А.В. Янковским (2007) в устье р. Селенга (Россия).

Нами вид обнаружен в Украине на *Vorticella convallaria* из пруда в Феофании в окрестностях г. Киев.

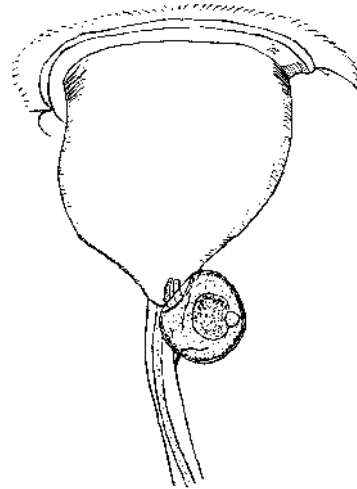


Рис. 41. *Mistarcon parasiticus* (Nozawa, 1939) (оригинал; $\times 640$)

Fig. 41. *Mistarcon parasiticus* (Nozawa, 1939) (original; $\times 640$)

3. Р О Д *PSEUDOGEMMIDES* KORMOS, 1935

Pseudogemmides Kormos, 1935b: 523; Довгаль, 1996: 13; Aeschl, 2001: 136; Dovgal, 2002b: 213; Lynn, 2008: 390; *Urnulla* Kormos, Kormos, 1958: 165; Янковский, 2007: 694.

Суктории со сферическим клеточным телом и очень коротким, палочковидным щупальцем, с помощью которого осуществляется прикрепление к телу хозяина, при этом оно часто погружено в клетку хозяина. Тело покрыто раковиной, лишенной стебелька или стеблевидного выроста. Макронуклеус округлый. Почкование семициркумвагинативное с образованием одной бродяжки.

Типовой вид рода — *Pseudogemmides globosa* Kormos, 1935 (по монотипии).

Род *Pseudogemmides* предложен для обнаруженного Й. Кормошем вида, который отличался от морфологически близких представителей рода *Pseudogemma* способом почкования — семициркумвагинативной экзогеммией, а не эндогеммией. Однако впоследствии Йожеф и Катарина Кормош (Kormos, Kormos, 1958) посчитали, что представители этого рода не отличаются от экзогеммин рода *Urnulla*, и предложили свести название Й. Кормоша (и *Pseudogemma* Collin, 1909) в синонимы последнего рода.

Д. Маттес и соавт. (Matthes et al., 1988) и А.В. Янковский (2007) приняли это решение Кормошей. В частности, А.В. Янковский дает достаточно противоречивый диагноз рода *Pseudogemmides*, в начале которого указывает, что *P. globosa* «... высасывает цитоплазму короткой полой ножкой, принятой за широкое щупальце», а далее: «Фактически это плохо описанная урнула — паразиты, частые на сукториях; не были замечены щели раковины и апикальное щупальце» (Янковский, 2007, с. 694).

На самом деле представителей *Pseudogemmides* и *Pseudogemma* возможно отличить от *Urnulla* по прикреплению к телу хозяина щупальцем у представителей первых двух родов и псевдостилом у последнего.

Следует отметить, что Йожеф и Катарина Кормош (Kormos, Kormos, 1958) указывают на необходимость дополнительных исследований паразитических сукторий и приводят свои наблюдения только для *Urnulla turpissima* Kormos, 1958. По нашему мнению, также целесообразно провести дополнительные исследования морфологии и способов почкования представителей морфологически сходных родов сукторий, что позволит решить вопрос о валидности рода *Pseudogemmides*.

Пока род *Pseudogemmides* и его позиция в составе семейства Manuelphroridae признаются нами (Dovgal, 2002b).

1. *PSEUDOGEMMIDES GLOBOSA* KORMOS, 1935 (рис. 42)

— *globosa* Kormos, 1935b: 523 (*Pseudogemmides*); Довгаль, 1996: 14; Dovgal, 2002b: 213; Matthes et al., 1988: 201 (*Urnulla*); Янковский, 2007: 694.

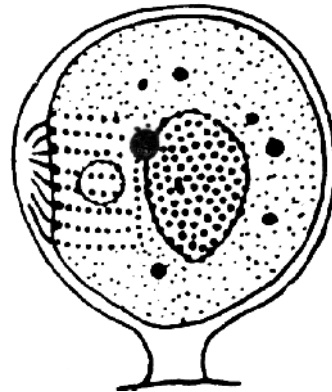
Суктории со сферическим, покрытым раковиной телом. Раковина типа стилотеки, без стеблевидного выроста. Имеется одно палочковидное щупальце, с помощью которого паразит прикрепляется к апикальной поверхности клеточного тела хозяина. Макронуклеус округлый. Почкование семициркумвагинативное с образованием одной латеральной бродяжки с многочисленными поперечными кинетами (см. рис. 5, 46). Эктопаразиты сукторий-периацинетид.

Р а з м е р ы (мкм): высота тела — 20—35.

Х о з я е в а. *Kormosia linguifera* (Claparede et Lachmann, 1859), *Periacineta buckei* (Kent, 1882), *P. striata* Dovgal, 1993.

Рис. 42. *Pseudogemmides globosa* Kormos, 1935 (по J. Kormos, 1935)

Fig. 42. *Pseudogemmides globosa* Kormos, 1935 (after J. Kormos, 1935)



Р а с п р о с т р а н е н и е. Редкий вид. Описан из водоемов Венгрии.

Нами найден в Украине на *Periacineta busckei* в пойменном озере у р. Припять возле с. Любязь Волынской обл. и на *P. striata* в лесном болоте у с. Малая Уголька Тячевского р-на Закарпатской обл.

III. О Т Р Я Д Е PHELOTIDA RAABE, 1964

Ephelotida Raabe, 1964: 222; Янковский, 1973б: 173; Довгаль, 1996: 9, 13; Dovgal, 2002b: 247; Янковский, 2007: 703; Ephelotina Batisse, 1975a: 1798; Ophryoccephalida Янковский, 1978: 493.

Суктории с мешковидным или округлым клеточным телом, обычно стебельчатые. Характерная особенность большинства представителей отряда — наличие двух типов щупалец: коротких, булавовидных высасывательных и длинных, подвижных ловчих, лишенных головки, с гаптоцистами, которые собраны в группы по всей длине щупальца. У паразитических и комменсальных форм ловчие щупальца могут отсутствовать. Макронуклеус разветвленный, короновидный, с отростками, идущими вверх и вниз от экваториальной кольцевой части, его верхние выросты служат опорой для базальной части аксонемы ловчего щупальца. Размножение полиэзогеммией. Морские и солоноватоводные виды. В составе отряда одно семейство — Ephelotidae Kent, 1882.

I. С Е М Е Й С Т В О E P H E L O T I D A E K E N T , 1 8 8 1

Ephelotidae Kent, 1881: 846; Collin, 1912: 411; Kahl, 1934: 202; Янковский, 1973в: 173; Batisse, 1975b: 2121; Yagiu, 1980: 2; Янковский, 1981: 97; Довгаль, 1996: 13; Dovgal, 2002b: 247; Янковский, 2007: 703; Lynn, 2008: 389; Ophryoccephalidae Jankowski, 1978: 493; Tunicophryidae Янковский, 1978: 493.

С признаками отряда. Типовой род — *Ephelota* Wright, 1858. В фауне Украины представлен только типовой род.

1. Р О Д E P H E L O T A W R I G H T , 1 8 5 8

Ephelota Wright, 1858: 280; Collin, 1912: 411; Kahl, 1934: 203; Yagiu, 1980: 2; Довгаль, 1996: 13; Aescht, 2001: 67; Dovgal, 2002b: 247; Янковский, 2007: 703; Lynn, 2008: 389; *Alderia* Pritchard, 1852: 558 (part.); Янковский, 2007: 705; *Podophrya* Hertwig, 1876: 24 (part.); *Hemiophrya* Kent, 1881: 822; *Sargassephelota* Янковский, 1981: 97; *Discephelota* Янковский, 1981: 97.

Суктории с мешковидным или округлым клеточным телом. Стебелек хорошо развит. Щупальца двух типов: короткие, булавовидные высасывательные и длинные, подвижные ловчие. Макронуклеус разветвленный, короновидный. Размножение полиэзогеммией с одновременным формированием нескольких крупных апикальных бродяжек. Морские и солоноватоводные виды.

Типовой вид рода — *Podophrya gemmipara* Hertwig, 1876 (обозначен нами, Dovgal, 2002b) *nomen protectum*, младший синоним *Alderia apiculosa* Pritchard, 1852 *nomen oblitum*.

Родовое название *Ephelota* Wright, 1858 предложено Т. Райтом (Wright, 1858) в качестве замещающего для *Alderia* Pritchard, 1852 для видов с характерными подвижными «заостренными» щупальцами. Это родовое название А. Притчард (Pritchard, 1852) присвоил 3 видам сукторий с апикальными щупальцами, не собранными в пучки, которые были описаны Дж. Алдером (Alder, 1851) без присвоения научного названия (сейчас данные виды относятся к разным отрядам сукторий-экзогеней). Однако, как указал Т. Райт (Wright, 1858), родовое название *Alderia* уже было ранее преоккупировано. Т. Райт включил в состав рода *Ephelota* первый упомянутый вид А. Притчарда в комбинации названий *Ephelota apiculosa* (Pritchard, 1852), а также свой новый вид *E. coronata* Wright, 1858.

Э. Эшт (Aesch, 2001) указывала на то, что для рода *Ephelota* не зафиксирован типовой вид.

Однако В.С. Кент (Kent, 1881) в диагнозе рода *Ephelota* отмечает в качестве типового вид *E. apiculosa*, как первый упомянутый в работе Т. Райта (Wright, 1858). А.В. Янковский (2007) указывает на сходство *A. apiculosa* и *E. gemmipara*, а также на то, что последнее название было приведено нами (Dovgal, 2002b) в качестве названия типового вида рода *Ephelota*.

Alderia apiculosa Pritchard, 1852 считается нами старшим синонимом *Ephelota gemmipara*.

В.С. Кент (Kent, 1881) выделил вид *Podophrya gemmipara* вместе с некоторыми другими видами в новый род *Hemioophrya* Kent, 1881, основным признаком которого он считал наличие щупалец двух типов: высасывательных и ловчих. Однако, как указал Б. Колла (Collin, 1912), *Hemioophrya* является младшим синонимом *Ephelota*.

А.В. Янковский (2007) уточнил, что В.С. Кент (Kent, 1881) привел описание рода *Hemioophrya* без фиксации типового вида, в качестве которого первый автор указал *Hemioophrya gemmipara* и также привел название *Hemioophrya* в синонимах *Ephelota*.

Таблица для определения видов рода *Ephelota*

- | | |
|--------|---|
| 1 (4). | Ловчие щупальца расположены только на апикальной поверхности тела. |
| 2 (3). | Стебелек с мелкими поперечными складками, его максимальный диаметр меньше ширины тела. Тело несколько расширенное кверху 1. <i>E. gemmipara</i> (Hertw.). |
| 3 (2). | Стебелек гладкий, без складок, его максимальный диаметр равен ширине тела. Тело цилиндрическое 2. <i>E. coronata</i> Wright. |
| 4 (1). | Ловчие щупальца расположены по всей поверхности клеточного тела. |
| 5 (6). | Стебелек поперечно исчерчен. Длина ловчих щупалец не превышает диаметр тела 3. <i>E. crustaceorum</i> (Haller). |
| 6 (5). | Стебелек продольно исчерчен. Длина ловчих щупалец превышает ширину тела 4. <i>E. dalielly</i> (Holt). |

1. *EPHELOTA GEMMIPARA* (HERTWIG, 1876) (рис. 43)

— *gemmipara* Hertwig, 1876: 24 (*Podophrya*); Kent, 1881: 823 (*Hemiophrya*); Sand, 1895: 195 (*Dendrophrya*); Bütschli, 1889: 1846 (*Ephelota*); Collin, 1912: 412; Kahl, 1934: 203; Довгаль, 1996: 13; Dovgal, 2002b: 247; Янковский, 2007: 703; Chen et al., 2008: 114; *apiculosa* Pritchard, 1852: 558 (*Alderia*); Bütschli, 1889: 1868; Wright, 1858: 280 (*Ephelota*); *pusilla* Koch, 1876: 4 (*Podophrya*); Kent, 1881: 826 (*Hemiophrya*); *benedeni* Fraipont, 1878a: 264 (*Podophrya*); *microsoma* Maupas, 1881: 325 (*Hemiophrya*); *crustaceorum* Yagiu, 1980: 5 (*Ephelota*) syn. n.

Суктории с массивным, мешковидным, реже — округлым телом, несколько расширенным кверху, с уплощенной апикальной поверхностью. На апикальной поверхности тела расположены щупальца двух типов, при этом ловчие по длине примерно равны высоте тела. Макронуклеус короновидный, в виде кольца с верхними и нижними отростками. Стебелек очень длинный, плотный, несколько расширен кверху, часто с мелкими поперечными складками, иногда гладкий. Бродяжка в форме уплощенного эллипсоида с подковообразным макронуклеусом, на ее слабоогнутой внутренней стороне расположены 22—33 периферических кинет, образующих подковообразное ресничное поле и 10—20 фрагментарных кинет (см. рис. 4, 1). Трофонты способны к инцистированию. Циста гиалиновая, сферическая, прикреплена к стебельку трофонта. Конъюгация изогамная, но один из конъюгантов обычно меньше другого, может отрываться от стебелька и, вероятно, гибнет. Обитатель морского перифитона, неспецифичный обрастатель водорослей, гидроидов и мшанок.

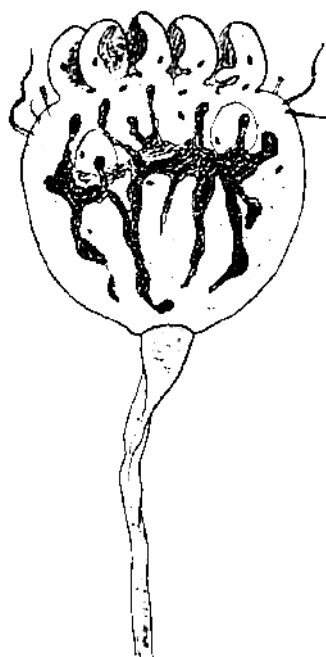
Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 100—400, ширина тела — 100—300, длина стебелька — 300—1600, ширина стебелька — 50 (Yagiu, 1980), длина высасывательных щупалец — 20 (Yagiu, 1980), диаметр — 4, диаметр ловчих щупалец — около 5.

Первый диагноз и рисунок вида опубликованы в статье Дж. Алдера (Alder, 1851), однако виду не было присвоено научное название. В связи с этим А. Притчард (Pritchard, 1852) по данным Дж. Алдера приводит диагноз и относит его к новому роду *Alderia* Pritchard, 1852 и новому виду *A. apiculosa* Pritchard, 1852. Однако, как указал Т. Райт (Wright, 1858), родовое название *Alderia* уже было ранее преоккупировано. В связи с этим Т. Райт предложил замещающее родовое название — *Ephelota* Wright, 1858, включив в состав нового рода вид А. Притчарда в комбинации названий *E. apiculosa*.

О. Бючли (Bütschli, 1889) указывал на вероятную идентичность *Alderia apiculosa* и *Ephelota gemmipara*. А.В. Янковский (2007) в комментарии о статусе рода *Alderia* подтверждает это сходство, отмечая, что в современных списках сукторий название вида А. Притчарда не встречается, но не предлагает номенклатурных решений по этому поводу.

Рис. 43. *Ephelota gemmipara* (Hertwig, 1876) (по В. Collin, 1912; ×380)

Fig. 43. *Ephelota gemmipara* (Hertwig, 1876) (after В. Collin, 1912; ×380)



Действительно, впоследствии вид *Ephelota apiculosa* неоднократно описывался разными авторами в различных комбинациях названий. В монографии Б. Колла (Collin, 1912) это название провизорно упоминается в списке синонимов *Ephelota gemmipara* (Hertwig, 1876) в комбинации *Ephelota apiculosa* (Wright, 1858). В определителе морских сукторий А. Каля (Kahl, 1934) вместо названия А. Притчарда использовано название младшего синонима *E. gemmipara*. Это видовое название стало общеупотребляемым, оно использовано более чем в 25 работах (Hertwig, 1876; Kent, 1881; Кеппен, 1888a; Bütschli, 1889; Sand, 1895, 1901; Collin, 1912; Kahl, 1934; Kudo, 1946; Guilcher, 1951; Raabe, 1964; Grell, 1967; Парталы, 1978, 1979, 1980; Yagiu, 1980; Янковский, 1981, 2007; Grell, Meister, 1984; Довгаль, 1988, 1996; Batische, 1994; Dovgal, 2002b; Chen et al., 2008 и др.; Lynn, 2008), а видовое название *apiculosa* не употреблялось более 100 лет. Согласно ст. 23.9 Международного кодекса зоологической номенклатуры (Международный..., 2000), должно быть сохранено преобладающее употребление видового названия *gemmipara* как *nomen protectum*.

По нашему мнению, вид, который найден на *Eudendrium tenellum* Allman, 1877 у побережья Японии и определен (Yagiu, 1980) как *Ephelota crustaceorum* (Haller, 1878), по совокупности признаков (расположение ловчих щупалец на апикальной поверхности тела, стебелек слабо расширенный кверху, относительно узкий, поперечно исчерченный) не соответствует указанному виду и не отличается от *Ephelota gemmipara*. В связи с этим название *E. crustaceorum* sensu Yagiu, 1980 приводится нами в качестве младшего синонима *E. gemmipara*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный морской и солоноватоводный вид. Под названием *Podophrya gemmipara* описан с побережья о-ва Гельголанд (Германия) (типичное местонахождение), отмечен также в Средиземном, Белом и Черном морях, Мексиканском заливе, у побережья Японии.

Для фауны Украины впервые упоминается Н.А. Кеппеном (1888a) без указания местонахождения. Найден Е.М. Парталы (1978, 1979, 1980) на стеклах обрастания и на *Perigonimus megas* Kinne, 1956 в Азовском море у г. Мариуполь.

Нами вид найден на стеклах обрастания в Молочном лимане Азовского моря.

2. EPHELOTA CORONATA WRIGHT, 1858 (рис. 44)

— *coronata* Wright, 1858: 280 (*Ephelota*); Collin, 1912: 413.

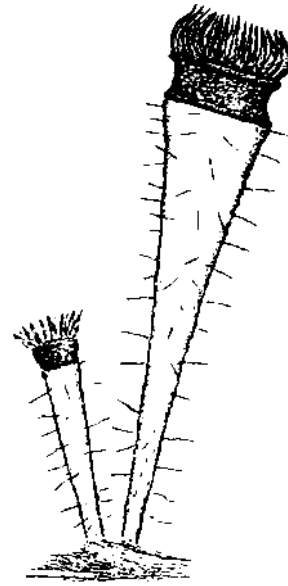
Тело в виде короткого цилиндра, несколько расширенного в верхней и нижней частях. На уплощенной апикальной поверхности тела расположены плотные заостренные подвижные ловчие щупальца, которые не сокращаются при фиксации. Макронуклеус подковообразный с множеством ответвлений, заполняет почти все клеточное тело. Микронуклеусы многочисленные. Стебелек бесцветный, студенистый, без крупных складок или ребер, его ширина равна ширине тела в зоне соединения, затем он постепенно сужается, так что имеет форму вытянутого конуса. Почкование полиэкзогеммией с образованием от 4—7 (у небольших особей) до 10—100 (у крупных особей) бродяжек. Бродяжка эллипсоидная, с округлым макронуклеусом и 18 рядами ресничек. Циста эллипсоидная.

Рис. 44. *Ephelota coronata* Wright, 1858 (по Т. Райту, 1858)

Fig. 44. *Ephelota coronata* Wright, 1858 (after T. Wright, 1858)

Размеры (мкм): высота тела — 40—420, ширина тела — 50—200, длина стебелька — 50—1300, длина ловчих щупалец — 50—450, длина высасывательных щупалец — 15—40, размер цисты — 35 × 70.

Вид описан и проиллюстрирован Т. Райтом (Wright, 1858) по особям, которых он наблюдал на раковине моллюска, где обитал рак-отшельник. В монографии Б. Колла (Collin, 1912) данное видовое название упоминается без диагноза в валидных видах с сохранением авторства Т. Райта. Также указывается, что этот вид находили другие авторы. В.С. Кент (Kent, 1881, с. 246) во втором томе своей монографии приводит диагноз *Ephelota coronata* с указанием авторства Т. Райта, при этом, однако, отмечает сократимость ловчих щупалец и продольную исчерченность стебелька. На оригинальных рисунках В.С. Кента изображен вид, также не соответствующий по своей морфологии диагнозу и рисунку Т. Райта.



В определителе морских сукторий А. Каля (Kahl, 1934) название этого вида указывается уже с авторством В.С. Кента как *Ephelota coronata* Kent, 1881 nec Wright, 1858, приводится один из рисунков В.С. Кента, а диагноз соответствует виду, изображенному на этом рисунке.

Действительно, данные виды существенно различаются. Так, вид, описанный Т. Райтом, имеет широкое клеточное тело и широкий, гладкий, студенистый стебелек в виде удлиненного перевернутого конуса, ширина апикальной части которого равна ширине тела. Ловчие и высасывательные щупальца расположены только на уплощенной апикальной поверхности клетки. В свою очередь, вид, который определен В.С. Кентом как *Ephelota coronata*, имеет относительно неширокий стебелек, равномерно расширяющийся к месту соединения со сферическим или мешковидным клеточным телом, высасывательные щупальца, расположенные на округлой апикальной поверхности тела, очень длинные, сократимые ловчие щупальца, расположенные по всей поверхности тела.

Таким образом, в работе В.С. Кента описан другой вид рода *Ephelota*, видовое название *coronata* Kent, 1881, использованное А. Калем (Kahl, 1934), является первичным омонимом видового названия *coronata* Wright, 1858.

А. Каль (Kahl, 1934, с. 205) упоминает вид *Ephelota dalielly* (Holt, 1891) как младший синоним *E. coronata* Kent, 1881. В соответствии с положениями Международного кодекса зоологической номенклатуры (Международный..., 2000) название *Hemioephyra dalielly* Holt, 1891 в комбинации *E. dalielly*, как старший из синонимов, становится замещающим названием для *E. coronata* Kent, 1881.

Вид, описанный Т. Райтом, длительное время не обнаруживали. Достоверную находку эфелоты, морфология которой соответствует *E. coronata* Wright, 1858, вероятно, сделали только недавно, когда этот вид под названием *Ephelota* sp. был указан как комменсал эуфаузиид *Euphausia superba* Dana, 1850 и *Thysanoessa macrura* Sars, 1885 из Антарктики (Stankovic et al., 2002).

Приведенный выше диагноз вида дополнен данными А. Станковича и соавт. (Stankovic et al., 2002).

Возможно, этот же вид эфелот отмечен на остракодах из Аравийского моря (Santhakumari, 1986) как *Paracineta karunakarani* Santhakumari, 1986, но плохое качество описания и рисунков, а также плохо изученная морфология макронуклеуса и щупалец не позволяют установить это достоверно.

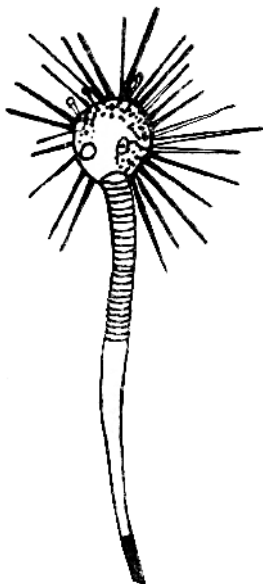
Р а с п р о с т р а н е н и е. В первоописании вида местонахождение не указано. А. Станкович и соавт. (Stankovic et al., 2002) обнаружили вид в материалах, собранных у побережья группы островов, расположенных возле Антарктического п-ва (Южный океан).

Для украинской акватории Черного моря (побережье у г. Севастополь) указан вид под названием *Ephelota coronata* (Долгопольская, Брайко, 1974). Однако эти авторы не приводят автора вида и год опубликования, также в работе нет сведений об определителях, которые использовались. В связи с этим в настоящее время невозможно установить, какой именно вид рода *Ephelota* был найден этими авторами. В определителе сукторий фауны Украины (Довгаль, 1996) приведен диагноз и рисунок *E. coronata* sensu Kent, 1881.

3. *EPHELOTA CRUSTACEORUM* (HALLER, 1880) (рис. 45)

— *crustaceorum* Haller, 1880: 395 (*Podophrya*); Kent, 1880: 826 (*Hemiophrya*); Sand, 1901: 376 (*Ephelota*); Collin, 1912: 413; Kahl, 1934: 203; Довгаль, 1996: 13; Dovgal, 2002b: 247; Chen et al., 2008: 120.

Суктории со сферическим или грушевидным телом и двумя типами щупалец. При этом высасывательные щупальца расположены только на апикальной поверхности тела, а ловчие равномерно распределены по всей его поверхности. Стебелек длинный, слегка изогнутый, несколько расширен к зоне соединения с телом, в верхней части поперечно исчерченный. Морфология макронуклеуса не изучена (Г. Халлер (Haller, 1880) указывал на наличие нескольких ядер у трофонтов, возможно он наблюдал фрагменты разветвленного макронуклеуса). Сократительных вакуолей одна или две. Почкование полиэкзогеммией. Комменсал амфипод-капреллид.



Р а з м е р ы (мкм): высота тела — 30—115, ширина тела — 25—115, длина стебелька — 200—800 (Chen et al., 2008).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан с амфипод-капреллид по материалу, который Г. Халлер (Haller, 1880) получил из г. Роскофф (Атлантическое побережье Франции) (типичное местонахождение). Позднее вид найден у побережья о-ва Сардиния и на стеклах обрастания у морского побережья Китая в окрестностях г. Циндао (Chen et al., 2008).

Для Украины указан В.Д. Брайко и Л.Б. Далекой (1984), которые нашли вид на стеклах обрастания в Черном море у г. Севастополь.

Рис. 45. *Ephelota crustaceorum* (Haller, 1880) (по G. Haller, 1880)

Fig. 45. *Ephelota crustaceorum* (Haller, 1880) (after G. Haller, 1880)

4. *EPHELOTA DALIELLY* (HOLT, 1891) (рис. 46)

— *dalyelli* Holt, 1891: 183 (*Hemiophrya*); *coronata* Kent, 1881: 846 (*Ephelota*); Sand, 1901: 317; Kahl, 1934: 205; Довгаль, 1996: 13; Dovgal, 2002b: 247; Chen et al., 2008: 123.

Суктории с округлым или мешковидным телом. Щупальца двух типов. Высасывательные щупальца сильно укорочены и размещены на округлой апикальной поверхности тела. Ловчие щупальца очень длинные, сократимые, расположены по всей поверхности тела, но преимущественно апикальные. Стебелек отчетливо продольно исчерчен, относительно неширокий, равномерно расширяется к месту соединения с клеточным телом, его длина примерно в 6 раз превышает высоту тела.

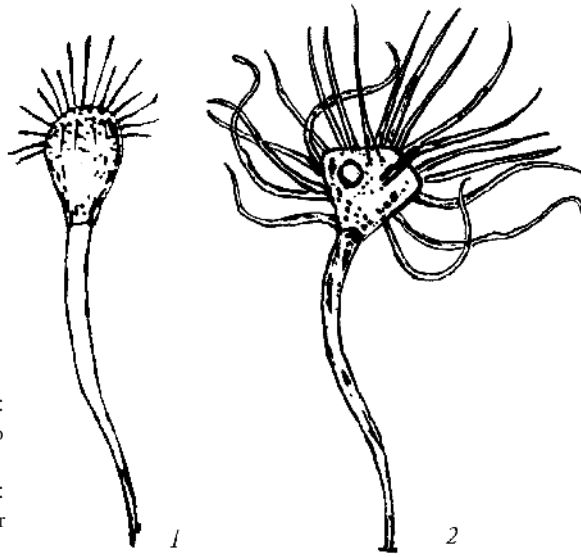


Рис. 46. *Ephelota dalielly* (Holt, 1891):
1 — по E.W.Z. Holt, 1891; 2 — по
W.S. Kent, 1881 (как *E. coronata*)

Fig. 46. *Ephelota dalielly* (Holt, 1891):
1 — after E.W.Z. Holt, 1891; 2 — after
W.S. Kent, 1881 (as *E. coronata*)

Р а з м е р ы (мкм): максимальная длина стебелька — 1000.

Х о з я и н. Паразитическая копепода *Caligus rapax* Edwards, 1840 — типовой хозяин.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид найден на побережье залива Сент-Андрус (шт. Флорида, США) (типовое местонахождение).

IV. О Т Р Я Д VERMIGEMMIDA JANKOWSKI, 1973

Vermigemmidia Jankowski, 1973b: 174; Янковский, 2007: 679; Ophryodendrina Batisse, 1975b: 2122; Thecacinetina Batisse, 1975b: 2122; Spelaeophryida Jankowski, 1978: 493; Dendrosomidida Jankowski, 1978: 494; Asteriferina Jankowski, 1978: 494; Vermigenia Довгаль, 1996: 9; Dovgal, 2002b: 238.

Суктории с почкованием вермигеммией, при которой формируются крупные, червеобразные, лишенные цилиатуры бродяжки. Тело представителей отряда различной формы, чаще — кубковидное или вытянутое, иногда разветвленное. Щупальца булабовидные, реже — палочковидные, расположены на боковой или апикальной поверхности тела, актинофорах, могут быть собраны в пучки или ряды. В основном морские виды, преобладают комменсальные формы.

А. Батисс (Batisse, 1975b) объединил сукторий с почкованием вермигеммией в подотряд Ophryodendrina Batisse, 1975, но ранее для таких форм уже

был предложен отряд Vermigemmidida, поэтому название А. Батисса является синонимом названия А.В. Янковского.

Новый отряд Dendrosomidida Jankowski, 1978 выделен А.В. Янковским (1978) для форм с лентовидным или кустообразным телом, коротким стебельком, без раковины. Однако в пределах отряда объединяются формы со щупальцами разного типа, которые в результате наших исследований (Dovgal, 2002b) оказались в разных кластерах и, соответственно, разных отрядах. Вследствие этого, название отряда Dendrosomidida Jankowski, 1978 сведено (Dovgal, 2002b) в синонимы Spelaeophryida Jankowski, 1978.

А.В. Янковский (1978) предложил для сукторий-офриодендрин рода *Asterifer* Jankowski, 1967 с розеткой из шести плоских актинофоров особый подотряд *Asteriferina* Jankowski, 1978 с единственным семейством *Asteriferidae* Jankowski, 1978. В другой подотряд *Ophryodendrina* Jankowski, 1978 объединены формы с «хоботовидными» актинофорами. Нами (Dovgal, 2002b) название подотряда *Asteriferina* сведено в синонимы *Spelaeophryida* Jankowski, 1978.

Как указывалось, в монографии название подкласса *Vermigenia* и названия отрядов *Spelaeophryida*, *Thecacinetida* и *Ophryodendrida* рассматриваются в качестве младших синонимов *Vermigemmidida* Jankowski, 1973.

Таблица для определения семейств отряда Vermigemmidida

- 1 (4). Раковина отсутствует.
- 2 (3). Тело сплющено латерально или дорсовентрально. Щупальца неподвижные, расположены на актинофорах либо на уплощенной, вогнутой апикальной поверхности клеточного тела. II. *Lecanophryidae* Jank.
- 3 (2). Тело несплющенное, мешковидное или цилиндрическое. Щупальца длинные, сократимые, подвижные I. *Dentacinetidae* Batisse.
- 4 (1). Раковина имеется. III. *Thecacinetidae* Matth.

**I. С Е М Е Й С Т В О DENTACINETIDAE BATISSE, 1992,
CHARACTER EMEND**

Dentacinetidae Batisse, 1992: 304; Dovgal, 2002b: 249; Янковский, 2007: 681; Lynn, 2008: 389.

Тело сукторий несплющенное, в виде перевернутой пирамиды или мешковидное, со стебельком. Щупальца булабовидные, длинные, сократимые, подвижные, поисковые, собраны в один апикальный пучок или равномерно распределены по поверхности тела.

Типовой род — *Dentacineta* Jankowski, 1978.

В фауне Украины 1 род — *Andrusoviella* Dovgal, 2005.

В нашем (Dovgal, 2002b) диагнозе семейства *Dentacinetidae* отмечено наличие у его представителей характерных продольных складок кортекса, а также то, что щупальца собраны в один апикальный пучок. Эти признаки не присущи роду *Andrusoviella*, поэтому здесь приводится уточненный диагноз семейства.

1. Р О Д *ANDRUSOVIELLA* DOVGAL, 2005

Andrusoviella Døvgal, 2005: 36; Янковский, 2007: 713; Lynn, 2008: 392; *Podophrya* Андрусова, 1886: 257 (part.); *Corynophrya* Kahl, 1934: 206 (part.); Довгаль, 1996: 18; *Andrusovia* Døvgal, 2002b: 219; Янковский, 2007: 713.

Суктории с мешковидным телом со стебельком. Многочисленные булавовидные, подвижные щупальца равномерно распределены по поверхности клеточного тела. Макронуклеус эллипсоидный. Способ бесполого размножения не известен.

Типовой вид рода — *Podophrya marina* Andrusova, 1886 (по монотипии).

Как указывалось, вид *Podophrya marina* отнесен А. Калем (Kahl, 1934) к роду *Corynophrya* Kahl, 1934 в качестве типового вида рода. Позже К. Курдс (Curds, 1987) посчитал, что этот вид должен быть перемещен в состав другого рода, но не уточнил какого.

По нашему мнению, имеющихся данных недостаточно для установления способа почкования вида Ю.И. Андрусовой, поэтому вид сохранен нами в составе семейства Dentacinetidae. Однако наличие уникального для представителей семейства типа щупалец послужило основанием для выделения для вида *Podophrya marina* нового рода *Andrusovia* Døvgal, 2002. Позже нами установлено, что название *Andrusovia* ранее было преокупировано в качестве родового названия ископаемых моллюсков, поэтому предложено замещающее название *Andrusoviella* Døvgal, 2005.

Следует отметить, что А.В. Янковский (2007) указывает на недостаточную изученность типового вида рода, поэтому высказывает сомнения в валидности данного рода и целесообразности его включения в определители сукторий.

1. *ANDRUSOVIELLA MARINA* (ANDRUSOVA, 1886) (рис. 47)

— *marina* Andrusova, 1886: 257 (*Podophrya*); Sand, 1901: 251 (*Tokophrya*); Collin, 1912: 374 (*Discophrya*); Kahl, 1934: 206 (*Corynophrya*); Довгаль, 1996: 18; Døvgal, 2002b: 255 (*Andrusovia*); Døvgal, 2005: 36 (*Andrusoviella*); Янковский, 2007: 713.

Суктории с массивным, мешковидным телом, суженным сверху и снизу, и хорошо развитым плотным стебельком. Щупальца беспорядочно разбросаны по телу, они не выпрямлены, а висят свободно, очень подвижны. Цитоплазма желтоватого цвета. Макронуклеус неправильно-овальной формы, локализован посередине тела, ближе к правой стороне. Стебелек недлинный, цилиндрический, расширяющийся в месте прикрепления к телу, а также у своего основания.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 76, ширина тела — 34, длина стебелька — 49, ширина стебелька — 7.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид редкий. Описан Ю.И. Андрусовой по одному экземпляру с *Ulva* sp. из Керченской бухты (типичное местонахождение).

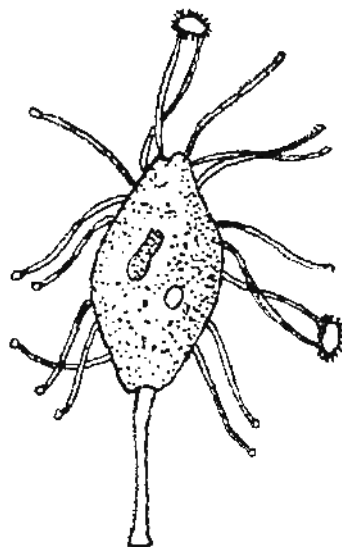


Рис. 47. *Andrusoviella marina* (Andrusova, 1886) (по Ю.И. Андрусова, 1886)

Fig. 47. *Andrusoviella marina* (Andrusova, 1886) (after Ю.И. Андрусова, 1886)

II. СЕМЕЙСТВО LECANOPHRYIDAE JANKOWSKI, 1973

Lecanophryidae Jankowski, 1973b: 174; Янковский, 1982: 101; Довгаль, 1996: 14; Dovgal, 2002b: 249; Lynn, 2008: 389.

Суктории с чашевидным или слабо латерально сплюснутым телом. Щупальца булабовидные с расширенными основаниями, расположены рядами на апикальной поверхности тела либо в пучках на актинофорах. Стебелек имеется. Комменсалы солоноватоводных и пресноводных гарпактикоид.

Типовой род — *Lecanophrya* Kahl, 1934. В фауне Украины 1 род — *Lecanophryella* Dovgal, 1985.

1. РОД *LECANOPHRYELLA* DOVGAL, 1985

Lecanophryella Dovgal, 1985: 1257; Довгаль, 1996: 14; Aescht, 2001: 91; Dovgal, 2002b: 249; Янковский, 2007: 684; Lynn, 2008: 389.

Трофонты безраковинные, латерально сплюснутые, с двумя длинными актинофорами, несущими на апикальных концах тонкие, типичные для леканофриид, расширенные у основания щупальца. Стебелек короткий, плотный. Макронуклеус овальный. Бродяжки безресничные, листовидные, с хорошо развитой апикальной присоской. В отличие от близких видов рода *Lecanophrya* Kahl, 1934 трофонты *Lecanophryella* имеют хорошо развитые актинофоры (обычно два, редко три), более сплюснутую форму тела.

Типовой вид — *Lecanophryella paraleptastaci* Dovgal, 1985 (по монотипии). В фауне Украины найден только типовой вид.

1. *LECANOPHRYELLA PARALEPTASTACI* DOVGAL, 1985 (рис. 48)

— *paraleptastaci* Dovgal, 1985: 1257; Довгаль, 1986: 14; Dovgal, 2002b: 249; Янковский, 2007: 684.

Суктории с латерально сплюснутым телом, имеющим два, реже — три, хорошо развитых актинофора, на концах которых расположены щупальца. Щупальца тонкие, булабовидные, расширенные у основания. Пелликула с хорошо выраженными продольными складками. Стебелек короткий, плотный, слабоизогнутый. Макронуклеус округлый, медиальный или заходит в один из актинофоров. Бродяжки безресничные, широкие, листовидные, с хорошо развитой апикальной присоской.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 36—72, ширина тела — 10—36, длина актинофоров — 17—46, длина щупалец — 9—14, длина стебелька — 7—19, диаметр стебелька — 4—5, размеры макронуклеуса — 10—14 × 5—10. Размеры бродяжки: длина — 36—46, ширина — 19—22, диаметр апикальной присоски — 11—13.

Гапантотип № 118 хранится в коллекциях отдела фауны и систематики беспозвоночных Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины.

Х о з я и н. *Paraleptastacus spinicauda triseta* Noodt, 1954 — типовой хозяин.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид найден нами (Довгаль, 1985) в Кременчугском водохранилище (типичное местонахождение).

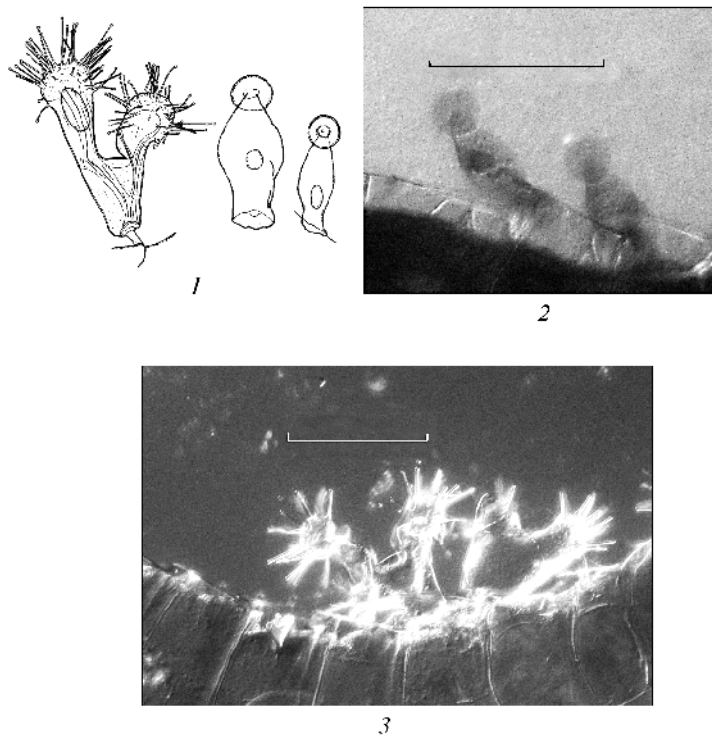


Рис. 48. *Lecanophryella paraleptastaci* Dovgal, 1985:

1 — трофонт и бродяжки (оригинал; $\times 640$); 2 — бродяжки (оригинал; масштаб 50 мкм); 3 — трофонты (дифференциально-интерференционный контраст; оригинал; масштаб 50 мкм)

Fig. 48. *Lecanophryella paraleptastaci* Dovgal, 1985:

1 — trophont and swarmer (original; $\times 640$); 2 — swarmer (original; scale bar 50 μm); 3 — trophonts (differential interference contrast; original; scale bar 50 μm)

III. С Е М Е Й С Т В О THECACINETIDAE MATTHES, 1956

Thecacinetidae Matthes, 1956: 520; Янковский, 1981: 91; Довгаль, 1996: 14; Dovgal, 2002b: 250; Lynn, 2008: 391; Thecacinetina Batisse, 1975a: 1799.

Суктории с несплюснутым, мешковидным телом, стебельком и раковиной. Щупальца собраны в один апикальный пучок. Почкование с образованием латерального червеобразного томита. Конъюгация изогамная. Комменсалы морских беспозвоночных, преимущественно ракообразных и нематод, а также водорослей.

Типовой род — *Thecacineta* Collin, 1909.

1. Р О Д *THECACINETA* COLLIN, 1909

Thecacineta Collin, 1909b: 1094; 1912: 348; Kahl, 1934: 213; Matthes, 1956: 520; Янковский, 1981: 91; Довгаль, 1996: 14; Aescht, 2001: 160; Dovgal, 2002b: 250; Янковский, 2007: 679; Lynn, 2008: 392; *Acineta* Moebius, 1888: 110 (part.); *Paradentacineta* Jankowski, 1978: 495; *Litacineta* Jankowski, 1978: 495; *Lissacineta* Jankowski, 1981: 91 (part.).

Суктории с не сплюснутым латерально, мешковидным, вытянутым, обычно суженным кверху телом. Раковина снабжена стебельком, гладкая или с поперечными ребрами. Щупальца собраны в один апикальный пучок. Почкование характерное для семейства.

Типовой вид рода — *Acineta calix* Schroder, 1907 (обозначен Б. Колла (Collin, 1912)).

Таблица для определения видов рода *Thecacineteta*

- 1 (4). Клеточное тело прикреплено ко дну раковины.
- 2 (3). Раковина покрыта поперечными ребрами. Апикальная часть тела выходит за пределы раковины 1. *T. calix* (Schr.).
- 3 (2). Раковина гладкая. Апикальная часть тела не выходит за пределы раковины 2. *T. cothurnioides* Collin.
- 4 (1). Клеточное тело прикреплено возле устья раковины, которое имеет волнообразный край 3. *T. cypridinae* Collin.

1. *THECACINETETA CALIX* (SCHRODER, 1907) (рис. 49)

— *calix* Schroder, 1907: 353 (*Acineta*); Matthes, 1956: 485 (*Thecacineteta*); *desmodorae* Schultz, 1931: 95 (*Thecacineteta*); *subantarctica* Allgen, 1949: 3 (*Thecacineteta*); *donsi* Allgen, 1935: 51 (*Thecacineteta*); *paradesmodorae* Allgen, 1949: 2 (*Thecacineteta*); *oblonga* Allgen, 1955: 41 (*Thecacineteta*) syn. n.; *laophontis* Jankowski, 1981: 91 (*Thecacineteta*); *crenata* Moebius, 1888: 110 (*Acineta*) syn. n.; Wailes, 1943: 43 (*Paracineta*) syn. n.; *moebiusi* Kahl, 1934: 202 (*Paracineta*); Curds, 1987: 91.

Тело суктории полностью заполняет раковину, прикреплено в ее нижней части. Апикальная часть тела несколько выступает над краем устья раковины. До 30 прямых, булавовидных щупалец равномерно распределены на выступающей над раковиной частью тела. Макронуклеус крупный, овальный, расположен в нижней части тела рядом с крупной сократительной вакуолью. Раковина покрыта поперечными ребрами. Стебелек короткий, тонкий.

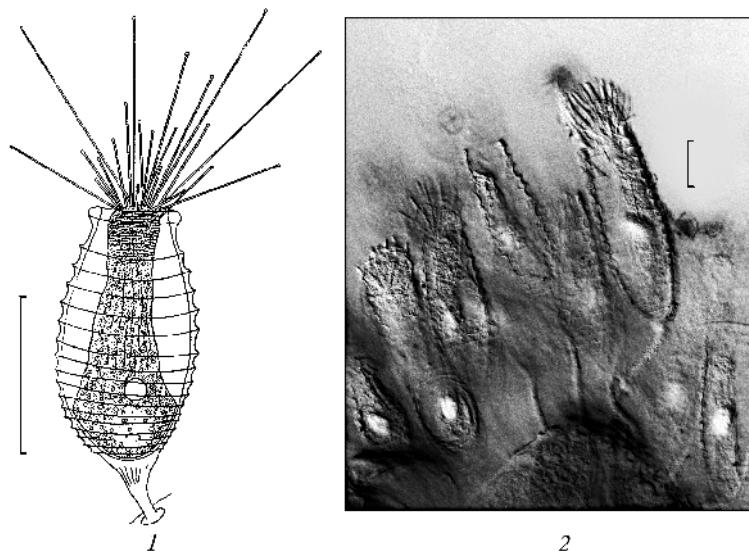


Рис. 49. *Thecacineteta calix* (Schroder, 1907):

1 — трофонт (по D. Matthes, 1956; масштаб 50 мкм); 2 — группа трофонтов на идиосоме галакаридного клеща (дифференциально-интерференционный контраст; оригинал; масштаб 10 мкм)

Fig. 49. *Thecacineteta calix* (Schroder, 1907):

1 — trophont (after D. Matthes, 1956; scale bar 50 μm); 2 — group of trophonts at halacarid mite idiosome (differential interference contrast; original; scale bar 10 μm)

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 73—140, ширина тела — 16—21, длина раковины — 73—113 (75—105, по D. Matthes, 1956), ширина раковины — 25—28 (39—53), диаметр устья раковины — 18—30 (по D. Matthes, 1956), размеры макронуклеуса — 7—16 × 6—7, длина щупалец — около 90, длина стебелька — 9—39 (10—33, по D. Matthes, 1956), диаметр стебелька — 1,6—2,0.

Х о з я е в а. Морские нематоды, клещи-галакариды, копеподы.

А. Каль (Kahl, 1934) присвоил видовое название *Paracineta moebiusi* Kahl, 1934 суктории, которую К. Мебиус (Moebius, 1888) определил по материалу из Кильской бухты как *Acineta crenata*.

К. Курдс (Curds, 1987) привел диагноз данного вида с ошибочным указанием в качестве хозяина ракообразного *Holocarus* sp. На самом деле К. Мебиус нашел вид на клеще *Halacarus* sp., морфологически обнаруженный им вид очень близок к *Thecacineta calix*. *Acineta crenata* sensu Moebius, 1888 syn. n. и *Paracineta moebiusi* считаются нами младшими синонимами *T. calix*.

Вид, который С. Альген (Allgen, 1955) описал как *Thecacineta oblonga* Allgen, 1955, отличается от *T. calix* только тем, что его раковина не по всей длине покрыта поперечными ребрами. По нашему мнению, это проявление внутривидовой изменчивости. *T. oblonga* syn. n. является младшим синонимом *T. calix*.

Вид, указанный Г. Вайлесом (Wailes, 1943) под названием *Paracineta crenata* с копепод *Microsetella rosea* (Dana, 1848) из Тихоокеанского побережья Канады, морфологически неотличим от *Thecacineta calix*. Соответственно, *P. crenata* sensu Wailes, 1943 syn. n. — младший синоним *T. calix*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный морской вид. Описан с побережья Антарктики. Обнаружен в морях Атлантического океана (Fernandez-Leborans et al., 2012), в Тихом (Dovgal et al., 2008a) и Индийском океанах (Ignole et al., 2009).

В украинской акватории Черного моря найден на клеще *Halacarellus* sp. в Одесском заливе у биостанции Одесского национального университета (Гельмбольдт, Довгаль, 2005).

2. *THECACINETA COTHURNIOIDES* COLLIN, 1909 (рис. 50)

— *cothurnioides* Collin, 1909b: 1094 (*Thecacineta*); 1912: 349; Kahl, 1934: 213; Довгаль, 1996: 15; Dovgal, 2002b: 250; Dovgal et al., 2009b: 20; Matthes, 1956: 521 (*Praethecacineta*); Янковский, 1978: 495; 1981: 91 (*Lissacineta*).

Тело не сплющенное латерально, полностью покрыто раковинной, прикреплено к ее дну. Апикальная часть тела суженная, на ее поверхности расположены около 15 щупалец, которые выходят через устье раковины. Раковина гладкая, без складок. Стебелек длинный, слабоизогнутый, перед зоной соединения с раковинной имеет небольшое утолщение — физон. Макронуклеус сферический, находится в нижней части клетки. Одна мелкая сократительная вакуоль расположена под макронуклеусом. Комменсал морских копепод и нематод.

Р а з м е р ы (мкм): длина раковины — 33—39 (50, по В. Collin, 1909b), ширина раковины в зоне устья — 17—21 (18—20), длина стебелька — 3—18 (28), диаметр макронуклеуса — 7—10.

Х о з я е в а. *Cletodes longicaudatus* (Voeck, 1872) — типовой хозяин, *Tricoma* sp.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Редкий вид. Описан по материалу, собранному в окрестностях г. Баниэль-Сюр-Мер на Средиземноморском побережье Франции (типичное местонахождение). Указан для Черноморского побережья

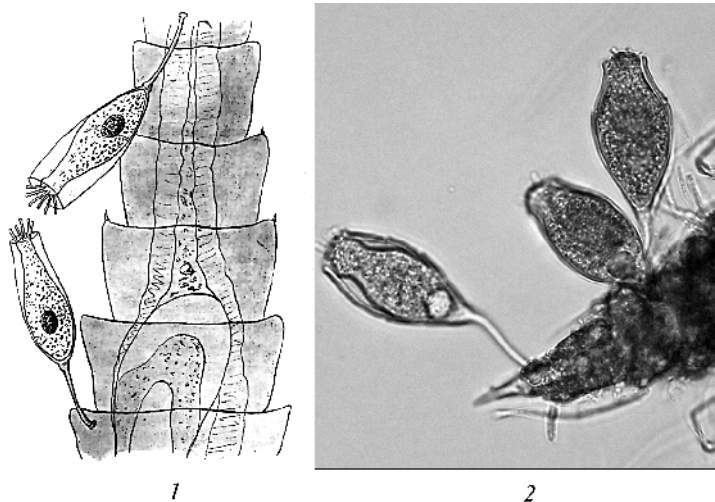


Рис. 50. *Thecacineta cothurnioides* Collin, 1909:

1 — трофонты на гарпактикоиде (по В. Collin, 1912); 2 — трофонты на морской нематоде (оригинал; ×640)

Fig. 50. *Thecacineta cothurnioides* Collin, 1909:

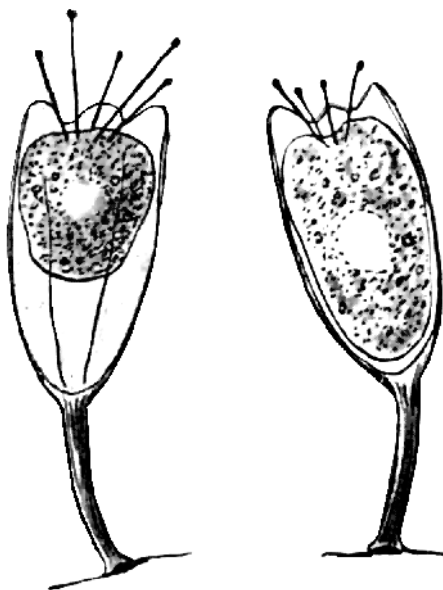
1 — trophonts on harpacticoid copepod (after В. Collin, 1912); 2 — trophonts on marine nematode (original; ×640)

Болгарии в окрестностях г. Варна (Detcheva, 1992) и для побережья Великобритании. Нами (Dovgal et al., 2009b) найден на нематодах *Tricoma* sp., собранных в Аравийском море в окрестностях г. Ратнагири на западном побережье Индии.

Для фауны Украины вид отмечен В.М. Кравченко (1969) в бассейне р. Северский Донец, но это, возможно, неверная идентификация (Dovgal et al., 2009b).

3. *THECACINETA CYPRIDINAE* COLLIN, 1912 (рис. 51)

— *cypridinae* Collin, 1912: 350 (*Thecacineta*); Kahl, 1934: 213; Довгаль, 1996: 14; Dovgal, 2002b: 250; Matthes, 1956: 522 (*Loricophrya*); Янковский, 1978: 495 (*Paradenticineta*); 2007: 702.



Суктории с мешковидным телом, прикрепленным к устью раковины. Раковина рюмковидная, несплюснутая, с продольными ребрами, устье узкое, его края с округлыми вертикальными выростами. Стебелек короткий, плотный, исчерченный. Короткие булабовидные щупальца собраны в один апикаль-

Рис. 51. *Thecacineta cypridinae* Collin, 1912 (по В. Collin, 1912)

Fig. 51. *Thecacineta cypridinae* Collin, 1912 (after В. Collin, 1912)

ный пучок. Макронуклеус округлый. Размножение не изучено. Комменсал морских остракод.

Размеры (мкм): высота раковины — 60—70.

Хозяин. *Cypridina mediterranea* Lankester, 1909 — типовой хозяин.

Распространение. Вид редкий. Описан из Средиземного моря у г. Сет на побережье Франции. Достоверных находок после первоописания не было.

Для фауны Украины отмечен В.М. Кравченко (1969) в бассейне р. Северский Донец без указания хозяина, однако находка морского вида в пресноводных местообитаниях представляется сомнительной.

II. Подкласс *Evaginogenia* Jankowski, 1975

Evaginogenia Jankowski, 1975a: 26; Янковский, 1978: 494; 1981: 109; Matthes et al., 1988: 87; Довгаль, 1996: 20; *Evaginogenia* Dovgal, 2002b: 259; Янковский, 2007: 721; *Inversogenia* Jankowski, 1975a: 26.

Суктории, бродяжки которых формируются во внутренней камере — томосфере, образованной за счет впячивания кутикулы (инверсогеммия). Клеточное тело трофонта обычно сплющенное либо полусферическое. Щупальца булавовидные, сократимые, реже — палочковидные или разветвленные. Сократительных вакуолей в основном несколько. Пресноводные перифитонные формы, комменсалы насекомых, паукообразных и ракообразных, планктонные анаэробные виды, эктопаразиты инфузорий, эндопаразиты колвраток, комменсалы кишечника кавиморфных грызунов.

Таблица для определения отрядов подкласса Evaginogenia

- | | | |
|--------|--|---------------------------|
| 1 (2). | Щупальца булавовидные | I. Discophryida Jank. |
| 2 (1). | Щупальца палочковидные или разветвленные | II. Dendrocometida Raabe. |

I. О Т Р Я Д DISCOPHRYIDA JANKOWSKI, 1975

Discophryida Янковский, 1975a: 26; 1981: 109; Довгаль, 1996: 20; Dovgal, 2002b: 259; *Discophryina* Batisse, 1975a: 1800; Янковский, 1981: 110; *Heliophryida* Jankowski, 1981: 113.

В основном стебельчатые формы или прикрепленные к субстрату видоизмененным стебельком, выростом тела или раковины. Встречаются расплоснутые по субстрату формы. Тело поднято над субстратом, дисковидное, реже — сферическое или цилиндрическое. Щупальца булавовидные, иногда редуцированы. Обычно характерна полимеризация сократительных вакуолей, которых может быть до нескольких десятков. В основном комменсалы беспозвоночных, реже — обрастатели макрофитов или неорганических субстратов.

Отряд *Discophryida* был подразделен А.В. Янковским (1981) на 2 подотряда: *Discophryina* Jankowski, 1981, включающий безраковинные формы, и *Stylocometina* Jankowski, 1981, включающий бесстебельчатые, сидячие формы со щупальцами особого типа, который не встречается у других дискофриид. Однако стилокометины перемещены нами в состав отряда *Dendrocometida*. При этом выделение особого подотряда для дискофриид утратило смысл. Название *Discophryina* Jankowski, 1981 сведено в синонимы *Discophryida* Jankowski, 1975 (Dovgal, 2002b).

А.В. Янковский (1981) предложил для дисковидных, распластанных по субстрату форм с булавовидными щупальцами отдельный отряд Heliophryida Jankowski, 1981. Нами (Dovgal, 2002b) показано наличие родства гелиофрии с другими дискофриинами. Соответственно, для таких форм нами сохранено семейство Heliophryidae Corliss, 1979, которое оставлено в составе Discophryida. Название Heliophryida является синонимом Discophryida (Dovgal, 2002b).

Таблица для определения семейств отряда Discophryida

- 1 (4). Раковина отсутствует.
- 2 (3). Тело поднято над субстратом, обычно уплощенное. Комменсалы насекомых, паукообразных, ракообразных, перифитонные виды I. Discophryidae Collin.
- 3 (2). Тело округлое, распластанное по субстрату. III. Heliophryidae Corliss.
- 4 (1). Имеется тектиновая раковина II. Periacinetidae Jank.

I. С Е М Е Й С Т В О DISCOPHRYIDAE COLLIN, 1912

Discophryidae Collin, 1912: 364; Янковский, 1973в: 174; 1981: 110; Matthes et al., 1988: 87; Довгаль, 1996: 21; Dovgal, 2002b: 259; Янковский, 2007: 722; Lynn, 2008: 395; Coronodiscophryidae Jankowski, 1981: 110; Multifasciculatidae Jankowski, 1981: 111; Cyathodiscophryidae Jankowski, 1981: 112.

Суктории с дисковидным, иногда мешковидным или цилиндрическим телом, лишены раковины, обычно стебельчатые. Щупальца булавовидные, собраны в пучки либо распределены по краю тела. Макронуклеус округлый, лентовидный или разветвленный. Пресноводные перифитонные виды, комменсалы беспозвоночных.

Типовой род — *Discophrya* Lachmann, 1859.

Семейство Coronodiscophryidae Jankowski, 1981 предложил А.В. Янковский (1981) для дискофриин с несплюсненным телом и базальными щупальцами. На самом деле перечисленные особенности — это только степени выраженности признаков. В связи с этим название Coronodiscophryidae считается нами (Dovgal, 2002b) младшим синонимом Discophryidae.

То же касается семейства Multifasciculatidae Jankowski, 1981. Его предложил А.В. Янковский (1981) для сукторий с обособленными апикальным и латеральными пучками щупалец. Типовой род — *Multifasciculatum* Goodrich et Jahn, 1943. Подобное расположение щупалец могло сформироваться у разных видов независимо даже в пределах одного рода. Об этом, в частности, свидетельствует то, что часто даже у отдельных особей одного вида трудно различить, собраны щупальца в пучки или расположены беспорядочно. В связи с этим выделение данного семейства считается нами нецелесообразным, его название сведено в синонимы Discophryidae (Dovgal, 2002b).

Для дискофриин с овальным ядром, прямыми, не собранными в пучки щупальцами и полураковиной А.В. Янковский (1981) предложил отдельное семейство Cyathodiscophryidae Jankowski, 1981. Однако нами апикальное разрастание стебелька и расположение щупалец считаются признаками, пригодными только для различения видов. Соответственно, семейство нами не принимается, а название Cyathodiscophryidae сведено в синонимы Discophryidae (Dovgal, 2002b).

Таблица для определения родов семейства Discophryidae

- 1 (2). Макронуклеус неразветвленный 1. *Discophrya* Lachm.
2 (1). Макронуклеус разветвленный. 2. *Setodiscophrya* Jank.

1. Р О Д *DISCOPHRYA* LACHMANN, 1859

Discophrya Lachmann, 1859: 92 (non Stein, 1860: 56); Bütschli, 1889: 1929; Collin, 1912: 365; Matthes, 1954a: 193; Matthes et al., 1988: 87; Янковский, 1981: 110; Довгаль, 1996: 21; Aeschl, 2001: 62; Dovgal, 2002b: 259; Янковский, 2007: 723; Lynn, 2008: 395; *Venodiscophrya* Jankowski, 1981: 110; *Coronodiscophrya* Jankowski, 1981: 110; 2007: 724; *Multifasciculatum* Goodrich, Jahn, 1943: 250; Янковский, 1981: 111; *Epidiscophrya* Jankowski, 1981: 111; 2007: 723; *Ferodiscophrya* Jankowski, 1981: 110; 2007: 724; *Paradiscophrya* Jankowski, 1981: 110; 2007: 724; *Cyathodiscophrya* Jankowski, 1981: 112; 2007: 724; *Misacineta* Jankowski, 1978: 495; 2007: 724; Lynn, 2008: 395; *Tokophrya* Bütschli, 1889: 1928 (part.).

Суктории с дисковидным, сплюснутым, реже — несплюснутым, мешковидным или цилиндрическим телом. Щупальца булабовидные, собраны в пучки либо равномерно распределены по апикальной, реже и базальной поверхности или апикальному краю тела. Макронуклеус округлый либо вытянутый, неразветвленный. Стебелек разной длины, часто с поперечными складками и наплывами, как правило, расширен в верхней части. Почкование моноэвагиногеммией. Бродяжки эллипсоидные, сплюснутые, с 3—6 продольными кинетами по краю тела.

Типовой вид рода — *Discophrya speciosa* Lachmann, 1859 (по последующему обозначению (Matthes, 1954a; Янковский 1981)), как младший синоним *Podophrya ferrumequinum* Ehrenberg, 1840.

Род *Discophrya* предложен Й. Лакманном (Lachmann, 1859) для сукторий с уплощенным телом, многочисленными щупальцами и сократительными вакуолями, бродяжки («эмбрионы») которых окружены полями ресничек. При такой расширенной трактовке рода в его состав попали многие неродственные морские и пресноводные формы.

Независимо от Й. Лакманна новый род инфузорий-астомат под тем же названием *Discophrya* Stein, 1860 описал Ф. Штейн (Stein, 1860). Однако позднее он (Stein, 1867) без комментариев, но, вероятно, в связи с омонимией, предложил для своего рода замещающее название *Haptophrya* Stein, 1867.

О. Бючли (Bütschli, 1889) рассматривал *Discophrya* в качестве подрода своего рода *Tokophrya*, причем в составе подрода были морские (коринифрииды, эфелотиды и др.) и пресноводные виды, которые сейчас относятся к дискофриинам. Только в работе Б. Колла (Collin, 1912) род *Discophrya* получил современную трактовку.

Род *Venodiscophrya* Jankowski, 1981 предложен А.В. Янковским (1981) для дискофриид с не собранными в пучки щупальцами и неразветвленным макронуклеусом. Типовой вид рода — *Podophrya lichtensteinii* Claparede et Lachmann, 1858. Данный род признает А. Батисс (Batisse, 1994).

Однако у лишенных раковины видов дискофриин часто имеются одиночные и собранные в пучки щупальца. Следовательно, расположение щупалец не является родовым признаком, его использование даже в качестве видового бывает затруднено. Других существенных отличий типового вида от видов рода *Discophrya* нет. Название *Venodiscophrya* сведено в синонимы *Discophrya* (Dovgal, 2002b).

А.В. Янковский (1981) предложил выделить в новый род *Coronodiscophrya* Jankowski, 1981 дискофриин с несплюснутым телом и щупальцами, находящи-

мися на верхней и нижней частях тела. Типовой вид рода — *Discophrya prismatica* Holm, 1925. Форма клетки и расположение щупалец, по нашему мнению, не являются родовыми признаками у дискофриин. Название *Coronodiscophrya* Jankowski, 1981 сведено в синонимы *Discophrya* (Dovgal, 2002b).

Род *Ferodiscophrya* Jankowski, 1981 предложен А.В. Янковским (1981) для сукторий со щупальцами, не собранными в пучки, и подковообразным макронуклеусом. Типовой вид рода — *Acineta cothurnata* Weisse, 1847. Расположение щупалец не является родовым признаком, подковообразный макронуклеус часто неотличим от эллипсоидного, вытянутого, в том числе и у видов, указанных А.В. Янковским в составе рода. Название *Ferodiscophrya* Jankowski, 1981 сведено в синонимы *Discophrya* (Dovgal, 2002b).

Род *Paradiscophrya* Jankowski, 1981 А.В. Янковский (1981) предложил для дискофриин с несплюсненным телом, со щупальцами, не образующими правильных кольцевых групп, как у *Coronodiscophrya* Jankowski, 1981. Типовой вид рода — *Podophrya astaci* Claparede et Lachmann, 1858. А. Батисс (Batisse, 1994) включил род *Paradiscophrya* в список родов сукторий. Однако расположение щупалец и форма клетки не считаются нами родовыми признаками дискофриин. Название *Paradiscophrya* сведено (Dovgal, 2002b) в синонимы *Discophrya*.

Род *Cyathodiscophrya* Jankowski, 1978 предложен А.В. Янковским (1978) для дискофриин с полураковиной. Типовой вид рода — *Discophrya cyathostyla* Matthes, 1954. Апикальное чашевидное разрастание стебелька, представленное, например, и у типового вида рода *Discophrya* — *D. ferrumequinum* (Ehrenberg, 1840), не является, по нашему мнению, родовым признаком. Название *Cyathodiscophrya* сведено в синонимы *Discophrya* Lachmann, 1859 (Dovgal, 2002b).

Род *Epidiscophrya* Jankowski, 1981 А.В. Янковский (1981) предложил для дискофриин с мелкой рюмковидной раковиной, в которую погружен нижний конец тела. Типовой вид рода — *Discophrya elongata* var. *scyphostyla* Collin, 1911. Название рода приводится в списке А. Батисса (Batisse, 1994). На самом деле у видов, отнесенных А.В. Янковским к роду, имеется не раковина, а апикальное расширение стебелька. Этот признак широко распространен у дискофрий и не может приниматься как родовой. Название *Epidiscophrya* сведено в синонимы *Discophrya* (Dovgal, 2002b).

В качестве компромисса А.В. Янковский (2007) предлагает рассматривать названия *Venodiscophrya* и *Ferodiscophrya* как подроды *Discophrya*. Однако, по нашему мнению, нет оснований для усложнения структуры рода разделением его на подроды.

Род *Misacineta* Jankowski, 1978 предложен для 2 видов Б. Колла на основании наличия у типового вида рода — *Discophrya cybistri* Collin, 1912 — бродяжки не характерной для дискофрий (и сукторий) формы, сходной с телотрохами перитрих. Данный род был принят в наших работах (Довгаль, 1996; Dovgal, 2002b).

Однако, как показали Д. Маттес и соавт. (Matthes et al., 1988), «бродяжка» *Discophrya cybistri* является на самом деле телотрохом перитрихи *Orbopericularia* sp. Таким образом, *Misacineta* — это младший синоним *Discophrya* (Янковский, 2007).

Таблица для определения видов рода *Discophrya*

- 1 (22). Тело латерально сплюсненное.
- 2 (9). Щупальца собраны в пучки.
- 3 (6). Имеется больше одного пучка щупалец.

- 4 (5). Имеется 3 пучка щупалец на актинофорах. Стебелек короткий . . .
. 1. *D. ferrumequinum* Ehr.
- 5 (4). Имеется 7—12 пучков щупалец, актинофоров нет. Стебелек длин-
ный 3. *D. copernicana* Wietrz.
- 6 (3). Имеется только один апикальный пучок щупалец.
- 7 (8). В зоне соединения с телом стебелек образует хорошо развитый базодиск. Макронуклеус лентовидный . . . 10. *D. helophori* Matth., Placht.
- 8 (7). В зоне соединения с телом стебелек чашевидно расширен. Макронуклеус округлый 11. *D. laccobii* Matth.
- 9 (2). Щупальца не собраны в пучки.
- 10 (21). Тело невытянутое или слабовытянутое.
- 11 (14). Стебелек цилиндрический, почти не расширяется кверху.
- 12 (13). Тело дисковидное, поднято над субстратом, щупальца равномерно распределены по его верхнему краю; стебелек очень короткий; макронуклеус лентовидный или подковообразный. Перифитонный вид 4. *D. cothurnata* Weiss.
- 13 (12). Тело асимметричное, иногда вытянутое, часто наклонено параллельно субстрату таким образом, что соединение стебелька с телом оказывается на обращенной к субстрату латеральной стороне тела. Макронуклеус лентовидный. Комменсал водных жуков
. 5. *D. cybistri* Collin.
- 14 (11). Стебелек расширяется кверху.
- 15 (20). Стебелек не имеет чашевидных расширений.
- 16 (19). Стебелек равномерно расширяется кверху.
- 17 (18). Стебелек разной длины, равномерно расширяется кверху. Сократительных вакуолей одна или две. Комменсал водных жуков, клопов и клещей 12. *D. lichtensteinii* Clap., Lachm.
- 18 (17). Стебелек короткий, резко расширяется кверху в виде широкого конуса. Сократительных вакуолей несколько десятков. Комменсал водных жуков и клопов 13. *D. ochthebii* Matth.
- 19 (16). Стебелек имеет короткую цилиндрическую часть, которой он прикреплен к субстрату, затем резко расширяется кверху, образуя коническую часть с поперечными складками и наплывами. Комменсал жуков-гидренид 9. *D. helmidis* Matth.
- 20 (15). Стебелек снабжен чашевидным апикальным расширением, в которое погружена базальная часть тела. Щупальца с расширенными основаниями, расположены на апикальном краю тела. Комменсал реофильных клопов *Aphelocheirus* sp. 8. *D. gessneri* Matth.
- 21 (10). Тело сильновытянутое. Стебелек разной длины, цилиндрический или слабо расширен кверху, иногда в виде небольшого чашевидного расширения. Комменсал пресноводных моллюсков, насекомых. Перифитонный вид. 7. *D. elongata* Clap., Lachm.
- 22 (1). Тело несплющенное.
- 23 (24). Щупальца расположены только на апикальной поверхности тела. Стебелек короткий. Перифитонный вид . . . 6. *D. cylindrica* (Perty).
- 24 (23). Щупальца расположены на апикальной и базальной поверхностях тела. Стебелек длинный. Комменсал пресноводных декапод . . .
. 2. *D. astaci* (Clap., Lachm.).

1. *DISCOPHYRYA FERRUMEQUINUM* (EHRENBERG, 1840)
(рис. 52)

— *ferrum-equinum* Ehrenberg, 1840: 198 (*Podophrya*); Claparede, Lachmann, 1859: 383; Lachmann, 1859: 92 (*Discophrya*); Collin, 1912: 14; *ferrumequinum* Довгаль, 1996: 22 (*Discophrya*); Dovgal, 2002b: 259; Bütschli, 1889: 1871 (*Tokophrya*); Sand, 1901: 255; *ferrum-equinum* var. *gracilescens* Collin, 1912: 367 (*Discophrya*); *speciosa* Lachmann, 1859: 92 (*Discophrya*); Matthes et al., 1988: 114; *ferrum-equinum* Янковский, 1981: 110 (*Ferodiscophrya*).

Суктории с латерально сплюснутым, несколько асимметричным телом. Щупальца собраны в три пучка, расположенные на трех апикальных выростах-актинофорах. Макронуклеус крупный, округлый, центральный. Стебелек чашевидно расширен, с поперечными складками, его длина не превышает или несколько превышает высоту тела. Комменсал водных жуков.

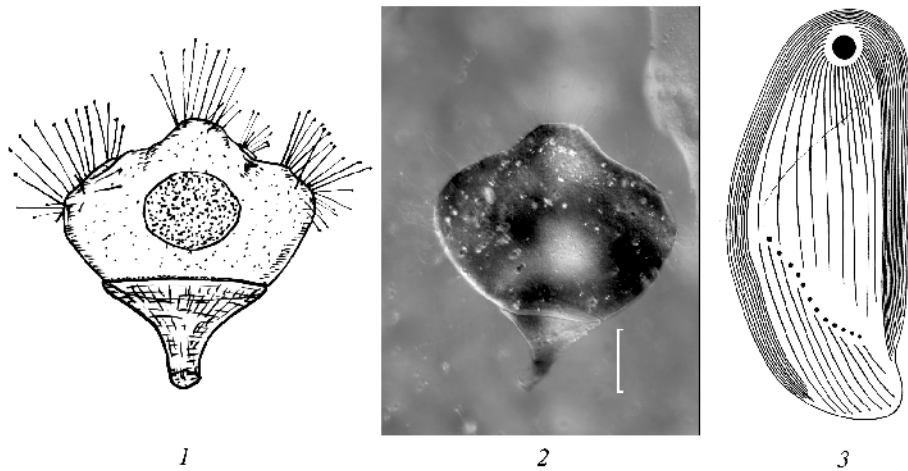


Рис. 52. *Discophrya ferrumequinum* (Ehrenberg, 1840):

1 — трофонт (оригинал; $\times 640$); 2 — трофонт на элитре жука (дифференциально-интерференционный контраст; оригинал; масштаб 50 мкм); 3 — бродяжка (по I. Guilcher, 1951)

Fig. 52. *Discophrya ferrumequinum* (Ehrenberg, 1840):

1 — trophont (original; $\times 640$); 2 — trophont on beetle elytron (differential interference contrast; original; scale bar 50 μm); 3 — swarmer (after I. Guilcher, 1951)

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 83—300, ширина тела — 109—370, длина щупалец — 40—58, размеры макронуклеуса — 70—100 \times 58—72.

Х о з я е в а. *Hydrous* sp., *Hydrobius* sp., *Hydrophilus piceus* (Linnaeus, 1758).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Редкий вид. Описан из водоемов Германии, затем найден во Франции в окрестностях г. Сет и в пресных водоемах США.

В Украине обнаружен нами на элитрах жука-гидрофилиды из озера в пойме р. Северский Донец у с. Богородичное Донецкой обл. (Довгаль, 1986), а также на *Hydrobius fuscipes* (Linnaeus, 1758) и *Agabus* sp. (определение хозяев Н.Н. Беляшевского) из болота в лесу возле с. Малая Уголька Тячевского р-на Закарпатской обл.

2. *DISCOPHRYA ASTACI* (CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859)

(рис. 53)

— *astaci* Claparede et Lachmann, 1859: 384 (*Podophrya*); Stein, 1859: 46 (*Acineta*); Bütschli, 1889: 1929 (*Tokophrya*); Collin, 1912: 370 (*Discophrya*); Matthes et al., 1988: 98; Довгаль, 1996: 23; Dovgal, 2002b: 259; Янковский, 1981: 110 (*Paradiscophrya*); 2007: 724; *inclinata* Kellicott, 1887: 229 (*Podophrya*); Bütschli, 1889: 1929 (*Tokophrya*); Collin, 1912: 370 (*Discophrya*).

Суктории с несплюснутым, почти цилиндрическим телом, часто с продольными складками кортекса. Длинные, тонкие, несократимые щупальца распределены по апикальной и базальной поверхностям тела. Макронуклеус эллипсоидный, вытянут вдоль продольной оси тела. Стебелек длинный, широкий, с поперечными складками и наплывами, равномерно расширяется по направлению к месту соединения с телом. Комменсал пресноводных декапод.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 60—83, ширина тела — 35—42, размеры макронуклеуса — 13—15 × 31—36, длина щупалец — 11—46, длина стебелька — 58—102, диаметр стебелька — 22—29.

Х о з я е в а. *Astacus leptodactylus*, *A. fluviatilis* Fabricius, 1775, *A. torrentium* (Schrank, 1803), *A. astacus*, *Cambarus* sp., *Cambarus affinis* (Say, 1817), *Orconectes limosus* (Rufinesque, 1817).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный пресноводный вид. Описан из водоемов Германии Ф. Штейном (Stein, 1859), который не дал виду научного названия. Найден в США на *Cambarus* sp. Нами (Dovgal, Grigorovich, 2000) обнаружен в Польше на *Orconectes limosus* из Мазурских озер (материал Е.Г. Бошко).

В водоемах Украины впервые найден Е.Г. Бошко (1980, 1981, 1983, 1986a—в, 1987) на *Astacus astacus* и *A. leptodactylus* из Киевского водохранилища и водоемов Правобережной Украины.

Нами найден в Украине на *Astacus leptodactylus* из р. Тетерев у с. Березцы Житомирской обл., в пойменном озере на левом берегу р. Днепр у г. Киев, в р. Горынь у г. Славути Хмельницкой обл., с. Деражное Ровенской обл. и р. Случь у г. Новоград-Волынский Житомирской обл.

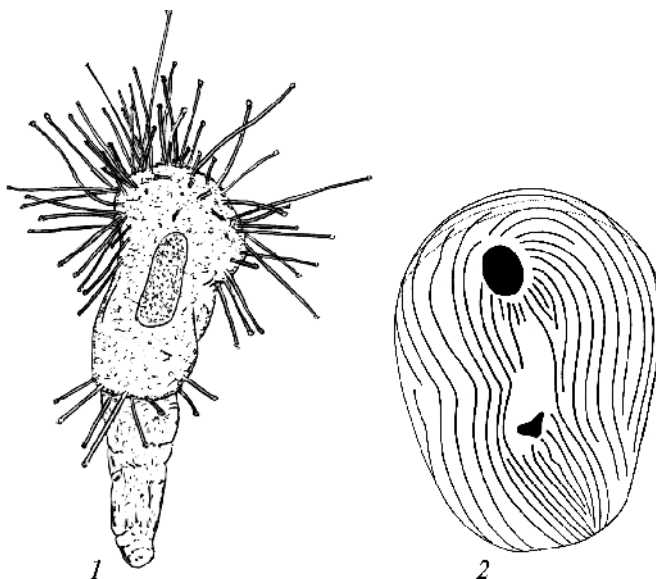


Рис. 53. *Discophrya astaci* (Claparede et Lachmann, 1859):

1 — трофонт (оригинал; ×640);
2 — бродяжка (по I. Guilcher, 1951)

Fig. 53. *Discophrya astaci* (Claparede et Lachmann, 1859):

1 — trophont (original; ×640);
2 — swarmer (after I. Guilcher, 1951)

3. *DISCOPHRYA COPERNICIANA* WIETRZYKOWSKI, 1914
(рис. 54)

— *copernicana* Wietrzykowski, 1914: 666 (*Discophrya*); Довгаль, 1987: 4; 1996: 21; Matthes et al., 1988: 115; Dovgal, 2002b: 259; *guilcheræ* Matthes, 1954d: 81 (*Discophrya*).

Суктории с плоским, дисковидным, несколько суженным книзу телом. Щупальца относительно короткие, прямые, булавовидные, собраны в 7—12 пучков на апикальном краю тела. Стебелек длинный, прямой, в верхней части имеет чашевидное расширение. Макронуклеус крупный, округлый, центральный, несколько вытянут вдоль поперечной оси тела. Сократительных вакуолей 8—12, они расположены вдоль верхнего края тела. Бродяжки плоские, подошвообразные, реснички покрывают всю их вентральную поверхность, за исключением скопулоида и небольшой треугольной зоны (Plachter, 1979). Дорсальная поверхность бродяжки почти лишена ресничек, кроме продольного ряда длинных ресничек.

Р а з м е р ы (мкм): высота тела — 80—95, ширина тела — 150—180, длина щупалец — 37—44, размеры макронуклеуса — 32—35 × 45—61, длина стебелька — 150—270, диаметр стебелька — 10—15, размер бродяжки — 208 × 80 (Plachter, 1979), размер макронуклеуса бродяжки — 54 × 15.

Х о з я е в а. *Helochares* sp., *Enochrus ochropterus* (Marsham, 1802), *E. testaceus* (Fabricius, 1801) — типовой хозяин, *Haliplus fluviatilis* Aubé, 1836.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан (Wietrzykowski, 1914) с *Enochrus testaceus* из Городецких прудов в с. Дроздовичи возле г. Львов (типичное местонахождение) (Nusbaum-Hilarowicz, 1915). Позже (Matthes, 1954d) описан под синонимичным названием *Discophrya guilcheræ* Matthes, 1954 из водоемов Германии.

Нами найден на неопределенных гидрофилидах из водоема-охладителя ЧАЭС (г. Припять) и р. Коломак у с. Верхолы Полтавской обл. Также найден на *Enochrus* sp. из оз. Нобель у с. Нобель Ровенской обл.; на *Helodes* sp. из оз. Хотин у с. Тимановка Сумской обл.; на *Helochares* sp. из пойменного озера у р. Горынь возле с. Великие Цепцевичи Ровенской обл. и оз. Старая Десна у с. Макошино Черниговской обл.; на *Enochrus* sp., *Helochares* sp. и *Hydrous* sp. из оз. Любязь у с. Любязь Волынской обл. (определение хозяев А.Г. Шатровского).

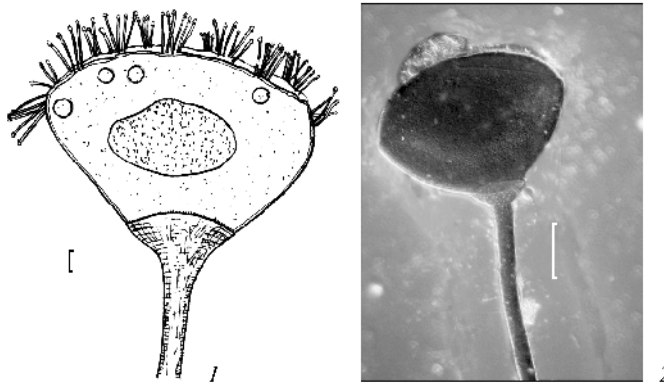


Рис. 54. *Discophrya copernicana* Wietrzykowski, 1914: 1 — трофонт (оригинал; масштаб 10 мкм); 2 — трофонт на элитре жука (дифференциально-интерференционный контраст; оригинал; масштаб 50 мкм)

Fig. 54. *Discophrya copernicana* Wietrzykowski, 1914: 1 — trophont (original; scale bar 10 μ m); 2 — trophont on beetle elytron (differential interference contrast; original; scale bar 50 μ m)

4. *DISCOPHRYA COTHURNATA* (WEISSE, 1847) (рис. 55)

— *cothurnata* Weisse, 1847: 228 (*Acineta*); Claparede, Lachmann, 1859: 383 (*Podophrya*); Lachmann, 1859: 92 (*Discophrya*); Collin, 1912: 366; Matthes et al., 1988: 97; Довгаль, 1996: 23; Dovgal, 2002b: 259; Bütschli, 1889: 1842 (*Tokophrya*); Янковский, 1981: 110 (*Ferodiscophrya*); *lata* Rieder, 1936a: 375 (*Discophrya*).

Суктории с дисковидным, латерально сплюснутым телом. Стебелек короткий, продольно исчерченный, слабо расширен в верхней части. Щупальца не собраны в пучки, распределены по апикальному краю тела. Макронуклеус вытянут вдоль поперечной оси тела или подковообразный. Имеется до 8 сократительных вакуолей, расположенных вдоль апикального края тела. Перифитонный вид, встречается в активном или очистных сооружениях.

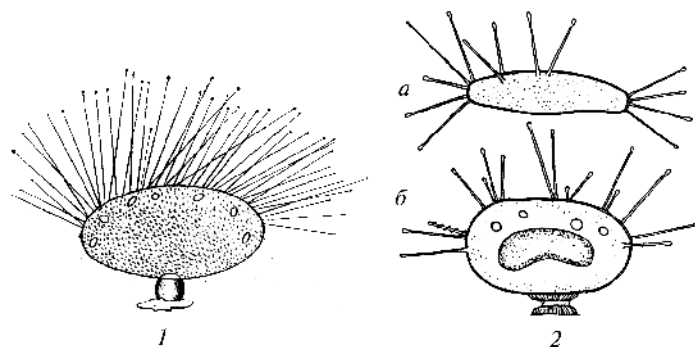


Рис. 55. *Discophrya cothurnata* (Weisse, 1847):

1 — по J.F. Weisse, 1847; 2 — по J. Rieder, 1936a (a — вид сверху; б — вид сбоку)

Fig. 55. *Discophrya cothurnata* (Weisse, 1847):

1 — after J.F. Weisse, 1847; 2 — after J. Rieder, 1936a (a — dorsal view; б — frontal view)

Размеры (мкм): длина тела — 38—127, ширина тела — 54—181, длина щупалец — 127.

Распространение. Вид описан (Weisse, 1847) из пресных водоемов в окрестностях г. Санкт-Петербург (Россия, типовое местонахождение), затем отмечен в водоемах Германии.

Для Украины приведен Н.А. Кеппенем (1888а) без указания места находки, а также Л.П. Истоминой и соавт. (1978) для очистных сооружений г. Харьков.

5. *DISCOPHRYA CYBISTRICOLLIN*, 1912 (рис. 56)

— *cybistri* Collin, 1912: 369 (*Discophrya*); Matthes, 1954b: 109; Matthes et al., 1988: 101; Янковский, 1981: 110 (*Misacineta*); Довгаль, 1996: 23; Dovgal, 2002b: 260; *acilii* Collin, 1912: 369 (*Discophrya*); Янковский, 1981: 110 (*Misacineta*); Довгаль, 1996: 23; Dovgal, 2002b: 260.

Суктории с асимметричным, часто отклоненным вбок (расположенным параллельно субстрату) телом. Стебелек короткий, цилиндрический, со слабо расширенной верхней частью, которая часто погружена в тело трофонта. Щупальца короткие, сократимые, равномерно распределены по апикальному краю тела, иногда собраны в два пучка. Макронуклеус обычно лентовидный, изогнутый, у мелких особей может быть округлым. Сократительных вакуолей 2—3.

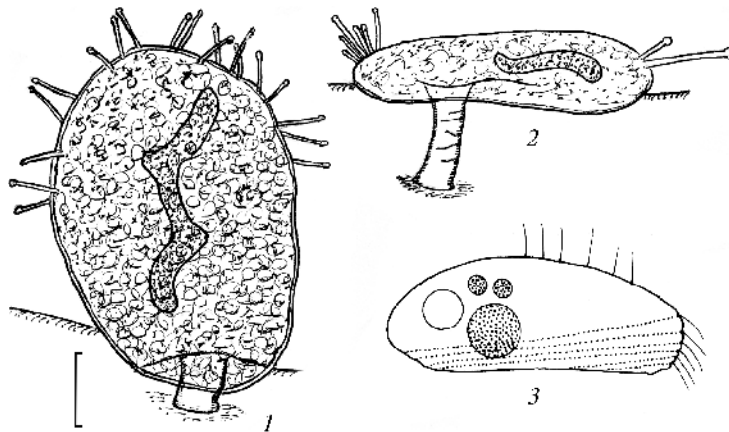


Рис. 56. *Discophrya cybistri* Collin, 1912:

1—2 — трофонты (оригинал; масштаб 10 мкм); 3 — бродяжка (по D. Matthes, 1982)

Fig. 56. *Discophrya cybistri* Collin, 1912:

1—2 — trophonts (original; scale bar 10 μ m); 3 — swarmer (after D. Matthes, 1982)

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 16—69, ширина тела — 46—62, длина шупалец — 7—18, длина стебелька — 7—15, диаметр стебелька — 3—9.

Х о з я е в а. *Coelambus* sp., *Hydroporus* sp., *Graptodytes* sp., *Agabus* sp., *Platambus* sp., *Ilybius* sp., *Hydaticus* sp., *Graphoderes* sp., *Dytiscus* sp., *Cybister* sp., *Hyphydrus ovatus* (Linnaeus, 1761), *Peltodytes caesus* (Duftschmid, 1805), *Rhantus bistriatus* (Bergstraesser, 1778), *R. notatus* (Fabricius, 1781), *R. exoletus* Newbery et Sharp, 1915, *Plea leachi*, *Acilius sulcatus* (Linnaeus, 1758), *A. canaliculatus* (Nicolai, 1822), *Ilybius fuliginosus* (Fabricius, 1792), *Platambus maculatus* (Linnaeus, 1758), *Eriglenus undulatus* Schrank, 1776.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Редкий вид. Описан из водоемов в окрестностях г. Сет (Франция, типовое местонахождение), затем отмечен в водоемах Германии и США.

Для Украины впервые указан В.В. Иванцовым (1987) среди комменсалов *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758), однако обнаружение вида, специфичного к водным жукам, на моллюсках представляется нам сомнительным (Довгаль, 1988).

Нами вид найден на *Ilybius* sp. из водоема у с. Липляво Каневского р-на Черкасской обл. (материал Н.С. Яковенко) и из озера в пойме р. Случь у с. Прислучь Ровенской обл.; на *I. fuliginosus* из р. Свича у с. Вышков Ивано-Франковской обл.; на *Platambus maculatus* из р. Озерная у с. Озерное Межгорского р-на Закарпатской обл.; на *I. ater* из р. Звизданы (зона ЧАЭС); на *Eriglenus undulatus* из р. Волк у пгт Летичев Хмельницкой обл.; на *Rhantus notatus*, *R. exoletus* и *Acilius canaliculatus* из озера в пойме р. Горынь у с. Великие Цепцевичи Ровенской обл.; на *R. bistriatus* из р. Зульня у с. Грушовка Ровенской обл.; на *Hyphydrus ovatus* из оз. Вербень в пойме р. Десна у с. Спасское Черниговской обл. (определение хозяев Н.Н. Беляшевского).

Как отмечалось, А.В. Янковский указал *Discophrya cybistri* в качестве типового вида рода *Misacineta*, предложенного для сукторий с нетипичной бродяжкой, близкой по морфологии к телотроху перитрих. Впоследствии было установлено, что Б. Колла действительно описал телотрох перитрихи как бродяжку *D. cybistri*.

Б. Колла (Collin, 1912) описал близкий к *Discophrya cybistri* вид сукторий с жука *Acilius sulcatus* в качестве нового вида *D. acilii* Collin, 1912. В диагнозе этого вида единственным отличием от *D. cybistri* автор указал отсутствие альвеолярного слоя под пелликулой. Данный признак ненадежен при таком высоком уровне полиморфизма, который характерен для *D. cybistri* (Matthes, 1954b). В связи с этим Д. Маттес свел название *D. acilii* в синонимы *D. cybistri*.

6. *DISCOPHRYA CYLINDRICA* (PERTY, 1852) (рис. 57)

— *cylindrica* Perty, 1852: 160 (*Acineta*); Claparede, Lachmann, 1859: 384 (*Podophrya*); Bütschli, 1889: 1929 (*Tokophrya*); Collin, 1912: 372 (*Discophrya*); Matthes et al., 1988: 100; Довгаль, 1996: 23; Dovgal, 2002b: 259; Янковский, 1981: 111 (*Peridiscophrya*).

Суктории с несплюснутым, вытянутым, цилиндрическим телом, несколько расширенным в верхней и нижней частях. Стебелек короткий. Щупальца расположены только на апикальной поверхности тела, не собраны в пучки. Макронуклеус эллипсоидный. Пресноводный перифитонный вид.

Размеры (мкм): длина тела — 50—115, ширина тела — 20—40, длина стебелька — 6—12.

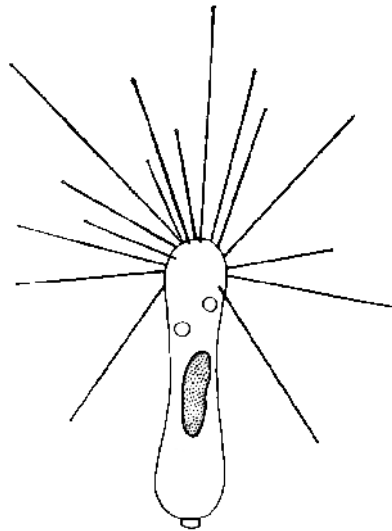
Следует отметить, что авторские описание и рисунки вида не очень качественные. В литературе в основном приводятся более поздние описание и рисунок *Discophrya cylindrica* К.С. Мережковского (1877). В связи с этим статус вида требует уточнения.

Распространение. Редкий вид. Описан из водоемов Швейцарии. Найден в Германии и России.

В Украине найден П.Н. Бучинским (1895, 1897) в Хаджибейском лимане Черного моря.

Рис. 57. *Discophrya cylindrica* (Perty, 1852) (по К.С. Мережковский, 1877)

Fig. 57. *Discophrya cylindrica* (Perty, 1852) (after К.С. Мережковский, 1877)



7. *DISCOPHRYA ELONGATA* (CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859) (рис. 58)

— *elongata* Claparede et Lachmann, 1859: 383 (*Podophrya*); Bütschli, 1889: 1843 (*Tokophrya*); Collin, 1911: 440 (*Discophrya*); Matthes et al., 1988: 93; Довгаль, 1996: 21; Dovgal, 2002b: 260; *elongata* var. *scyphostyla* Collin, 1912: 371 (*Discophrya*); *scyphostyla* Penard, 1920: 166 (*Discophrya*); Довгаль, 1996: 21; Dovgal, 2002b: 260; Янковский, 1981: 111 (*Epidiscophrya*); *elongatum* Янковский, 1981: 111 (*Multifasciculatum*); *spatulata* Rieder, 1936a: 374 (*Discophrya*); Янковский, 1981: 111 (*Epidiscophrya*); *Rhabdophrya* sp. 1 Банина, 1984: 183 syn. n.; *Rhabdophrya* sp. 2 Банина, 1984: 183 syn. n.; *minuta* Nozawa, 1938: 250 (*Discophrya*) syn. n.; Довгаль, 1996: 22; Dovgal, 2002b: 260; *minutus* Янковский, 1981: 111 (*Multifasciculatum*) syn. n.; *cothurnata* Wu et al., 2006: 311 (*Discophrya*) syn. n.

Суктории с сильновытянутым, латерально сплюснутым телом. Щупальца расположены на апикальном краю тела, иногда имеются 3—5 латеральных пучков или одиночные латеральные щупальца. Макронуклеус округлый либо

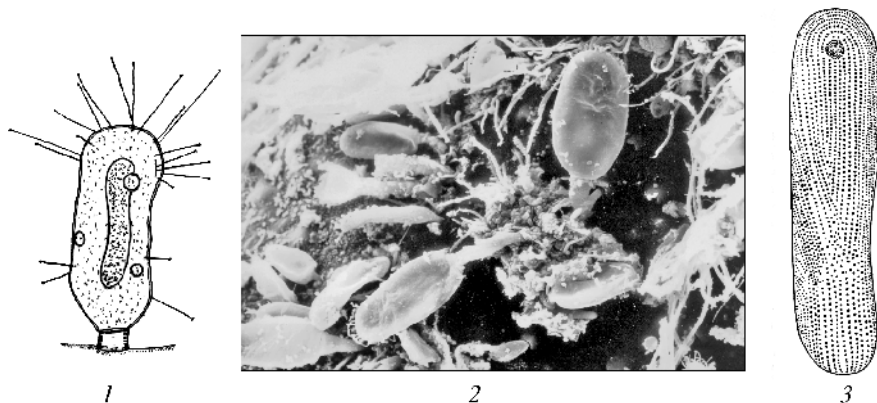


Рис. 58. *Discophrya elongata* (Claparede et Lachmann, 1859):

1 — трофонт с коротким стебельком (оригинал; $\times 640$); 2 — трофонты на поверхности ноги *Ranatra linearis* (сканирующая электронная микроскопия; оригинал; $\times 680$); 3 — бродяжка (по I. Guilcher, 1951)

Fig. 58. *Discophrya elongata* (Claparede et Lachmann, 1859):

1 — trophont with short stalk (original; $\times 640$); 2 — trophonts at the leg surface of *Ranatra linearis* (scanning electron microscopy; original; $\times 680$); 3 — swarmer (after I. Guilcher, 1951)

эллипсоидный, вытянут вдоль продольной оси тела. Стебелек разной длины, без расширений или чашевидно расширен в верхней части, цилиндрический, часто продольно или поперечно исчерченный. Сократительных вакуолей 3—6. Комменсал водных насекомых, моллюсков. Перифитонный вид, встречается в активном или очистных сооружениях.

Размеры (мкм): длина тела — 30—101, ширина тела — 15—46, толщина тела — 15—18, размеры макронуклеуса — 6—62 \times 5—20, диаметр сократительных вакуолей — 3—7, длина щупалец — 7—51, длина стебелька — 8—102, диаметр стебелька — 4—12.

Для *Discophrya elongata* характерна крайне высокая степень полиморфизма по длине и структуре стебелька, а также форме макронуклеуса в зависимости от субстрата, вида хозяина, локализации на теле хозяина и т. п., что отразилось в номенклатурной истории вида (Mariño-Pérez et al., 2011a).

Вид описан Э. Клапареде и Й. Лахманном (Claparede, Lachmann, 1959) по материалу с раковин моллюсков *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758), и уже эти авторы отмечали наличие изменчивости по длине стебелька. Высокую степень изменчивости по размерам, длине стебелька и форме макронуклеуса отмечал Б. Колла (Collin, 1911). Также он (Collin, 1912) описал вариант *Discophrya elongata* var. *scyphostyla* Collin, 1912 с моллюсков *Contectiana contecta* (Millet, 1813), для которого характерно наличие короткого стебелька с чашевидным расширением верхней части. Э. Пенар (Penard, 1920) использовал название варианта уже как видовое, после чего вид в комбинации названий *D. scyphostyla* Collin, 1912 был принят в наших работах (Довгаль, 1996; Dovgal, 2002b) и в работе А.В. Янковского (1981). Как отмечалось, А.В. Янковский указал этот вид в качестве типового вида своего рода *Epidiscophrya*.

В работе Д. Маттеса и соавт. (Matthes et al., 1988) название *Discophrya scyphostyla* сведено в синонимы *D. elongata*.

Й. Ридер (Rieder, 1936a) независимо от Э. Пенара описал новый вид сукторий — *Discophrya spatulata* Rieder, 1936 — со сходной с *D. elongata* морфологией. Этот вид также был принят некоторыми авторами как валидный (Янковский, 1981; Dovgal, 2002b).

Однако специальное исследование изменчивости *Discophrya elongata* (Mariño-Pérez et al., 2011b) показало, что данные особенности морфологии представляют собой случаи внутривидовой изменчивости, поэтому название *D. spatulata* сведено в синонимы *D. elongata*.

Н.Н. Банина (1984) приводит рисунки особей *Discophrya elongata* из аэротенков очистных сооружений, которых она ошибочно определила как представителей морских сукторий-вермигеммин рода *Rhabdophrya* (Chatton et Collin, 1910). Соответственно, *Rhabdophrya* sp. 1 и *Rhabdophrya* sp. 2 (Банина, 1984) являются синонимами *D. elongata*.

К. Нозава (Nozawa, 1938) описал с раковин пресноводных брюхоногих моллюсков новый вид сукторий — *Discophrya minuta* Nozawa, 1938, который упоминается как валидный во многих сводках по сукториям (Янковский, 1981; Matthes et al., 1988; Довгаль, 1996; Dovgal, 2002b).

Однако морфологические особенности данного вида соответствуют таковым короткостебельчатых особей *Discophrya elongata*, которые также были найдены на моллюсках. Размерные характеристики *D. minuta* тоже укладываются в диапазон изменчивости *D. elongata*, недавно изученной на материале из Мексики (Mariño-Pérez et al., 2011b). В связи с этим *D. minuta* Nozawa, 1938 *syn. n.* считается нами младшим синонимом *D. elongata*.

В работе Л. Ву и соавт. (Wu et al., 2006) *Discophrya elongata* из пресных водоемов Китая ошибочно определена как *D. cothurnata*. Соответственно, *D. cothurnata* Wu et al., 2006 *syn. n.* — младший синоним *D. elongata*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный вид. Описан из водоемов Франции, найден в Германии, России, США, Аргентине, Мексике, Японии и Китае.

В водоемах Украины найден нами на *Ranatra linearis* из пойменного озера на левом берегу р. Снов у г. Седнев Черниговской обл.; на *Ceratophyllum demersum*, стеклах обрастания и *Riccia* sp. из пруда в Феофании в окрестностях г. Киев; на *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758) из озера в пойме р. Южный Буг у с. Солгутово Гайворонского р-на Кировоградской обл.; на *Hydrophilus aterrimus* (Eschscholtz, 1822) из р. Припять у с. Нобель Ровенской обл.; на *R. linearis* из водоема у с. Липляво Каневского р-на Черкасской обл. (материал Н.С. Яковенко), из р. Тетерев у с. Харитоновка Житомирской обл., из р. Припять у с. Хойно, из оз. Любязь у с. Любязь Волынской обл., из р. Днепр у г. Киев, р. Горынь у сел Збуж и Дюксин Ровенской обл.; на *Bithynia tentaculata* (определение А.В. Корнюшина) из старицы р. Десна у г. Остер Черниговской обл., из р. Псел у с. Сары Полтавской обл.; на *Bythynia* sp. из оз. Гулянское у с. Хабары Волынской обл.; на *Argyroneta aquatica* (Clerck, 1757) из оз. Любязь у с. Любязь Волынской обл.

8. *DISCOPHRYA GESSNERI* MATTHES, 1954 (рис. 59)

— *gessneri* Matthes, 1954a: 195 (*Discophrya*); Matthes et al., 1988: 129; Довгаль, 1996: 23; Dovgal, 2002b: 260; Янковский, 1981: 112 (*Cyathodiscophrya*).

Суктории с асимметричным, уплощенным телом. Щупальца не собраны в пучки, булавовидные, с расширенными основаниями, расположены на апикальном краю тела. Макронуклеус округлый. Стебелек короткий, его апикальная часть чашевидно расширена и покрывает около 1/4 нижней части тела. Специфичный комменсал реофильных клопов рода *Aphelocheirus*.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 20—42, ширина тела — 17—36, длина щупалец — около 60.

Х о з я е в а. *Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1794) — типовой хозяин.

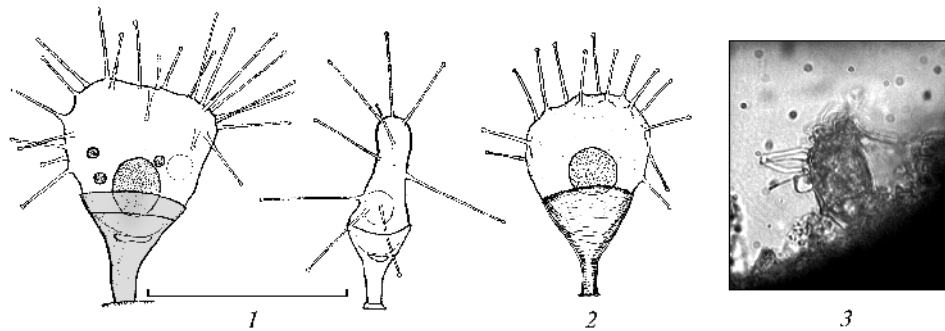


Рис. 59. *Discophrya gessneri* Matthes, 1954:

1 — трофонты (по D. Matthes, 1954a; масштаб 50 мкм); 2 — трофонт (оригинал; ×640); 3 — трофонт на элитре *Aphelocheirus aestivalis* (оригинал; ×640)

Fig. 59. *Discophrya gessneri* Matthes, 1954:

1 — trophonts (after D. Matthes, 1954a; scale bar 50 μm); 2 — trophont (original; ×640); 3 — trophont at elytrae of *Aphelocheirus aestivalis* (original; ×640)

Распространение. Вид описан из водоемов Германии. В Украине найден нами на *Aphelocheirus aestivalis* из р. Уборть у с. Копище Житомирской обл. и р. Псел у сел Малый Перевоз и Каменное Полтавской обл.

9. *DISCOPHRYA HELMIDIS* MATTHES, 1954 (рис. 60)

— *helmidis* Matthes, 1954d: 77 (*Discophrya*); Matthes et al., 1988: 121; Довгаль, 1996: 23; Dovgal, 2002b: 260; Янковский, 1981: 110 (*Venodiscophrya*).

Суктории с дисковидным, вытянутым телом. Стебелек короткий, возле прикрепления к субстрату цилиндрический, дальше резко расширяется в конус, на его расширенной части имеется много поперечных складок. Немногочисленные булавовидные щупальца равномерно распределены по всему краю тела. Макронуклеус округлый, несколько вытянутый. Имеется до 8 микронуклеусов. Сократительных вакуолей 2—4.

Размеры (мкм): длина тела — 19—50, ширина тела — 15—42, длина стебелька — 7—30.

Хозяева. *Helmis* sp., *Limnius* sp., *Latelmis* sp., *Riolus* sp., *Hydraena* sp., *Anacaena limbata* (Fabricius, 1792).

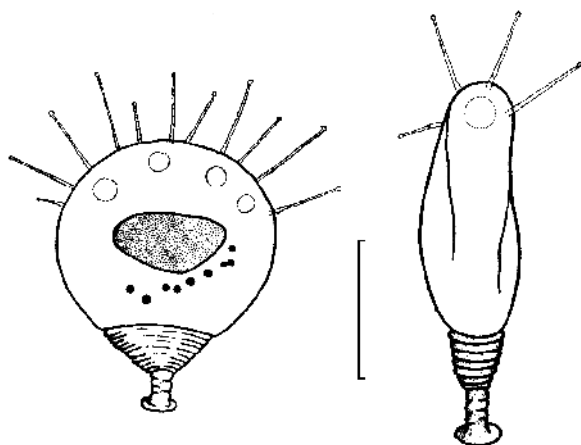


Рис. 60. *Discophrya helmidis* Matthes, 1954 (по D. Matthes, 1954d; масштаб 50 мкм)

Fig. 60. *Discophrya helmidis* Matthes, 1954 (after D. Matthes, 1954d; scale bar 50 μm)

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан из водоемов Германии (Matthes, 1954d), также найден в горных водоемах Черногории и Турции (Dovgal, Pesic, 2012).

В Украине найден нами на *Hydroporus* sp. из горного ручья у г. Петрас; на *Hydraena* sp. из ручья у с. Зеленое Верховинского р-на Ивано-Франковской обл.; на *Agabus* sp. из ручья у с. Днистривцы (определение хозяев Н.Н. Беляшевского).

10. *DISCOPHRYA HELOPHORI* MATTHES ET PLACHTER, 1975
(рис. 61)

— *helophori* Matthes et Plachter, 1975: 6 (*Discophrya*); Matthes et al., 1988: 122; Довгаль, 1996: 22; Dovgal, 2002b: 260; Янковский, 1981: 110 (*Venodiscophrya*).

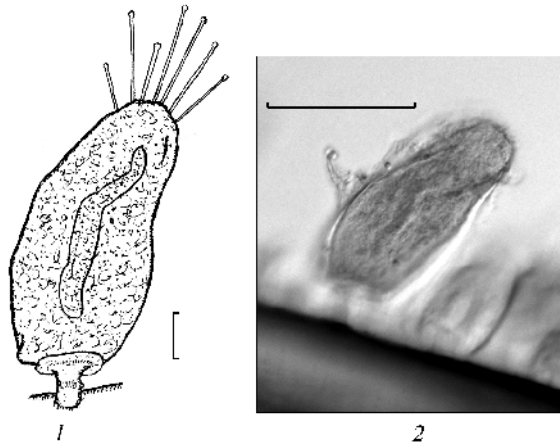
Суктории с асимметричным, вытянутым, уплощенным телом. Стебелек короткий, с дисковидным апикальным расширением. Щупальца собраны в один пучок на вершине тела. Макронуклеус лентовидный, вытянут вдоль продольной оси тела. Сократительных вакуолей 3–11. Комменсал водных жуков.

Рис. 61. *Discophrya helophori* Matthes et Plachter, 1975:

1 — трофонт (оригинал; масштаб 10 мкм); 2 — трофонт (дифференциально-интерференционный контраст; оригинал; масштаб 50 мкм)

Fig. 61. *Discophrya helophori* Matthes et Plachter, 1975:

1 — trophont (original; scale bar 10 μm); 2 — trophont (differential interference contrast; original; scale bar 50 μm)



Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 58–81, ширина тела — 43–53, размеры макронуклеуса — 9–12 × 26–63, длина щупалец — 25–60, длина стебелька — 14–16, диаметр стебелька — 6–12, диаметр опорной пластинки — 22–25.

Х о з я е в а. *Rhantus exoletus*, *Helophorus aquaticus* (Linnaeus, 1758), *H. grandis* Illiger, 1798.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Редкий вид. Описан из водоемов Германии.

В водоемах Украины найден нами на *Rhantus exoletus* (определение хозяина Н.Н. Беляшевского) из оз. Любязь у с. Любязь Волынской обл.

11. *DISCOPHRYA LACCOBII* MATTHES, 1954 (рис. 62)

— *laccobii* Matthes, 1954a: 197 (*Discophrya*); Matthes et al., 1988: 131; Довгаль, 1996: 22; Dovgal, 2002b: 260; Янковский, 1981: 112 (*Syathodiscophrya*).

Суктории с вытянутым, несколько расширенным сверху, сплюснутым, асимметричным телом. Стебелек короткий, изогнутый, с поперечными складками и хорошо развитым чашевидным апикальным расширением.

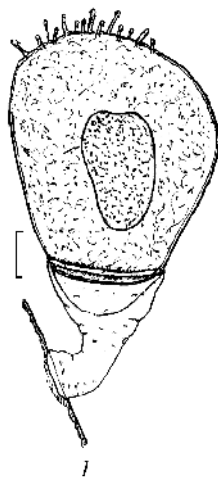


Рис. 62. *Discophrya laccobii* Matthes, 1954:

1 — трофонт (оригинал; масштаб 10 мкм); 2 — трофонт (дифференциально-интерференционный контраст; оригинал)

Fig. 62. *Discophrya laccobii* Matthes, 1954:

1 — trophont (original; scale bar 10 μm); 2 — trophont (differential interference contrast; original)

Между базальной частью клеточного тела и дном расширения часто заметен зазор. Имеется один субапикальный пучок щупалец. Макронуклеус округлый, крупный. Сократительных вакуолей 2—5. Комменсал водных жуков.

Размеры (мкм): высота тела — 60—77, ширина тела — 47—60, размеры макронуклеуса — 14—16 × 28—35, длина щупалец — 4—7, длина стебелька — 38—45, диаметр стебелька в средней части — 10—12, ширина чашевидного расширения стебелька — 30—38.

Хозяева. *Hyphydrus ovatus*, *Laccobius minutus* (Linnaeus, 1758), *L. striatulus* (Fabricius, 1801), *L. bipunctatus* (Fabricius, 1775), *L. sinuatus* Motschulsky, 1849, *Enochrus quadripunctatus* (Herbst, 1797).

Распространение. Вид описан из водоемов Германии.

В Украине найден нами на *Laccobius sinuatus* из р. Днестр у с. Униж Ивано-Франковской обл.; на *Laccobius* sp. из р. Южный Буг у г. Ладыжин Винницкой обл. и оз. Любязь у с. Любязь Волынской обл.; на *Enochrus quadripunctatus* из р. Южный Буг в окрестностях г. Хмельницкий; на *L. minutus* из р. Псел у с. Малый Перевоз Полтавской обл.; на *H. ovatus* из пойменного озера на левом берегу р. Припять у с. Хойно (определение хозяев Н.Н. Беляшевского).

12. DISCOPHRYA LICHTENSTEINII (CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859)

(см. рис. 1, 1; 5, 5б; 63)

— *lichtensteinii* Claparede et Lachmann, 1859: 384 (*Podophrya*); Bütschli, 1889: 1847 (*Tokophrya*); Collin, 1912: 369 (*Discophrya*); Matthes et al., 1988: 104; Довгаль, 1996: 22; Dovgal, 2002b: 260; Янковский, 1981: 110 (*Venodiscophrya*); *graphoderis* Jankowski, 1981: 110 (*Venodiscophrya*) syn. n.; *graptodytes* Jankowski, 1981: 110 (*Venodiscophrya*) syn. n.; *haliplis* Jankowski, 1981: 110 (*Venodiscophrya*) syn. n.; *potamonectis* Jankowski, 1981: 110 (*Venodiscophrya*) syn. n.; *brychiis* Jankowski, 1981: 110 (*Venodiscophrya*) syn. n.; *cybistericola* Jankowski, 1981: 110 (*Venodiscophrya*) syn. n.; *cybistericola* Довгаль, 1987: 4 (*Discophrya*) syn. n.; *hyphydri* Wrzesniowski, 1877: 268 (*Acineta*) syn. n.; *wrzesniowskii* Kent, 1881: 817 (*Acineta*); Янковский, 1981: 110 (*Venodiscophrya*); Довгаль, 1987: 4 (*Discophrya*); 1996: 22; Dovgal, 2002b: 260; *brachystyla* Kormos, 1938a: 34 (*Discophrya*); Янковский, 1981: 110 (*Venodiscophrya*).

Суктории со сплюснутым, вытянутым или дисковидным телом. Щупальца прямые, булавовидные, сократимые, способны втягиваться внутрь тела, не собраны в пучки, расположены по всему краю тела, у многих особей

только в апикальной части. Стебелек разной длины, прямой, с поперечными складками и наплывами, равномерно расширен кверху. Макронуклеус округлый либо вытянутый. Сократительных вакуолей 1–2. Комменсал водных жуков, клопов и клещей.

Размеры (мкм): длина тела — 25–180, ширина тела — 15–160, размеры макронуклеуса — 5–7 × 12–16, длина стебелька — 17–192, диаметр стебелька — 4–7, длина щупалец — 6–28.

Хозяева. *Potamonectes* sp., *Cybister* sp., *Graphoderes* sp., *Halipilus* sp., *Pelto-dytes* sp., *Brychius* sp., *Coelambus impressopunctatus* (Schaller, 1783), *Potamonectes elegans* Guignot, 1949, *Dytiscus circumflexus* Fabricius, 1801, *Hyphydrus ovatus*, *H. bicolor* (Kirby, 1837), *Hydaticus seminiger* (Degeer, 1774), *Nepa cinerea*, *Ranatra linearis*, *Ambrysus* sp., *Protzia* sp., *Torrenticola barsica* (Szalay, 1933).

Вид полиморфный. Д. Маттес (Matthes, 1954c) описал несколько форм с разных видов хозяев. А.В. Янковский (1981), вероятно исходя из своих представлений о видовой специфичности комменсальных инфузорий, придал формам Д. Маттеса статус самостоятельных видов, которые отнес к роду *Venodiscophrya*. Один из этих видов принимался нами (Довгаль, 1987) в комбинации *Discophrya cybistericola* Jankowski, 1981.

Однако изучение изменчивости вида (Довгаль, Кочин, 1995) показало, что для *Discophrya lichtensteinii* характерен существенный полиморфизм, в первую очередь по длине стебелька, даже при разной локализации на одной особи хозяина, а не только на разных видах хозяев. В связи с этим нет оснований для придания видового статуса особям с разных видов хозяев. Названия *Venodiscophrya graphoderis* Jankowski, 1981, *V. graptodytes* Jankowski, 1981, *V. haliplis* Jankowski, 1981, *V. potamonectis* Jankowski, 1981, *V. brychiis* Jankowski, 1981, *V. cybistericola* Jankowski, 1981 являются синонимами *D. lichtensteinii*.

В.С. Кент (Kent, 1881) посчитал, что вид сукторий, который А. Вржешневский (Wrzesniowsky, 1877) определил как *Acineta hyphydri* Stein, 1859, является новым для науки и описал его под названием *Acineta wrzesniowslii* Kent, 1881. А.В. Янковский (1981) отнес этот вид к своему роду *Venodiscophrya*. Д. Маттес и соавт. (Matthes et al., 1988) считали это название младшим синонимом *D. lichtensteinii*. Нами (Довгаль, 1987; Dovgal, 2002b) вид также принимался в

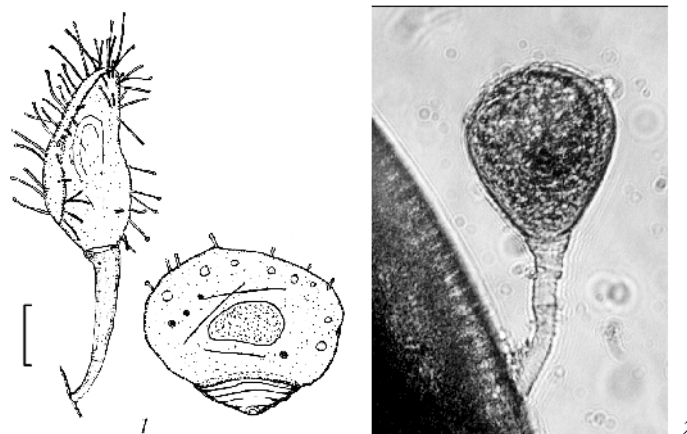


Рис. 63. *Discophrya lichtensteinii* (Claparede et Lachmann, 1859):
1 — трофонты (оригинал; масштаб 10 мкм); 2 — трофонт на элитре жука (оригинал; ×640)

Fig. 63. *Discophrya lichtensteinii* (Claparede et Lachmann, 1859):
1 — trophonts (original; scale bar 10 μm); 2 — trophont at beetle elytron (original; ×640)

связи с тем, что, судя по рисунку А. Вржешневского, у его представителей стебелек не расширяется кверху, как у *D. lichtensteinii*, а цилиндрический и продольно исчерченный по всей длине. Однако, по нашим данным, подобная изменчивость в морфологии стебелька является внутривидовой, поэтому мы, как и Д. Маттес и соавт., считаем название *A. wrzesniowslii* младшим синонимом *D. lichtensteinii*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный вид. Найден в водоемах Германии, Мексики, Турции, Ирана (Dovgal, Pesic, 2012).

В Украине найден нами на *Huphydrus ovatus* в пойменном озере на левом берегу р. Днепр в окрестностях г. Киев, в оз. Хотин у с. Тимановка Сумской обл., в пойменном озере и р. Горынь у сел Збуж и Великие Цепцевичи Ровенской обл., в р. Зульня у с. Грушовка Ровенской обл., в старице р. Горынь у г. Славута Хмельницкой обл., в старице р. Канал Бениский у с. Хилин Ровенской обл., в р. Стырь у с. Пониковица Бродского р-на Львовской обл., в р. Припять у с. Почапы Волынской обл., в оз. Святое у с. Залухов Волынской обл., в р. Смячь у с. Политрудня Городнянского р-на Черниговской обл., в водоеме-охладителе ЧАЭС у г. Припять Киевской обл., в пойменном озере у р. Псел у устья р. Ольшанка, в пойменном озере у р. Снов у г. Седнев Черниговской обл., в старице р. Десна у г. Остер Черниговской обл.; на *Plealeachi* в пойменном озере на левом берегу р. Днепр в окрестностях г. Киев, в р. Унава у пгт Фастов Киевской обл.; на *Acilius* sp. в пойменном озере у р. Днепр у с. Липляво Каневского р-на Черкасской обл. (материал Н.С. Яковенко); на *Agabus* sp. из озера в урочище Лисички у г. Петрас Закарпатской обл.; на *Hydaticus seminiger* в пойменном озере у р. Псел у с. Перевоз и на *Ranatra linearis* в пойменном озере у р. Горынь у сел Великие Цепцевичи и Збуж Ровенской обл. (определение хозяев Н.Н. Беляшевского).

13. *DISCOPHYRYA OCHTHEBII* MATTHES, 1954 (рис. 64)

— *ochthebii* Matthes, 1954d: 80 (*Discophrya*); Matthes et al., 1988: 119; Довгаль, 1996: 22; Dovgal, 2002b: 260; Янковский, 1981: 110 (*Venodiscophrya*).

Дисковидные суктории с округлым или вытянутым в ширину телом. Большое количество длинных, сократимых щупалец расположено по краю тела. Макронуклеус центральный, округлый или вытянутый. Характерно наличие большого числа сократительных вакуолей (12–29), распределенных

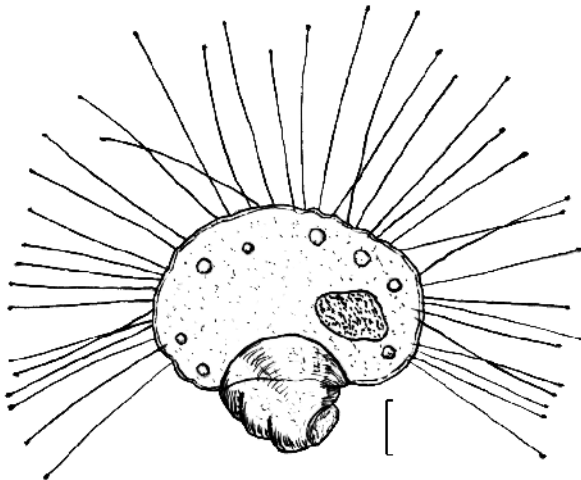


Рис. 64. *Discophrya ochthebii* Matthes, 1954 (оригинал; масштаб 10 мкм)

Fig. 64. *Discophrya ochthebii* Matthes, 1954 (original; scale bar 10 μm)

вдоль края тела либо (при близком к максимальному числу) по всему телу. Стебелек конусовидный, короткий, с поперечными складками. Комменсал водных жуков и клопов.

Размеры (мкм): высота тела — 26—50, ширина тела — 43—69, размеры макронуклеуса — 4—9 × 21—32, диаметр сократительных вакуолей — 3—4, длина щупалец — 23—26, максимальный диаметр стебелька — 26—31.

Хозяева. *Ochthebius minimus* (Fabricius, 1792), *Plea leachi*, *Hydroporus dorsalis* (Fabricius, 1787), *Noterus crassicornis* (Müller, 1776).

Распространение. Вид описан из водоемов Германии.

Нами найден на элитрах клопов *Plea leachi* в старицах р. Псел у сел Ворожба, Перевоз, Савинцы Сары и Боровое Сумской обл., в пойменном озере на левом берегу р. Днепр в окрестностях г. Киев, в р. Остер в г. Нежин Черниговской обл., в р. Турья у с. Доротище Волынской обл., в оз. Любязь у с. Любязь Волынской обл., в старице р. Горынь у с. Ставок Ровенской обл., в р. Ворскла у с. Лучки Полтавской обл., в пойменном озере у р. Северский Донец у с. Морозовка Харьковской обл., в пойменном озере у р. Припять у с. Копачи Киевской обл. (зона ЧАЭС) (Mariño-Pérez et al., 2011a).

2. Р О Д *SETODISCPHRYA* JANKOWSKI, 1981

Setodiscophrya Jankowski, 1981: 110; Янковский, 2007: 724; Довгаль, 1996: 23; Довгаль и др., 2006б: 503; Aescht, 2001: 147; Dovgal, 2002b: 260; Lynn, 2008: 395; *Mesodiscophrya* Янковский, 1981: 110; 2007: 724.

Стебельчатые суктории с плоским дисковидным или вытянутым, цилиндрическим клеточным телом. Щупальца булавовидные, собраны в пучки либо равномерно распределены по краю тела. Макронуклеус разветвленный. Сократительных вакуолей несколько. Раковина или полураковина отсутствует. Пресноводные комменсалы насекомых и перифитонные виды.

Типовой вид рода — *Discophrya hydroi* Matthes, 1954, обозначен А.В. Янковским.

А.В. Янковский (1981) предложил выделить сукторий-дискофриин, обитающих на насекомых, с разветвленным макронуклеусом и щупальцами, собранными в четкие, разрозненные пучки, в род *Setodiscophrya* Jankowski, 1981.

В номенклатурной сводке Э. Эшт (Aescht, 2001) название *Setodiscophrya* указывается как младший синоним рода *Discophrya* на том основании, что оно не использовалось в определителе пресноводных сукторий Д. Маттеса и соавт. (Matthes et al., 1988), а включенные в состав рода виды приводятся в нем в первоначальных комбинациях названий. На самом деле Д. Маттес и соавт. не обсуждают таксоны, приведенные в работе А.В. Янковского, и не цитируют эту статью.

Нами (Dovgal, 2002b; Довгаль и др., 2006б) данный род принимается. А.В. Янковский (2007), в свою очередь, предложил использовать *Setodiscophrya* в качестве подрода в составе *Discophrya*.

В упомянутой статье А.В. Янковского приводится диагноз еще одного нового рода *Mesodiscophrya* Jankowski, 1981 (с типовым видом *Podophrya steinii* Claparede et Lachmann, 1859), который отличается от *Setodiscophrya* только одним признаком — щупальца у его представителей не собраны в пучки, а равномерно распределены по краям передней части тела.

По нашему мнению (Dovgal, 2002b), расположение щупалец не является родовым признаком у дискофриин. Соответственно, название *Mesodiscophrya*

сведено нами в синонимы *Setodiscophrya*, как первого упомянутого названия, виды, включенные А.В. Янковским в состав *Mesodiscophrya*, перемещены в состав этого рода. Предложение А.В. Янковского (2007) рассматривать *Mesodiscophrya* в качестве подрода в составе *Discophrya* нами также не принимается, организация щупальцевого аппарата у дискофриид не может служить и признаком подрода.

Уточненные диагнозы рода и всех входящих в него видов приведены в нашей обзорной статье (Довгаль и др., 2006б).

Таблица для определения видов рода Setodiscophrya

- 1 (4). Щупальца не собраны в пучки.
- 2 (3). Стебелек цилиндрический, длинный, без складок 2. *S. deplanata* (Matth.)
- 3 (2). Стебелек резко конусовидно расширяется кверху, разной длины, с поперечными складками и наплывами . . . 3. *S. steinii* (Clap., Lachm.)
- 4 (1). Щупальца собраны в три пучка на выростах тела 1. *S. hydroi* (Matth.)

1. SETODISCOPHRYA HYDROI (MATTHES, 1954) (рис. 65)

— *hydroi* Matthes, 1954d: 84 (*Discophrya*); Matthes et al., 1988: 116; Янковский, 1981: 110 (*Setodiscophrya*); Довгаль, 1996: 23; Dovgal, 2002b: 260; Довгаль и др., 2006б: 500.

Суктории с плоским, треугольным клеточным телом. Цитоплазма коричневатая. Макронуклеус сложно разветвленный, занимает почти все тело. Микронуклеусов 5—24. Щупальца собраны в три пучка, расположенные на выростах края тела. Сократительных вакуолей от 2 до 27. Стебелек разной длины, обычно длинный, с поперечными складками, наплывами и расширенной верхней частью. Специфичный эктокомменсал имаго водных жуков.

Р а з м е р ы (мкм): высота тела — 39—52, ширина тела — 62—76, длина стебелька — 94—148, диаметр стебелька — 8—9, диаметр апикального расширения стебелька — 17—24.

Для вида характерна высокая степень изменчивости длины стебелька. У особей, не завершивших метаморфоз, стебелек сильно укорочен, часто имеется лентовидный изогнутый макронуклеус, и могут отсутствовать один или два пучка щупалец.

Х о з я е в а. *Hydrophilus aterrimus* — типовой хозяин.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Редкий вид. Описан из пресных водоемов Германии (Matthes, 1954d).

В Украине найден нами на *Hydrophilus aterrimus* в р. Припять у с. Нобель Ровенской обл.

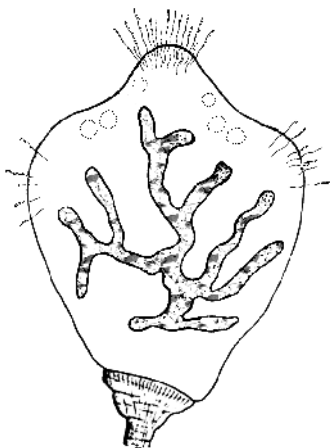


Рис. 65. *Setodiscophrya hydroi* (Matthes, 1954) (по D. Matthes, 1954d)

Fig. 65. *Setodiscophrya hydroi* (Matthes, 1954) (after D. Matthes, 1954d)

2. *SETODISCOPHRYA DEPLANATA* (MATTHES, 1954)
(рис. 66)

— *deplanata* Matthes, 1954d: 83 (*Discophrya*); Matthes et al., 1988: 118; Янковский, 1981: 110 (*Mesodiscophrya*); Довгаль, 1996: 23 (*Setodiscophrya*); Dovgal, 2002b: 260; Довгаль и др., 2006б: 499.

Суктории с клеточным телом в виде диска. Щупальца не собраны в пучки, расположены по краю тела. Макронуклеус сильно разветвленный. Сократительных вакуолей 7—12, они равномерно расположены вдоль края тела. Стебелек по длине несколько превышает длину тела, слабо проксимально расширен, в его верхней половине обычно имеются мелкие складки, которые, вероятно, формируются у молодых особей во время секреции стебелька. Эктокомменсал водных жуков, пресноводный перифитонный вид.

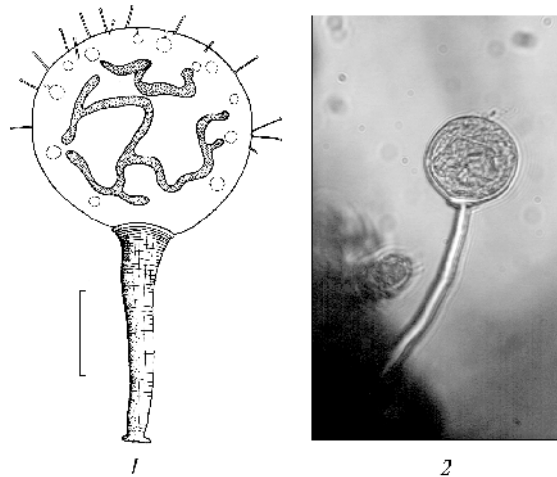


Рис. 66. *Setodiscophrya deplanata* (Matthes, 1954):

1 — трофонт (по D. Matthes, 1954d; масштаб 50 мкм); 2 — трофонт (оригинал; $\times 640$)

Fig. 66. *Setodiscophrya deplanata* (Matthes, 1954):

1 — trophont (after D. Matthes, 1954d; scale bar 50 μm); 2 — trophont (original; $\times 640$)

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 62—106, ширина тела — 56—102, длина стебелька — 172, диаметр стебелька — 23.

Х о з я е в а и с у б с т р а т ы. *Ochthebius minimus*, *Hydraena morio* Kiesenwetter, 1849, *Hydraena* sp., *H. cordataregularis* Rey, 1885, стекла обрастания.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Редкий вид. Описан с *Ochthebius minimus* из водоемов в окрестностях г. Эрланген (Германия, типовое местонахождение). Найден во Франции (Vateul, 1991).

Отмечен в России (Довгаль и др., 2006б) на стеклах обрастания. Также найден на реофильных водных жуках в горных регионах Боснии и Герцеговины, Черногории, Сербии, Болгарии и Турции (Dovgal, Pesic, 2012).

В фауне Украины отмечен В.М. Кравченко (1969) для бассейна р. Северский Донец.

3. *SETODISCPHRYA STEINII* (CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859)
(рис. 67)

— *steinii* Claparede et Lachmann, 1859: 384 (*Podophrya*); Bütschli, 1889: 1847 (*Tokophrya*); Collin, 1911: 462 (*Discophrya*); Matthes, 1954b: 115; Matthes et al., 1988: 110; Янковский, 1981: 110 (*Mesodiscophrya*); Dovgal, 2002b: 260 (*Setoriscophrya*); *operculariae* Stein, 1859: 55 (*Acineta*); *cothurnata* Penard, 1920: 163 (*Discophrya*) syn. n.; *setarcon* Янковский, 1981: 110 (*Mesodiscophrya*); Dovgal, 2002b: 260 (*Setodiscophrya*); Довгаль и др., 2006б: 501; *erlangensis* Matthes, 1954d: 87 (*Discophrya*) syn. n.; Matthes et al., 1988: 124; Янковский, 1981: 110 (*Mesodiscophrya*) syn. n.; Довгаль, 1996: 23 (*Setodiscophrya*) syn. n.; Dovgal, 2002b: 260.

Суктории с округлым или асимметричным, латерально сплюснутым телом. Стебелек массивный, расширен в виде конуса, его длина зависит от локализации на теле хозяина. Многочисленные щупальца размещены по всему краю тела. Макронуклеус сильно разветвленный. Микронуклеусов до 7. Сократительных вакуолей 3—23, они расположены по краю тела, а при большом количестве — беспорядочно. Эктокомменсал имаго водных жуков.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 74—129, ширина тела — 44—86, длина стебелька — 14—150, ширина стебелька в верхней части — 27—63, длина щупалец — 35—64.

Х о з я е в а. *Dytiscus marginalis* Linnaeus, 1758, *D. circumflexus*, *D. semi-sulcatus* (Müller, 1776), *D. latissimus* Linnaeus, 1758, *D. dimidiatus* Bergstraesser, 1778, *Helophorus aquaticus*, *H. grandis*, *Berosus* sp., *Platambus maculatus*, *Ilybius fenestratus* (Fabricius, 1781), *Colymbetes fuscus* Mequignon, 1947, *Cybister laterali-marginalis* (Degeer, 1774), *Rhantus punctatus* Geoffroy, 1785, *Acilius sulcatus*, *Graphoderes cinereus* Linnaeus, 1758.

Вид полиморфный, форма тела и стебелька сильно варьирует, особенно у особей с элитр жука. У особей, локализованных между щетинками конечностей хозяина, стебелек длинный, несколько расширенный от основания к месту соединения с клеточным телом. У особей с элитр стебелек короткий, очень широкий. Б. Колла (Collin, 1911) наблюдал у бродяжек вида неразветвленный, вытянутый макронуклеус, хотя у других особей он начинал ветвиться еще на расселительной стадии. Автор (Collin, 1911) успешно содержал вид в культуре, что, по мнению Д. Маттеса (Matthes, 1954b), может свидетельствовать о способности вида к поселению на иных (неживых) субстратах.

Вид *Setodiscophrya steinii* первоначально описан Ф. Штейном (Stein, 1854) как «ацинетная стадия» перитрихи *Opercularia articulata*. Э. Клапаред и Й. Лахманн (Claparede, Lachmann, 1859), которые, в отличие от Ф. Штейна, признавали сукторий самостоятельными организмами, присвоили «стадии» Ф. Штейна статус самостоятельного вида *Podophrya steinii* Claparede et Lachmann, 1859.

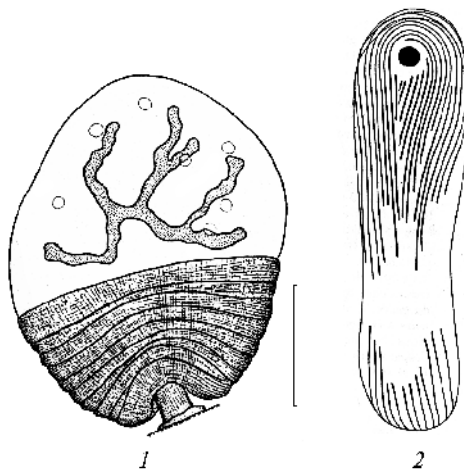


Рис. 67. *Setodiscophrya steinii* (Claparede et Lachmann, 1859):

1 — трофонт (по D. Matthes, 1954b); масштаб 50 мкм; 2 — бродяжка (по I. Guilcher, 1951)

Fig. 67. *Setodiscophrya steinii* (Claparede et Lachmann, 1859):

1 — trophont (after D. Matthes, 1954b); scale bar 50 μm; 2 — swarmer (after I. Guilcher, 1951)

В том же году Ф. Штейн дал краткое описание этого вида, но уже под названием *Acineta operculariae* Stein, 1859. А.В. Янковский упоминает оба названия в видах, включенных им в состав рода *Mesodiscophrya*. Однако Д. Маттес (Matthes, 1954b) установил приоритет названия Э. Клапареда и Й. Лахманна, соответственно, *A. operculariae* является младшим синонимом *P. steinii*.

Вид, описанный Э. Пенаром (Penard, 1920) как *Discophrya cothurnata*, по своим признакам, таким, как морфология макронуклеуса, строение стебелька и организация щупальцевого аппарата, полностью совпадает с диагнозом *S. steinii*. Соответственно, *D. cothurnata* sensu Penard, 1920 syn. n. — младший синоним *S. steinii*.

А.В. Янковский в составе нового рода *Mesodiscophrya* указал новый вид *M. setarcon* Jankowski, 1981 без диагноза (в том числе дифференциального) и рисунка, но с кратким комментарием: «= *Discophrya steinii* с *Graphoderes cinereus*, Matthes, 1954». Этот вид был перемещен нами (Dovgal, 2002b) в состав рода *Setodiscophrya* с комбинацией названия *S. setarcon* (Jankowski, 1981).

Д. Маттес (Matthes, 1954b) указывал на некоторые отличия в расположении сократительных вакуолей у особей вида, который он определил как *Discophrya steinii*, обитающих на жуках *Graphoderes cinereus*, от экземпляров с других видов жуков. Кроме того, у особей с *Dytiscus* sp. сократительных вакуолей от 3 до 23, с *G. cinereus* — от 3 до 11. Однако *Setodiscophrya steinii* чрезвычайно изменчивый вид. Что касается расположения сократительных вакуолей, то, как отмечал Д. Маттес, ему не удалось обнаружить каких-либо его закономерностей. Название *Mesodiscophrya setarcon* Jankowski, 1981 считается нами (Довгаль и др., 2006б) младшим синонимом *S. steinii*.

Вид *Setodiscophrya erlangensis* (Matthes, 1954) описан Д. Маттесом (Matthes, 1954d) по материалу с жуков рода *Helophorus* из водоемов Германии. Он отмечал чрезвычайно высокую степень изменчивости вида, связанную, в частности, с разной локализацией на теле хозяина. Этот же автор переопределил вид *S. steinii* (по материалу с жуков) и также обсуждал высокую степень изменчивости уже этого вида.

К сожалению, Д. Маттес не приводил в своих работах дифференциальных диагнозов видов. Единственным отличием *Setodiscophrya erlangensis* от *S. steinii*, согласно нашему диагнозу 2 видов, является то, что у первого вида щупальца расположены практически по всему краю клеточного тела, а у второго — только по его апикальному краю. При таком высоком полиморфизме, в том числе и в организации щупальцевого аппарата, данный признак является крайне ненадежным. По-видимому, Д. Маттес определил как особей нового для науки вида представителей *S. steinii*. Соответственно, *S. erlangensis* считается нами младшим синонимом *S. steinii*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный вид. Отмечен на водных жуках из водоемов Германии, Франции, Италии (Mariño-Pérez et al., 2011a).

В Украине найден нами на *Dytiscus circumflexus* в р. Снов у с. Брусилы Черниговской обл. и на *Berosus* sp. из озера в пойме р. Зульня у с. Грушовка Ровенской обл. (определение хозяев Н.Н. Беляшевского).

II. С Е М Е Й С Т В О PERIACINETIDAE JANKOWSKI, 1978

Periacinetidae Jankowski, 1978: 495; Янковский, 1981: 112; Довгаль, 1996: 21; Dovgal, 2002b: 261; Янковский, 2007: 725; Lynn, 2008: 395; Caracatharinidae Jankowski, 1981: 111; Catharinidae Jankowski, 1981: 111.

Суктории со сплюснутым, реже — мешковидным телом и обычно собранными в пучки, булавовидными щупальцами. Макронуклеус округлый, лентовидный или разветвленный. Характерно наличие тектиновой раковины

или стилотеки, частично или полностью покрывающей тело трофонта. Перифитонные виды и комменсалы водных насекомых.

Типовой род — *Periacineta* Collin, 1909.

В отдельное семейство Caracatharinidae Jankowski, 1981 А.В. Янковский предложил объединить формы с раковиной, одним апикальным пучком щупалец и лентовидным, извитым макронуклеусом. Количество пучков щупалец не может служить критерием семейства. По другим признакам такие формы отнесены нами к семейству Periacinetidae Jankowski, 1978. Название Caracatharinidae Jankowski, 1981 и его «альтероним» (название, предложенное на выбор специалиста) — Catharinidae Jankowski, 1981 — сведены в синонимы Periacinetidae Jankowski, 1978 (Dovgal, 2002b).

Таблица для определения родов семейства Periacinetidae

- 1 (4). Раковина обычного типа или в виде стилотеки.
- 2 (3). Раковина обычного типа с отделенным от дна стебельком, щупальца собраны обычно в два пучка 1. *Periacineta* Collin.
- 3 (2). Раковина типа стилотеки 3. *Kormosia* Dovgal.
- 4 (1). Полураковина в виде толстого стебелька, расширенного в асимметричное ложе, закрывающее клетку с одной стороны
. 2. *Elatodiscophrya* Jank.

1. Р О Д *PERIACINETA* COLLIN, 1909

Periacineta Collin, 1909b: 1095; 1912: 352; Довгаль, 1996: 24; Aescht, 2001: 123; Dovgal, 2002b: 261; Lynn, 2008: 395; Mariño-Pérez et al., 2010: 440; *Calix* Fraipont, 1878c: 510; *Hallezia* Sand, 1895: 161 (part.); *Discophrya* Matthes, 1954a: 192; *Fitonacineta* Jankowski, 1981: 112 syn. n.; 2007: 725; *Anisarcon* Jankowski, 1981: 112; 2007: 725; *Arcodiscophrya* Jankowski, 1981: 113; 2007: 715; *Tomodiscophrya* Jankowski, 1981: 113; 2007: 706.

Суктории с уплощенным треугольным или неуплощенным асимметричным телом, покрытым раковиной обычного типа. Раковина гладкая либо поперечно исчерченная. Имеется стебелек, который отделен от дна раковины. Щупальца булавовидные, собраны в пучки или равномерно распределены по апикальной поверхности клеточного тела. Макронуклеус округлый, вытянутый, иногда ветвится в верхней части. Сократительных вакуолей обычно несколько, реже — одна (Mariño-Pérez et al., 2010).

Типовой вид рода — *Podophrya buckei* Kent, 1881 (по последующему обозначению (Янковский, 1981).

А.В. Янковский (1981) предложил замещающее название *Anisarcon* Jankowski, 1981 для рода *Calix* Fraipont, 1878, название которого является омонимом. Род включает сукторий-периацинетид с асимметричной раковиной. Типовой вид рода — *Acineta notonectae* Claparède et Lachmann, 1858 (по монотипии). Различная степень асимметрии раковины представлена, например, у типового вида рода *Periacineta* — *P. buckei* (Kent, 1882) (Matthes, 1954f). Следовательно, форму раковины нельзя считать родовым признаком, поэтому название *Anisarcon* сведено в синонимы рода *Periacineta* (Dovgal, 2002b).

Позже (Янковский, 2007) *Anisarcon* предложено рассматривать в качестве подрода *Periacineta*. Однако оснований для разделения данного рода на подроды, по нашему мнению, нет.

Род *Arcodiscophrya* Jankowski, 1981 предложен (Янковский, 1981) для птериацинетид с аллометрическим разрастанием щупальцевой щели. Типовой вид — *Arcodiscophrya heraldica* Jankowski, 1981. Однако, как указывалось, форма раковины не считается нами родовым признаком у птериацинетид, поэтому

название *Arcodiscophrya* Jankowski, 1981 сведено в синонимы *Periacineta* Collin, 1909, а вид *A. heraldica* перемещен в состав рода *Periacineta* (Dovgal, 2002b).

Род *Tomodiscophrya* Jankowski, 1981 предложен А.В. Янковским (1981) для сукторий типичного для парацинет облика, но с бродяжками, морфологически сходными с инфузориями рода *Silenella* Fenchel, 1965. Типовой вид рода — *Acineta paratuberosa* Nie et Ho, 1943 — требует дополнительного изучения для уточнения типа почкования и морфологии томитов. По мнению А.В. Янковского (1981), *Silenella* очень напоминают бродяжек дискофриид. В таком случае нет основания для обособления этого вида в отдельный род. Название *Tomodiscophrya* — младший синоним *Periacineta* Collin, 1909. Вид *A. paratuberosa* перемещен нами (Dovgal, 2002b) в состав рода *Periacineta*. Позже А.В. Янковский (2007) указал *Tomodiscophrya*, не вполне корректно обозначив его как непригодное название, в качестве младшего синонима *Acineta*.

Подрод *Fitonacineta* Jankowski, 1981 выделен А.В. Янковским (1981) для периацINET с единственной осевой сократительной вакуолью. Типовой вид — *Acineta periacinetoides* Nozawa, 1938. Как показал Д. Маттес (Matthes, 1954a), количество сократительных вакуолей может различаться у представителей одного вида рода *Periacineta*, в частности, у типового вида рода, младшим синонимом которого является *A. periacinetoides*, их 1—4. Такой ненадежный признак нельзя использовать в качестве родового или подродового. *Fitonacineta* syn. n. является младшим синонимом *Periacineta*.

Таблица для определения видов рода *Periacineta*

- 1 (6). Макронуклеус без апикальных отростков.
- 2 (5). Тело латерально сплющенное.
- 3 (4). Раковина гладкая, без поперечных складок или ребер. Перифитонный вид, комменсал жуков, клопов и пауков . . . 1. *P. buckei* (Kent).
- 4 (3). Раковина исчерченная, с мелкими поперечными ребрами. Комменсал жуков 5. *P. striata* Dovgal.
- 5 (2). Тело латерально не сплющенное, коническое, устье раковины косо срезано. Комменсал клопов-кориксин 4. *P. notonectae* (Clap., Lachm.).
- 6 (1). Макронуклеус с апикальными отростками.
- 7 (8). Макронуклеус с двумя отростками, Y-образный. Комменсал водных жуков 3. *P. laccophili* (Matthes).
- 8 (7). Макронуклеус с тремя отростками, Ψ-образный, особи образуют гиперфоретические колонии. Комменсал жуков-вертячек 2. *P. gyrini* Dovgal.

1. *PERIACINETA BUCKEI* (KENT, 1881) (см. рис. 6, 1; 68)

— *buckei* Kent, 1881: 822 (*Podophrya*); Sand, 1901: 240 (*Hallezia*); Collin, 1912: 354 (*Periacineta*); Довгаль, 1996: 24; Dovgal, 2002b: 261; Kormos, 1938a: 41 (*Peridiscophrya*); Matthes, 1954a: 192 (*Discophrya*); 1954f: 242; Matthes, Stiebler, 1970: 65; Matthes et al., 1988: 135; *lacustris* Stokes, 1886: 568 (*Acineta*); Янковский 1981: 112 (*Fitonacineta*); Curds, 1985a: 111 (*Acinetides*); *compressa* Nutting, 1888: 13 (*Podophrya*); Янковский, 1981: 112 (*Fitonacineta*); *periacinetoides* Nozawa, 1938: 247 (*Acineta*); Янковский, 1981: 112 (*Fitonacineta*); *tenuis* Nozawa, 1938: 248 (*Periacineta*); Янковский, 1981: 112 (*Fitonacineta*); *planorbis* Jankowski, 1981: 112 (*Periacineta*) syn. n.; *nepae* Jankowski, 1981: 112 (*Periacineta*) syn. n.; Довгаль, 1987: 4; 1991: 55; 1994: 56; *hydroi* Jankowski, 1981: 112 (*Periacineta*) syn. n.; *helophori* Jankowski, 1981: 112 (*Periacineta*) syn. n.; *argyronetae* Jankowski, 1981: 112 (*Periacineta*) syn. n.; Довгаль, 1991: 55; 1994: 56.



Рис. 68. *Periacineta buckei* (Kent, 1881) (оригинал):

1 — трофонт со стекла обростания (×640); 2 — трофонт на ноге водного жука (×640); 3 — трофонт на ноге *Ranatra linearis* (сканирующая электронная микроскопия; ×1200)

Fig. 68. *Periacineta buckei* (Kent, 1881) (original):

1 — trophont from glass slide (×640); 2 — trophont at aquatic beetle leg (×640); 3 — trophont at *Ranatra linearis* leg (scanning electron microscopy; ×1200)

Тело сплющенное, треугольное или трапециевидное. Раковина треугольная, гладкая, с закругленным дном, устье щелевидное без поперечных складок. Щупальца булавовидные, сократимые, способны втягиваться внутрь тела, собраны в два апикальных пучка. Макронуклеус сферический либо эллипсоидный, вытянут вдоль продольной оси тела. Сократительных вакуолей 1—4. Перифитонный вид, неспецифичный комменсал насекомых, моллюсков и паукообразных.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 16—120, ширина тела — 19—59, толщина тела — 15—18, размеры макронуклеуса — 4—7 × 13—38, диаметр сократительных вакуолей — 2—4, длина щупалец — 8—75, длина стебелька — 6—24, диаметр стебелька — 3—10.

Полиморфный вид. Д. Маттес и Г. Стиблер (Matthes, 1954f; Matthes, Stiebler, 1970) описали для вида некоторые формы с разных хозяев, но считали их проявлением внутривидовой изменчивости. А.В. Янковский (1981) придал этим формам статус самостоятельных видов. Часть этих видовых названий использована в наших работах (Довгаль, 1987, 1991, 1994).

На самом деле формы *Periacineta buckei* различаются только количеством сократительных вакуолей, причем они у разных форм перекрываются (Matthes, 1954f). Данные виды не упоминаются в определителе Д. Маттеса и соавт. (Matthes et al., 1988) и в наших более поздних работах, в которых приводится состав рода *Periacineta* (Dovgal, 2002b; Mariño-Pérez et al., 2010). *P. planorbis* Jankowski, 1981 syn. n., *P. nepae* Jankowski, 1981 syn. n., *P. hydroi* Jankowski, 1981 syn. n., *P. helophori* Jankowski, 1981 syn. n. и *P. argyronetae* Jankowski, 1981 syn. n. считаются нами младшими синонимами *P. buckei*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный вид. Неоднократно отмечен в водоемах Европы, а также в США, на Кубе, в Мексике и Японии.

В Украине найден В.М. Кравченко (1969) в водоемах бассейна р. Северский Донец в Харьковской обл.

Нами найден на *Argyroneta aquatica* в пойменном озере у р. Горынь у сел Збуж и Ставок Ровенской обл., в оз. Гулянское у с. Хабары Волынской обл., в оз. Любязь у с. Любязь Волынской обл., в устьях рек Веселуха и Турья у с. Хотешов Волынской обл.; на *Nepa cinerea* в старице р. Горынь у г. Славута Хмельницкой обл., в оз. Святое у с. Залухов Волынской обл., в р. Замглай у с. Киселевка Черниговской обл., в р. Северский Донец у с. Червоная Горка Харьковской обл., в р. Снов у с. Горск Щорсовского р-на Черниговской обл., в р. Турья у с. Хотешов Волынской обл.; на *Bithynia* sp. в р. Случь у с. Малая Цвиля Житомирской обл.; на *Acilius* sp. в пойменном озере у р. Горынь у с. Великие Цепцевичи Ровенской обл.; на *Ranatra linearis* в р. Горынь у сел Степань и Збуж Ровенской обл., в пойменном озере на левом берегу р. Днепр в окрестностях г. Киев, в озере в пойме р. Снов у г. Седнев Черниговской обл., в оз. Любязь у с. Любязь Волынской обл., в старице р. Десна у г. Остер Черниговской обл., в озере в пойме р. Припять у с. Хойно Волынской обл.; на *Peltodytes caesus* в р. Дурница у с. Мельцы Волынской обл.; на *Hyphydrus ovatus* в озере в пойме р. Горынь у с. Збуж Ровенской обл.; на *Naucoris cimicoides* в озере на правом берегу р. Псел у с. Староково Сумской обл.; на *Viviparus* sp. в водоеме-охладителе ЧАЭС; на *Haliphus flavicollis* Sturm, 1834 в р. Турья у с. Велимче Волынской обл.; на стеклах обрастания в пруду Феофании в окрестностях г. Киев (определение водных жуков Н.Н. Беляшевского).

2. *PERIACINETA GYRINI* DOVGAL, 1993 (рис. 69)

— *gyrini* Dovgal, 1993a: 35 (*Periacineta*); Dovgal, 2002b: 261.

Суктории с латерально сплющенной, трапециевидной, широкой раковиной. Раковина толстостенная с щелевидным устьем. Многочисленные сократимые щупальца собраны в два апикальных пучка. Стебелек короткий, плотный, с поперечными складками, расширен в верхней части. Макронуклеус с тремя короткими апикальными отростками, Ψ-образный, у молодых особей

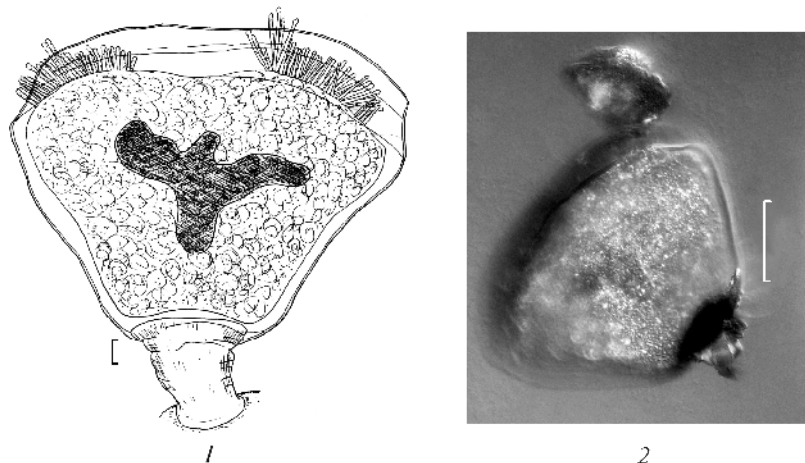


Рис. 69. *Periacineta gyrini* Dovgal, 1993 (оригинал):

1 — трофонт (масштаб 10 мкм); 2 — гиперфоретическая псевдоколония (дифференциально-интерференционный контраст; масштаб 50 мкм)

Fig. 69. *Periacineta gyrini* Dovgal, 1993 (original):

1 — trophont (scale bar 10 μm); 2 — hyperphoretic pseudocolony (differential interference contrast; scale bar 50 μm)

макронуклеус U-образный. Характерным является формирование гиперфретических псевдоколоний.

Р а з м е р ы (мкм): высота раковины — 160—166, ширина раковины — 210—213, высота тела — 125—130, ширина тела — 195—197, длина щупалец — 12—26, длина стебелька — 60—63, диаметр стебелька — 46—49.

Гапантотип № 243 хранится в отделе фауны и систематики беспозвоночных Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины.

Х о з я е в а. *Gyrinus aeratus* Stephens, 1835 — типовой хозяин (определение Н.Н. Беляшевского).

Л о к а л и з а ц и я. Ротовая полость и плотка хозяина.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Редкий вид. Описан из р. Припять у с. Почапы Волынской обл.

3. *PERIACINETA LACCOPHILI* (MATTHES, 1954)

(рис. 70)

— *laccophili* Matthes, 1954a: 219 (*Discophrya*); Matthes et al., 1988: 141; Янковский, 1981: 112 (*Periacineta*); Довгаль 1996: 24; Dovgal, 2002b: 261.

Суктории с треугольной, плоской раковиной. Щупальца собраны в два апикальных пучка. Макронуклеус вытянутый, с двумя апикальными отростками, Y-образный. Стебелек очень короткий, плохо различим. Сократительных вакуолей 2—6. Комменсал водных жуков.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 68—195, ширина тела — 62—134.

Х о з я е в а. *Laccophilus* sp., *Tropisternus* sp.

Вид недостаточно изучен. Д. Маттес (Matthes, 1954a) указывал на то, что у особей данного вида стебелек слабо развит либо представляет собой вырост стилотеки (как у представителей рода *Kormosia*). Наших материалов недостаточно, чтобы уточнить особенности морфологии прикрепительной органеллы вида. Если наличие стилотеки у *Periacineta laccophili* подтвердится, то будет необходимо его перемещение в другой род.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Редкий вид. Описан из водоемов Германии, отмечен в США.

В Украине найден нами на неопределенном жуке-дитисциде из пойменного озера на левом берегу р. Псел у с. Перевоз Полтавской обл.

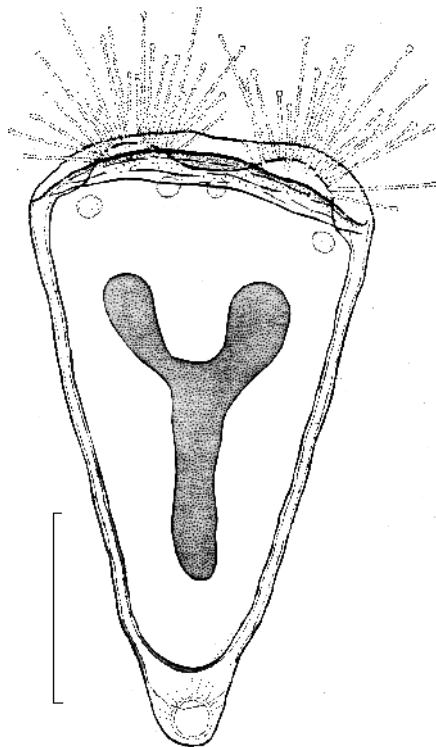


Рис. 70. *Periacineta laccophili* (Matthes, 1954) (по D. Matthes, 1954a; масштаб 50 мкм)

Fig. 70. *Periacineta laccophili* (Matthes, 1954) (по D. Matthes, 1954a; scale bar 50 μ m)

4. *PERIACINETA NOTONECTAE* (CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859)
(рис. 71)

— *notonectae* Claparede et Lachmann, 1859: 389 (*Acineta*); Fraipont, 1878c: 510 (*Calix*); Bütschli, 1889: 1930 (*Solenophrya*); Collin, 1912: 356; Matthes, 1954a: 204 (*Discophrya*); Matthes et al., 1988: 142; Янковский, 1981: 112 (*Anisarcon*); Довгаль, 1988: 16 (*Periacineta*); 1996: 24; Dovgal, 2002b: 261.

Раковина слабосплющенная, почти коническая, слегка изогнутая, с широким косо срезанным устьем. Стебелек короткий, конический, без прикрепительного диска. Щупальца собраны в два апикальных пучка, тонкие, сократимые. Макронуклеус сферический. Сократительная вакуоль одна. Комменсал конечностей клопов-кориксин.

Размеры (мкм): длина раковины — 113–137, ширина раковины — 45–52, длина тела — 107–123, диаметр макронуклеуса — 12–15, длина щупалец — 30–42, длина стебелька — 12–18, диаметр стебелька — 9–12.

Хозяе в а. *Notonecta glauca* Linnaeus, 1758 — типовой хозяин, *Corixa* sp., *Sigara* sp., *Hesperocorixa laevigata* (Uhler, 1893).

Авторы вида (Claparede, Lachmann, 1859) указывают в качестве хозяина вида клопа-гладыша (*Notonecta glauca*). Однако на многочисленных, изученных нами экземплярах этих клопов специфичные суктории найдены не были. В то же время *Periacineta notonectae* довольно обычна на кориксинах из Украины. Вероятно, вид хозяина, с которого получен материал для первоописания, был ошибочно определен авторами.

Распространение. Вид описан из водоемов Франции. Найден в Германии и Мексике (Mariño-Pérez et al., 2011a).

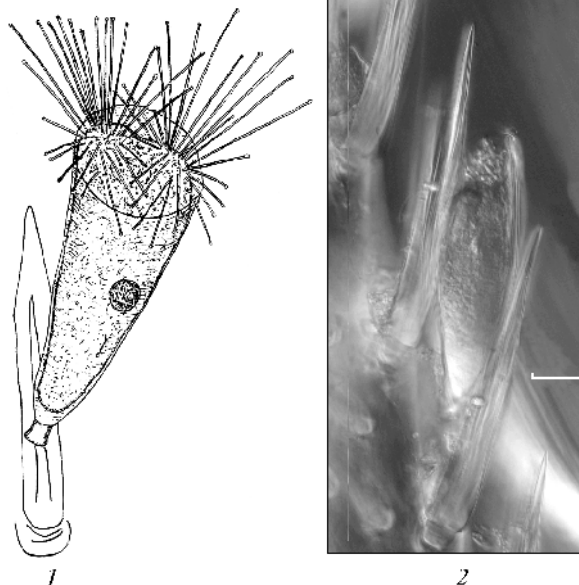
В Украине найден нами на *Corixa* sp. в р. Ирпень у пгт Ирпень Киевской обл., в устье рек Ольшанка и Припять у с. Щитынь Волинской обл., в с. Почапы Волинской обл., в с. Большие Сороки Киевской обл., в р. Зульня у с. Грушовка Ровенской обл., в р. Горынь у сел Збуж, Ставок и Дюксин Ровенской обл., в устьях рек Замчиско и Зарновка у с. Жобрин Ровенской обл., в р. Словечна у с. Тхорин Житомирской обл., в пруду возле с. Бегунь Житомирской обл.

Рис. 71. *Periacineta notonectae* (Claparede et Lachmann, 1859) (оригинал):

1 — трофонт на щетинке ноги *Corixa* sp. (×640); 2 — трофонт на ноге *Corixa* sp. (дифференциально-интерференционный контраст; масштаб 20 мкм)

Fig. 71. *Periacineta notonectae* (Claparede et Lachmann, 1859) (original):

1 — trophont at the leg setae of *Corixa* sp. (×640); 2 — trophont at the leg of *Corixa* sp. (differential interference contrast; scale bar 20 μm)



5. *PERIACINETA STRIATA* DOVGAL, 1993 (рис. 72)

— *striata* Dovgal, 1993a: 35 (*Periacineta*); 1996: 26; Dovgal, 2002b: 261; *molesta* sensu Довгаль, 1987: 4 (*Periacineta*) syn. n.; 1988: 16; 1991: 55; 1993b: 268; 1996: 24; 2002b: 261.

Суктории с прозрачной, треугольной, латерально сплющенной раковиной, с дугообразно выгнутым апикальным краем и щелевидным устьем. Характерно наличие тонких поперечных ребер раковины, хорошо заметных у живых особей и на глицериновых препаратах, однако они могут быть сосредоточены только в верхней части раковины. Клеточное тело не заполняет всю раковину полностью, оно соединено с ней в области устья. Стебелек короткий, плотный, с поперечными складками и наплывами, обычно расширен книзу. Щупальца собраны в два апикальных пучка, сократимые, могут вытягиваться внутрь тела. Актинофоры отсутствуют. Макронуклеус округлый или вытянут вдоль продольной оси тела. Сократительных вакуолей две, расположены над макронуклеусом.

Р а з м е р ы (мкм): высота раковины — 49—52, ширина раковины — 37—45, толщина раковины — 14—16, длина щупалец — 9—30, диаметр сократительной вакуоли — 3—5, размеры макронуклеуса — 6—8 × 13—33, длина стебелька — 4—7, диаметр стебелька — 3—7.

Гапантотип № 277 хранится в коллекциях отдела фауны и систематики беспозвоночных Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины.

Х о з я е в а. *Hydroporus* sp. — типовой хозяин, *Brychius* sp., *Laccophilus minutus* (Linnaeus, 1758), *L. hyalinus* (De Geer, 1774), *Berosus* sp., *Haliplus flavicollis*, *H. ruficollis* (De Geer, 1774) *H. fluviatilis*, *Hydroporus palustris* (Linnaeus, 1761), *Hygrotus versicolor* (Schaller, 1783), *Hyphydrus ovatus*, *Ilybius fenestratus*, *Noterus clavicornis* (De Geer, 1774), *N. crassicornis*, *Peltodytes caesus*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан с *Hydroporus* sp. из болота в лесу возле с. Малая Уголька Тячевского р-на Закарпатской обл. (типичное местонахождение).

Нами найден также на *Peltodytes caesus* в озере в пойме р. Горынь у с. Великие Цепевичи Ровенской обл., в р. Дурница у с. Мельцы Волынской обл., в р. Зульня у с. Грушовка Ровенской обл.; на *Hydroporus* sp. из болота в лесу у с. Малая Уголька Тячевского р-на Закарпатской обл., в потоке Кузий у с. Луг Раховского р-на Закарпатской обл., в ручье у с. Буркут Верховинского р-на Ивано-Франковской обл.; на *H. dorsalis* в болоте на правом берегу р. Турья у

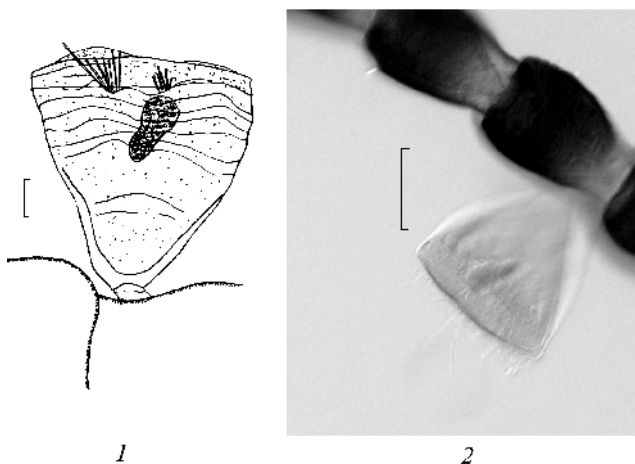


Рис. 72. *Periacineta striata* Dovgal, 1993 (оригинал):

1 — трофонт (масштаб 20 мкм);
2 — трофонт на антенне пресноводного жука (масштаб 50 мкм)

Fig. 72. *Periacineta striata* Dovgal, 1993 (original):

1 — trophont (scale bar 20 μm);
2 — trophont at antennae of fresh-water beetle (scale bar 50 μm)

с. Доротище Волынской обл.; на *H. palustris* в пойменном озере у р. Горынь у с. Деражное Ровенской обл.; на *Noterus* sp. в р. Ворскла у с. Лучки Полтавской обл.; на *N. crassicornis* в болоте на правом берегу р. Турья у с. Доротище Волынской обл., в оз. Гулянское у с. Хабары Волынской обл., в р. Припять у с. Шитынь Волынской обл.; на *N. clavicornis* в оз. Святое у с. Залухов Волынской обл.; на *Berosus* sp. в болоте на правом берегу р. Турья у с. Доротище Волынской обл.; на *Ptybius fenestratus* в р. Церем возле устья р. Случь у с. Малая Цвиля Житомирской обл.; на *Laccophilus minutus* в оз. Вербень у с. Спасское Черниговской обл.; на *L. hyalinus* в р. Тетерев у с. Березцы Житомирской обл.; на *Haliphus* sp. в р. Северский Донец у г. Чугуев Харьковской обл.; на *H. fluviatilis* в р. Канал Беницкий у с. Хилин Ровенской обл., в р. Горынь у с. Дюксин Ровенской обл.; на *H. flavicollis* в р. Турья у с. Велимче Волынской обл.; на *Hyphydrus ovatus* в р. Горынь у с. Збуж Ровенской обл., в пойменном озере на берегу р. Днепр у с. Соловьево Смоленской обл. (Россия), в водоеме-охладителе ЧАЭС, в р. Смячь у с. Политрудня Городнянского р-на Черниговской обл., в пойменном озере возле устья р. Ольшанка; на *Hygrotus versicolor* в водоеме-охладителе ЧАЭС и оз. Святое у с. Залухов Волынской обл. (определение хозяев Н.Н. Беляшевского), а также на неопределенных гидрофилидах в р. Припять у с. Почапы Волынской обл. и р. Ворскла у с. Лучки Полтавской обл.

В некоторых наших публикациях (Довгаль, 1987, 1988, 1991, 1993б, 1996; Dovgal, 2002b) вид отмечен под названием *Periacineta molesta* (Matthes, 1954).

2. Р О Д *ELATODISCOPHRYA* JANKOWSKI, 1978

Elatodiscophrya Jankowski, 1978: 495; Янковский, 1981: 113, Довгаль, 1996: 25; Aescht, 2001: 65; Dovgal, 2002b: 261; Lynn, 2008: 395.

Асимметричные суктории с очень широкой полураковиной в виде толстого стебелька, расширенного в асимметричное чашевидное ложе, закрывающее клетку с одной стороны. Щупальца собраны в пучки либо равномерно распределены по краю тела. Макронуклеус лентовидный, часто подковообразно изогнут. Комменсалы водных жуков.

Типовой вид рода — *Discophrya stammeri* Matthes, 1954 (по последующему обозначению (Янковский, 1978)). В фауне Украины найден только типовой вид.

Э. Эшт (Aescht, 2001) указывает, что род *Elatodiscophrya* не принимают Д. Маттес и соавт. (Matthes et al., 1988), поэтому в ее номенклатурной сводке название не обозначено как валидное. Однако Д. Маттес и соавт. не упоминают название А.В. Янковского в списке синонимов, в связи с этим формально процедура синонимизации ими не соблюдена.

По нашему мнению, родовые признаки *Elatodiscophrya* очень характерны и четко отличают его от других родов семейства.

А.В. Янковский (2007) указывает на наличие у представителей рода раковины, однако не упоминает его в составе семейства Periacinetidae, куда нами включены все раковинные дискофриины.

1. *ELATODISCOPHRYA STAMMERI* (MATTHES, 1954) (рис. 73)

— *stammeri* Matthes, 1954a: 202 (*Discophrya*); Matthes et al., 1988: 133; Янковский, 1981: 113 (*Elatodiscophrya*); Довгаль, 1996: 25; Dovgal, 2002b: 261.

Суктории с массивным асимметричным телом, покрытым толстой, широкой, асимметричной полураковиной со стеблевидным выростом и широкими поперечными складками. Клеточное тело погружено в чашевидное углубление

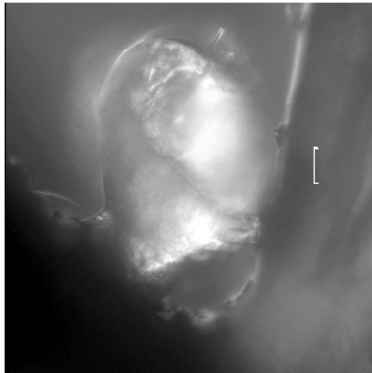
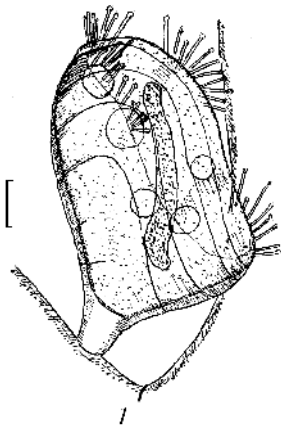


Рис. 73. *Elatodiscophrya stammeri* (Matthes, 1954) (оригинал; масштаб 20 мкм):

1 — трофонт; 2 — раковина (дифференциально-интерференционный контраст)

Fig. 73. *Elatodiscophrya stammeri* (Matthes, 1954) (original; scale bar 20 μm):

1 — trophont; 2 — lorica (differential interference contrast)

полураковины таким образом, что оказывается полностью закрытым раковиной снаружи и открытым со стороны поверхности голени ноги хозяина. Тело плоское, неправильной формы. Щупальца длинные, тонкие, сократимые, собраны в три пучка. Макронуклеус лентовидный. 5–8 сократительных вакуолей расположены по периферии тела. Комменсал жуков рода *Helochares*.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 85–98, ширина тела — 95–133, высота полураковины — 100–130, толщина макронуклеуса — 8–11, диаметр сократительной вакуоли — 12–21, длина щупалец — 10–35.

Х о з я е в а. *Helochares lividus* (Forster, 1771) — типовой хозяин, *H. obscurus* (Müller, 1776).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Редкий вид. Описан из водоемов Германии.

В Украине найден нами на *Helochares obscurus* (определение Н.Н. Беляшевского) в р. Каменка у с. Большая Каменка Житомирской обл.; на *Helochares* sp. в ручье на правом берегу р. Тетерев у с. Марьяновка Житомирской обл., в оз. Любязь у с. Любязь Волынской обл., в озере в пойме р. Горынь у с. Великие Цепцевичи Ровенской обл. и в оз. Старая Десна у с. Макошино Черниговской обл.

3. Р О Д *KORMOSIA* DOVGAL, 2002

Kormosia Dovgal, 2002b: 30; Янковский, 2007: 725; Lynn, 2008: 395; *Peridiscophrya* Kormos, 1938a: 41; Янковский, 1981: 112; Довгаль, 1996: 25; Янковский, 2007: 725.

Суктории-эвагиногенеи с латерально сплюснутым телом и булавовидными щупальцами, собранными в два апикальных пучка. Раковина типа стилотеки, прикрепление к субстрату осуществляется ее коротким стеблевидным выростом. Макронуклеус сферический или эллипсоидный.

Типовой вид рода — *Acineta linguifera* Claparede et Lachmann, 1859 (по монотипии).

В 1938 г. независимо друг от друга роды сукторий-дискофриин с одинаковым названием *Peridiscophrya* предложили Й. Кормош (Kormos, 1938a) и К. Нозава (Nozawa, 1938).

К роду К. Нозавы относятся суктории с цилиндрическим или пальцевидным телом, полностью покрытым стилотеккой. Длина выроста стилотеки не превышает 1/3 высоты тела. Булавовидные щупальца собраны в один пучок. Макронуклеус лентовидный или разветвленный. Сократительные вакуоли многочисленные, не менее четырех. Типовой вид рода — *Peridiscophrya japonica* Nozawa, 1938 (по монотипии) — с раковин *Viviparus* sp.

Согласно А.В. Янковскому (1981), к роду Й. Кормоша относятся периацтинеты с пустотелым стебельком, т. е. суктории с треугольным, латерально сплюснутым телом, полностью покрытым стилотеккой, с очень коротким стеблевидным выростом. Булавовидные щупальца собраны в два апикальных пучка. Макронуклеус сферический или эллипсоидный. Для рода *Peridiscophrya* Kormos, 1938 А.В. Янковский, не комментируя способ фиксации, указывает типовой вид *Acineta linguifera* Claparede et Lachmann, 1858.

До настоящего времени не удалось установить, название какого из двух авторов опубликовано раньше. На возникшую проблему с одновременным опубликованием этого названия первым обратил внимание А.В. Янковский в обзорной статье 1981 г. В ней упоминается, что название рода *Peridiscophrya* (с разными типовыми видами) предложено японским и венгерским авторами одновременно, указан типовой вид рода К. Нозавы (*P. japonica*). Что касается названия Й. Кормоша, в статье отмечено, что оно применено автором, вероятно, независимо от К. Нозавы и без указания типового вида. Нами ранее (Довгаль, 1988, 1991а, 1996) в качестве автора родового названия указывался Й. Кормош.

В номенклатурной сводке Э. Эшт (Aescht, 2001) родовое название *Peridiscophrya* приведено в авторстве К. Нозавы с типовым видом *P. japonica* (по монотипии). Также отмечено, что А.В. Янковский (1981) некорректно обозначил в качестве типового вида рода *Acineta linguifera*.

Нам также не удалось выяснить точную дату публикации Й. Кормоша. Однако в этой работе не обозначен типовой вид. Установить типовой вид по монотипии также невозможно, так как в комбинации с названием *Peridiscophrya* автор использует два названия: «*buckei*» (*Podophrya buckei* Kent, 1882) и «*linguifera*» (*Acineta linguifera*), без указания авторов видов. Если у второго вида действительно имеется стилотека («пустотелый стебелек»), то у первого — раковина обычного типа. Согласно ст. 13.3 Международного кодекса зоологической номенклатуры (Международный..., 2000), название родовой группы, опубликованное после 1931 г., является непригодным, если оно не сопровождается фиксацией типового вида в первоначальной публикации, что относится как раз к названию *Peridiscophrya* Kormos, 1938.

Соответственно, валидность названия *Peridiscophrya* Nozawa, 1938 нами сохранена. Тем не менее, по нашему мнению, эвагиногении с уплощенным телом, двумя пучками щупалец, неразветвленным макронуклеусом и стилотеккой должны быть отделены от близких форм с типичной раковиной. В связи с этим нами (Dovgal, 2002b) для таких форм предложен новый род *Kormosia* с типовым видом *Acineta linguifera*.

Комментируя это предложение, А.В. Янковский (2007) указал на то, что с выделением нами нового рода проблема омонимии не решается, поскольку сохраняется проблема типового вида уже рода *Kormosia*. Он отмечает, что в 1859 г. один и тот же вид описали Э. Клапаред и Й. Лахманн (Claparede, Lachmann, 1859) как *Acineta linguifera* и Ф. Штейн (Stein, 1859) как *A. ligulata* Stein, 1859.

Однако это не вполне верно. С одной стороны, Д. Маттес (Matthes, 1954a) при решении вопроса о приоритете видовых названий *Setodiscophrya steinii* и *Acineta operculariae*, опубликованных в работах Э. Клапареда, Й. Лахманна и Ф. Штейна, установил, что соответствующая часть монографии Э. Клапареда и Й. Лахманна (Claparede, Lachmann, 1859) опубликована раньше, чем работа Ф. Штейна (Stein, 1859), поэтому *A. linguifera* — старший синоним *A. ligulata*. С другой стороны, даже если кем-либо будет доказан

приоритет названия *A. ligulata*, в соответствии со ст. 67.1.2 Международного кодекса зоологической номенклатуры (Международный..., 2000), *A. linguifera* останется типовым видом рода *Kormosia*.

1. *KORMOSIA LINGUIFERA* (CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859)
(рис. 74)

— *linguifera* Claparede et Lachmann, 1859: 489 (*Acineta*); Collin, 1909b: 1095; 1912: 352 (*Periacineta*); Kormos, 1938a: 41 (*Peridiscophrya*); Matthes, 1954a: 213 (*Discophrya*); Matthes et al., 1988: 139; Янковский, 1981: 112 (*Peridiscophrya*); Довгаль, 1987: 6; 1991: 55; Dovgal, 2002b: 261 (*Kormosia*); *ligulata* Stein, 1859: 46 (*Acineta*); *urceolata* Stokes, 1885c: 449 (*Acineta*); Sand, 1901: 295; Curds, 1985a: 113 (*Acinetides*); Collin, 1909b: 1095; 1912: 355 (*Periacineta*); Янковский, 1981: 112 (*Fitonacineta*); *molesta* Matthes, 1954a: 217 (*Discophrya*) syn. n.; Matthes et al., 1988: 140; Янковский, 1981: 112 (*Periacineta*) syn. n.; Dovgal, 2002b: 261.

Тело треугольное, латерально сплющенное, прикреплено к устью стилотеки. Раковина типа стилотеки, прикрепление к субстрату осуществляется ее коротким стеблевидным выростом. Щупальца прямые, булавовидные, собраны в два апикальных пучка, сократимые, при фиксации могут втягиваться внутрь тела. Макронуклеус эллипсоидный, вытянутый. Сократительных вакуолей 1–5.

Р а з м е р ы (мкм): длина раковины — 95–118, ширина раковины — 35–118, длина тела — 67–84, ширина тела — 33–42, размеры макронуклеуса — 13–17 × 31–38, длина щупалец — 6–22.

Б. Колла (Collin, 1909b) переместил вид *Acineta urceolata* Stokes, 1885 в состав рода *Periacineta*. Д. Маттес и соавт. (Matthes et al., 1988) указали комбинацию названий А. Стокса (Stokes, 1885c) в качестве младшего синонима *Discophrya buckei*. В свою очередь, К. Курдс (Curds, 1985a) привел видовое

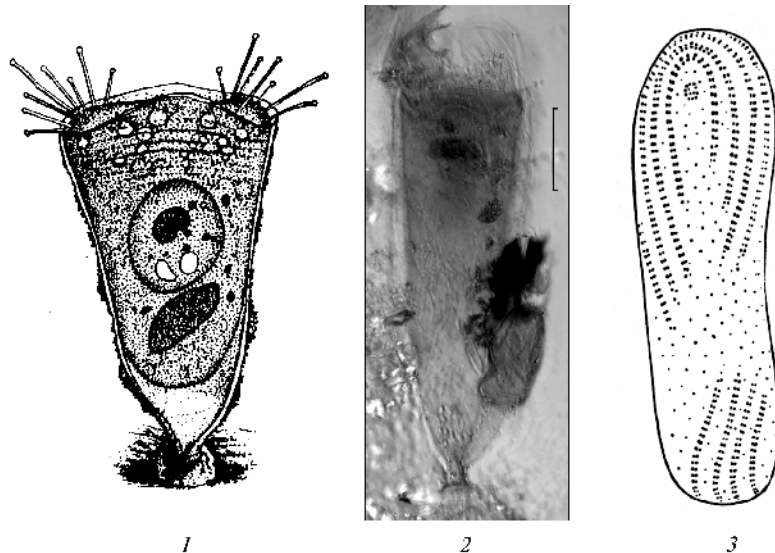


Рис. 74. *Kormosia linguifera* (Claparede et Lachmann, 1859):

1 — трофонт (по В. Коллин, 1912); 2 — трофонт с прикрепленной к псевдостилу перитрихой (дифференциально-интерференционный контраст; масштаб 50 мкм); 3 — бродяжка (по И. Гильхер, 1951)

Fig. 74. *Kormosia linguifera* (Claparede et Lachmann, 1859):

1 — trophont (after V. Collin, 1912); 2 — trophont with peritrich ciliate attached to pseudostyle (differential interference contrast; scale bar 50 μm); 3 — swarmer (after I. Guilcher, 1951)

название А. Стокса как валидное, но на основании наличия у него стилотеки переместил вид в состав рода *Acinetides*. *Acineta urceolata* syn. n. считается нами младшим синонимом *Kormosia linguifera*.

Вид дискофриин *Discophrya molesta* Matthes, 1954 (впоследствии перемещенный в состав рода *Periacineta*), согласно дифференциальному диагнозу (Matthes, 1954a), отличается от *Kormosia linguifera* только наличием поперечных складок в апикальной части раковины и менее широкой раковинной. По нашим наблюдениям, для *K. linguifera* также характерна высокая степень изменчивости по этим признакам, связанная с поселением на разных субстратах и с разной локализацией на теле хозяев, что делает его неотличимым от вида Д. Маттеса. *D. molesta* syn. n. и *P. molesta* syn. n. считаются нами младшими синонимами *K. linguifera*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан из водоемов в окрестностях г. Сет (Франция) (типовое местонахождение). Найден в водоемах Германии.

В Украине отмечен С.М. Крашенинниковым (Крашенинников, 1925) на нитчатых водорослях из оз. Заспа в окрестностях г. Киев и П.Н. Бучинским (1895, 1897) в Хаджибейском и Куяльницком лиманах Черного моря.

Нами в Украине найден на *Potamogeton crispus* из оз. Тихое у с. Спасское Черниговской обл.; на *Hydrophilus aterrimus* из р. Припять у с. Нобель Ровенской обл.; на *Potamogeton lucens* из устья р. Церем у с. Малая Цвиля Житомирской обл.; на *Ranatra linearis* из озера в пойме р. Горынь у с. Великие Цепцевици Ровенской обл.; на *Cybister lateralimarginalis* и *Hydrous* sp. из оз. Хотин у с. Тимановка Сумской обл.

III. С Е М Е Й С Т В О HELIOPHRYIDAE CORLISS, 1979

Heliophryidae Corliss, 1979: 241; Янковский, 1981: 113, Довгаль, 1996: 25; Dovgal, 2002b: 262; Янковский, 2007: 717; Lynn, 2008: 395; Cyclophryidae Янковский, 2007: 727 syn. n.

Дисковидные формы, распластанные по субстрату. Прикрепление к субстрату осуществляется погруженным в тело, широким прикрепительным диском — видоизмененным стебельком. Щупальца булавовидные, собраны в пучки или одиночные. Макронуклеус эллипсоидный либо разветвленный. Обитатели пресноводного перифитона, неспецифичные комменсалы водных беспозвоночных.

Типовой род — *Heliophrya* De Saedeleer et Tellier, 1930.

Семейство Heliophryidae выделено Д. Корлиссом (Corliss, 1979) для распластанных по субстрату, дисковидных сукторий с почкованием инверсогеммией. По совокупности признаков это семейство помещено нами (Dovgal, 2002b) в отряд Discophryida, Д. Линном (Lynn, 2008), соответственно, в принятый им отряд Evaginogenida Jankowski, 1975.

Однако А.В. Янковский (1981, 2007) утверждает, что у представителей типового рода *Heliophrya* бесполое размножение происходит по типу эндогеммии, а не эвагиногеммии. Соответственно, семейство с одним (типовым) родом рекомендуется поместить в состав эндогемней, но без указания отряда, так как отряд Trichophryida Jankowski, 1978 А.В. Янковский сейчас не признает.

Типовой вид второго рода семейства — *Cyclophrya magna* Gönner, 1935, для которого наличие эвагиногеммии установлено однозначно, А.В. Янковский (2007) считает аберрантной дискофрииной, не имеющей отношения к гелиофриидам.

А.В. Янковский не ссылается на какие-либо экспериментальные работы, содержащие сведения о способе почкования гелиофрий, или собственные

данные. Возможно, его взгляды основаны на работах Й. Ридера (Rieder, 1988), который полагал, что для гелиофрий характерна эндогеммия, и А. Батисса (Batisse, 1994), переместившего род *Heliophrya* в состав семейства Trichophryidae Fraipont, 1878.

В работе Й. Ридера (Rieder, 1988) обсуждается процесс почкования вида *Heliophrya rotunda*, но не прослеживается его динамика, имеется только одно фото с поздней стадией почкования. А. Батисс, в свою очередь, не приводит результатов собственных наблюдений, но ссылается на работу М. Могенсена и соавт. (Mogensen et al., 1984). Эти авторы на основании проведенного электронно-микроскопического изучения морфологии типового вида рода *Heliophrya* — *H. rotunda* (Hentschel, 1916) — и наблюдений за его почкованием сделали вывод, что *H. rotunda* по строению ближе к сукториям с внутренним, чем с эвагинативным, почкованием, так как он отличается некоторыми ультраструктурными особенностями от другого вида рода — *H. erhardi* (Rieder, 1936). На этом основании типовой вид перемещен этими авторами из рода *Heliophrya* в состав рода *Trichophrya* Claparede et Lachmann, 1859.

Следует отметить, что различия в ультраструктуре между двумя гелиофриидами, изученными М. Могенсеном и соавт., вполне очевидны, поскольку речь не идет о видах одного рода. Эти авторы не приняли во внимание, что название *Heliophrya erhardi*, с которым проводилось сравнение, на самом деле младший синоним *Cyclophrya magna* — типового вида рода *Cyclophrya*. Кроме того, судя по рисунку из их статьи, под названием *H. rotunda* изучались 2 вида, которых авторы не смогли различить, так как на фотографии в их работе изображена *H. minima* (Rieder, 1936), а не *H. rotunda*.

Однако основное, на что, видимо, не обратили внимания А. Батисс и А.В. Янковский, — в упомянутой статье (Mogensen et al., 1984) описывается типичное эвагинативное почкование. Действительно, и на приведенной схеме почкования *Trichophrya rotunda*, и в описании процесса показано, что бесполое размножение вида начинается с инвагинации кортекса. Эта ранняя фаза почкования может быть плохо различима, а в конечной фазе, вероятно в связи с тем что клеточное тело гелиофрий представляет собой распластанный по субстрату плоский диск, создается впечатление, что томосфера имеет конфигурацию, характерную для эндогеммин.

В результате более тщательного электронно-микроскопического исследования почкования *Heliophrya* (Fox et al., 1988) бесполое размножение у этих сукторий однозначно трактуется как инверсогеммия.

Следует отметить, что наличие у обоих представителей рода *Heliophrya* инверсогеммии подтверждают наши неоднократные наблюдения начальных фаз их бесполого размножения (рис. 75).

Таким образом, по нашему мнению, нет оснований для выведения рода *Heliophrya* и семейства Heliophryidae из состава эвагиногеней.

В связи с перемещением гелиофриид в состав эндогемней А.В. Янковский (2007) предложил выделить род *Cyclophrya* в отдельное семейство Cyclophryidae Jankowski, 2007 с указанием, что это семейство соответствует выделенному им ранее (Янковский, 1981) семейству Solenophryidae Jankowski, 1981, которое нами (Dovgal, 2002b) рассматривается в составе отряда Trichophryida. При этом А.В. Янковский высказывал сомнение, будет ли принято его утверждение, что род *Solenophrya* является старшим синонимом *Cyclophrya*. Это и послужило основанием для предложения им замещающего названия семейства.

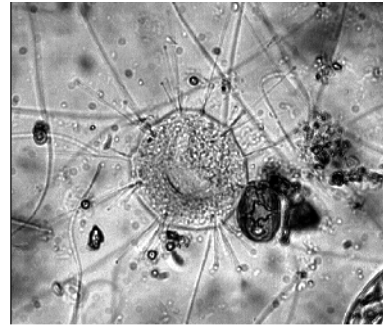
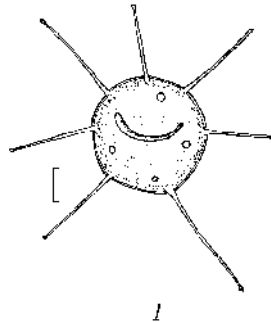
Однако, как будет показано нами далее, утверждение А.В. Янковского об идентичности видов *Solenophrya crassa* и *Cyclophrya magna* слабо обосновано.

Рис. 75. Начальные фазы почкования гелиофрий:

1 — *Heliophrya minima* (Rieder, 1936) (масштаб 10 мкм);
2 — *H. rotunda* (Hentshel, 1916) (×640)

Fig. 75. The initial phases of inversogemmie budding in heliophryid suctorians:

1 — *Heliophrya minima* (Rieder, 1936) (scale bar 10 μm);
2 — *H. rotunda* (Hentshel, 1916) (×640)



Такое перемещение гелиофриид в состав эндогений считается нами нецелесообразным, поэтому название Cyclophryidae syn. n. становится младшим синонимом Heliophryidae.

Таблица для определения родов семейства Heliophryidae

- 1 (2). Макронуклеус неразветвленный 1. *Heliophrya* Saed., Tell.
2 (1). Макронуклеус разветвленный. 2. *Cyclophrya* Gönn.

1. Р О Д *HELIOPHRYA* DE SAEDELEER ET TELLIER, 1930

Heliophrya De Saedeleer et Tellier, 1930: 12; Matthes, 1954e: 143; Matthes et al., 1988: 60; Довгаль, 1996: 25; Aescht, 2001: 80; Dovgal, 2002b: 262; Янковский, 2007: 717; Lynn, 2008: 395; *Platophrya* Gönnert, 1935: 121; *Craspedophrya* Rieder, 1936a: 360; *Paraheliophrya* Jankowski, 1978: 495; Янковский, 1981: 114; 2007: 718.

Суктории с дисковидным, распластанным по субстрату телом. Щупальца булабовидные, расположены по краю тела, собраны в пучки или одиночные. Макронуклеус округлый. Многочисленные сократительные вакуоли расположены вдоль края тела. Почкование моноэвагиногеммией. Конъюгация изогамная. Пресноводные перифитонные виды.

А.В. Янковский (2007) указывает на наличие раковины у типового вида рода. Однако, по нашему мнению, это остатки секрета, которым трофонт прикрепляется к субстрату, настоящей раковины у представителей рода нет.

Типовой вид рода — *Heliophrya collini* De Saedeleer et Tellier, 1930 (по монотипии) как младший синоним *Trichophrya rotunda* Hentshel, 1916.

Род *Paraheliophrya* Jankowski, 1978 предложен А.В. Янковским (1978) для сукторий-гелиофриид со щупальцами, не собранными в пучки. Типовой вид рода — *Craspedophrya rotunda* f. *minima* Rieder, 1936. Однако расположение щупалец не принимается нами в качестве родового признака гелиофриид. Соответственно, название *Paraheliophrya* сведено в синонимы *Heliophrya* (Dovgal, 2002b).

Таблица для определения видов рода Heliophrya

- 1 (2). Щупальца собраны в пучки 1. *H. rotunda* (Hentsh.).
2 (1). Щупальца не собраны в пучки, равномерно распределены по краю тела 2. *H. minima* (Rieder).

1. *HELIOPHRYA ROTUNDA* (HENTSHHEL, 1916)

(см. рис. 1, 2; 11, 1; 75, 2; 76)

— *rotunda* Hentshel, 1916: 22 (*Trichophrya*); Gönnert, 1935: 121 (*Platophrya*); Rieder, 1936a: 379 (*Craspedophrya*); Matthes, 1954e: 145 (*Heliophrya*); Янковский, 1981: 113; Matthes et al., 1988: 60; Rieder, 1988: 75; Довгаль, 1996: 25; Dovgal, 2002b: 262; Янковский, 2007: 717; *rotunda* var. *sinuosa* Rieder, 1936a: 382 (*Craspedophrya*); *sinuosa* Jankowski, 1981: 113 (*Heliophrya*) syn. n.; Довгаль, 1987: 4; 1988: 16; 1991: 56; 1994: 56; 1996: 26; Dovgal, 2002b: 262; *collini* De Saedeleer et Tellier, 1930: 12 (*Heliophrya*); Evans et al., 1995: 52 (*Trichophrya*); Mogensen et al., 1989: 33 (*Trichophrya*).

Суктории с дисковидным телом. Щупальца тонкие, длинные, сократимые, собраны обычно в 6—15 пучков по краю тела, основания щупалец в пределах пучка скоординированы в радиальные ряды. Макронуклеус овальный, центральный. Микронуклеус один, расположен возле макронуклеуса. Сократительных вакуолей 10—12, они расположены по краю тела. Пресноводный перифитонный вид, встречается на раковинах моллюсков, однако не является специфичным комменсалом этих животных.

Размеры (мкм): диаметр тела — 50—75, высота тела — 30—35, длина щупалец — 16—50, размеры макронуклеуса — 15—20 × 23—27.

Вид несколько раз независимо описан разными авторами под разными названиями в составе разных родов, что отражено в номенклатурной истории видового названия.

Вид полиморфный (Rieder, 1988), изменчивость проявляется в разной ориентации пучков щупалец и форме тела.

Й. Ридер (Rieder, 1936a) описал 2 варианта: *Craspedophrya rotunda* var. *typica* Rieder, 1936 и *C. rotunda* var. *sinuosa* Rieder, 1936. Во введении к следующей публикации (Rieder, 1936b) он указал на идентичность *C. rotunda* (вероятно, var. *typica*) и *Trichophrya rotunda* Hentshel, 1916.

В обзорной работе по гелиофриидам Й. Ридер описал еще 2 формы: *Heliophrya rotunda* f. *oligofascicularis* Rieder, 1988 (с небольшим (от двух) количеством пучков щупалец, что, возможно, отражает этапы морфогенеза) и *H. rotunda* f. *irregularis* Rieder, 1988 (с пучками щупалец, расположенными не равномерно, а собранными в группы). Однако в литературе никогда не предлагалось придавать этим формам видовой или подвидовой статус. Необходимо специальное изучение изменчивости *H. rotunda*.

Вариетет *Craspedophrya rotunda* var. *sinuosa* в качестве самостоятельного вида принят А.В. Янковским (1981) и нами (Довгаль, 1987, 1988, 1991, 1994, 1996; Dovgal, 2002b). В обзоре А.В. Янковского (2007) этот таксон уже обозначен как вариант



Рис. 76. *Heliophrya rotunda* (Hentshel, 1916) (оригинал; ×640)

Fig. 76. *Heliophrya rotunda* (Hentshel, 1916) (original; ×640)

(в тексте назван формой) с оговоркой, что данная форма может быть самостоятельным видом.

В отличие от *Heliophrya rotunda* (*Craspedophrya rotunda* var. *typica*) у варианта Й. Ридера тело несколько асимметрично за счет волнообразного изгиба его края. По нашим наблюдениям, это не актинофоры, аналогичные выростам края тела трихофрий, так как расположение пучков щупалец не всегда совпадает с этими выростами.

Автор названия (Rieder, 1988), по-видимому, склонен трактовать этот вариант как проявление внутривидовой изменчивости *Heliophrya rotunda*. По нашему мнению, без изучения кинетома бродяжек или специальных молекулярно-генетических исследований доказать видовой статус *H. sinuosa* не представляется возможным, поэтому в данной монографии *H. sinuosa* syn. n. считается младшим синонимом *H. rotunda*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный вид. Описан из водоемов Швейцарии и Германии, найден в пресных водоемах Великобритании, России, США. Недавно найден (Wu et al., 2006) в пресных водоемах Китая.

В Украине найден нами на стеклах обрастания в пойменном озере на левом берегу р. Днепр в окрестностях г. Киев, в р. Случь у с. Маринин Ровенской обл., в р. Стырь у с. Пониковица Бродского р-на Львовской обл., в р. Десна у г. Остер Черниговской обл., в р. Горынь у сел Степань, Звездовка, Деражное, Збуж и Великие Цепцевичи Ровенской обл., в р. Тетерев у с. Песчаное Киевской обл. и у с. Березцы Житомирской обл., в р. Турья у с. Доротище Волынской обл., в р. Южный Буг у с. Солгутово Гайворонского р-на Кировоградской обл. и с. Селище Винницкой обл., г. Винница, в оз. Перемут в Шацком национальном природном парке, в р. Днестр у с. Петров, в р. Ольшанка, р. Северский Донец у с. Гиниевка Харьковской обл., в р. Десна у с. Пирново Вышгородского р-на Киевской обл., в оз. Свитязь у с. Свитязь Шацкого р-на Волынской обл. (Шацкий национальный природный парк), в оз. Нобель у с. Нобель Ровенской обл., в пруду Феофании в окрестностях г. Киев, в р. Десна у с. Погребы Киевской обл.; на *Potamogeton lucens* в пойменном озере с. Великие Цепцевичи Ровенской обл., в р. Снов у с. Брусилон Черниговской обл. и р. Горынь у с. Степань Ровенской обл.; на *Ceratophyllum demersum* в озере в пойме р. Сейм у с. Устье Черниговской обл., в р. Десна у с. Горица Черниговской обл., в р. Тетерев у г. Житомир; на *Nuphar luteum* в р. Горынь у с. Ставок Ровенской обл.; на *Elodea canadensis* в пойменном озере на левом берегу р. Днепр у г. Киев; на *Mougeotia* sp. в р. Южный Буг у г. Ладыжин Винницкой обл.; на *Limnanthemum nymphaeoides* Hoffm. et Link, 1809 в оз. Сквирень в пойме р. Сейм у с. Устье Черниговской обл.

2. HELIOPHYA MINIMA (RIEDER, 1936)

(см. рис. 75, 1; 77)

— *rotunda* f. *minima* Rieder, 1936a: 383 (*Craspedophrya*); *minima* Rieder, 1988: 75 (*Heliophrya*); Довгаль, 1996: 26; Dovgal, 2002b: 262; Янковский, 1978: 495; 1981: 114; 2007: 718; *riederi* Matthes, 1954e: 149 (*Heliophrya*); Matthes et al., 1988: 62; Evans et al., 1995: 52 (*Trichophrya*).

Суктории с дисковидным, распластным по субстрату телом. 8—15 одиночных щупалец равномерно распределены по краю тела. Макронуклеус округлый, центральный. Сократительных вакуолей 10—12, они расположены вдоль края тела. Почкование моноэвагиногеммией. Пресноводный перифитонный вид.

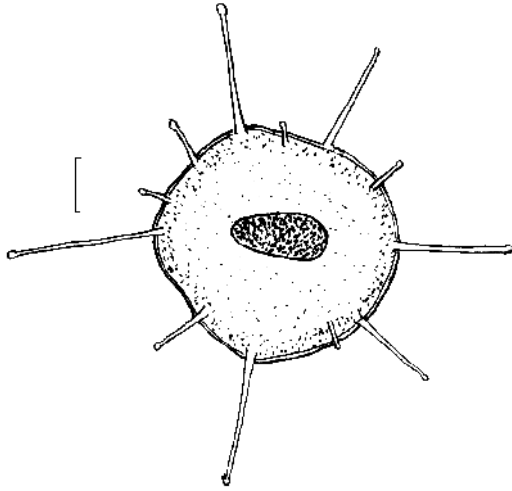


Рис. 77. *Heliophrya minima* (Rieder, 1936) (оригинал; масштаб 10 мкм)

Fig. 77. *Heliophrya minima* (Rieder, 1936) (original; scale bar 10 μ m)

Размеры (мкм): диаметр тела — 31–40, длина щупалец — 10–46.

Вид описан Й. Ридером (Rieder, 1936a) как форма *Heliophrya rotunda*, которую автор отнес к своему роду *Craspedophrya* Rieder, 1936, под названием *Craspedophrya rotunda* f. *minima* Rieder, 1936. Д. Маттес (Matthes, 1954e) повторно изучил форму и установил, что это самостоятельный вид рода *Heliophrya*, который назван им в честь Й. Ридера — *H. riederi* Matthes, 1954. Однако, согласно правилам Международного кодекса зоологической номенклатуры (Международный..., 2000), приоритет сохраняется за названием формы Й. Ридера.

Как указывалось, вид Й. Ридера приведен А.В. Янковским (1978) в качестве типового вида рода *Paraheliophrya*, который был сведен в синонимы *Heliophrya*.

Распространение. Широко распространенный вид. Описан из водоемов Швейцарии. Найден в Германии и Великобритании.

В Украине найден нами на стеклах обрастания в пойменном озере на левом берегу р. Днепр у г. Киев, в р. Горынь у сел Звездовка и Деражное, Ровенской обл., в р. Псел у с. Малый Перевоз Полтавской обл., в р. Сильница у г. Ладыжин Винницкой обл., в р. Южный Буг у с. Солгутово Гайворонского р-на Кировоградской обл., в р. Днестр у с. Лука Ивано-Франковской обл., в р. Северский Донец у с. Гиниевка Харьковской обл., в р. Десна у с. Пирново Вышгородского р-на Киевской обл. и в детрите в пруду с. Гребенки Киевской обл.

2. РОД *CYCLOPHRYA* GÖNNERT, 1935

Cyclophrya Gönner, 1935: 149; Янковский, 1981: 114; Matthes et al., 1988: 148; Довгаль, 1996: 26; Aescht, 2001: 54; Dovgal, 2002b: 262; Янковский, 2007: 727; Lynn, 2008: 395; *Craspedophrya* Rieder, 1936a: 361; Rieder, 1988: 74.

Крупные суктории с распластанным по субстрату телом. Макронуклеус разветвленный, извитой. Щупальца собраны в пучки. Почкование эвагиногеммией.

Монотипический род. Типовой вид — *Cyclophrya magna* Gönner, 1935 (по монотипии).

1. *CYCLOPHRYA MAGNA* GÖNNERT, 1935 (см. рис. 10, 2; 78)

— *magna* Gönner, 1935: 150 (*Cyclophrya*); Янковский, 1981: 114; Matthes et al., 1988: 13; Довгаль, 1996: 26; Rieder, 1988: 75; Dovgal, 2002b: 262; Янковский, 2007: 727; *erhardi* Rieder, 1936a: 361 (*Craspedophrya*); Matthes, 1954e: 151 (*Heliophrya*); Янковский, 1981: 114 (*Cyclophrya*); *katharinae* Kormos, 1960: 22 (*Cyclophrya*) syn. n.; Rieder, 1988: 75; Янковский, 1981: 114; 2007: 727.

Крупные, плоские суктории с распластанным по субстрату телом. Макронуклеус лентовидный, извитой, разветвленный. Длинные, тонкие сокра-

тимые щупальца собраны в 4, реже — 5—6 пучков, расположенных по краю тела. Сократительных вакуолей 4—8.

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 90—150, длина щупалец — 14—40.

Cyclophrya magna — достаточно часто встречающийся, перифитонный вид, который несколько раз был независимо описан разными авторами, что отражено в его номенклатурной истории.

Й. Кормош (Kormos, 1960) привел очень краткое описание нового вида рода — *Cyclophrya katharinae* Kormos, 1960, не проиллюстрировав его. Вид отличается от типового вида рода расположением пучков щупалец: у *C. magna* линии, условно соединяющие центры пучков щупалец, образуют ромб, у *C. katharinae* — квадрат. Также размеры *C. katharinae* в 1,5—2,0 раза больше, чем *C. magna*. Однако изменчивость *C. magna*, в том числе по указанным признакам, слабо изучена. Можно предположить, что это проявление внутривидовой изменчивости. В связи с этим *C. katharinae* syn. n. рассматривается нами в качестве младшего синонима *C. magna*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный перифитонный вид. Найден в водоемах Германии, Швейцарии, Венгрии, США.

В Украине найден нами на стеклах обрастания в р. Южный Буг у с. Селище Винницкой обл., в р. Горынь у с. Деражное Ровенской обл., в озере в пойме р. Днепр на левом берегу у г. Киев, в р. Десна у с. Пирново Вышгородского р-на Киевской обл.; на *Nepa cinerea* в р. Тетерев у с. Городец Житомирской обл., в р. Снов у с. Горск Щорсовского р-на Черниговской обл.; на нимфе *Agrion* sp. в р. Припять у с. Большие Сороки Киевской обл.; на *Bithynia* sp. в р. Случь у с. Маринин Ровенской обл.; на *Viviparus* sp. в р. Южный Буг у г. Ладыжин Винницкой обл. и р. Северский Донец у с. Меловая Харьковской обл.



Рис. 78. *Cyclophrya magna* Gönner, 1935 (оригинал; $\times 640$)

Fig. 78. *Cyclophrya magna* Gönner, 1935 (original; $\times 640$)

II. О Т Р Я Д DENDROCOMETIDA RAABE, 1964

Dendrocometida Raabe, 1964: 221; Янковский, 1981: 114; Довгаль, 1996: 20; Dovgal, 2002b: 263; Dendrocometina Batisse, 1975a: 1800.

Дисковидные, полусферические, вазообразные либо веретеновидные бесстебельчатые и стебельчатые формы. Щупальца палочковидные либо разветвленные. Макронуклеус различной формы. Комменсалы жабр и щетинок ног пресноводных амфипод и изопод.

А.В. Янковский (2007) не признает родство дендрокOMETИН и стилоКОМЕТИН, полагая, что сходство морфологии дистального конца палочковидных и разветвленных щупалец чисто внешнее. Также этот автор считает разветвленные щупальца дендрокOMETИН видоизмененными актинофорами.

Нами (Dovgal, 2002b) отмечено, что по данным электронной микроскопии (Bardele, 1972) разветвленные щупальца скорее сформировались слиянием нескольких соседних палочковидных щупалец.

При сходстве таких фундаментальных характеристик, как способ бесполого размножения и некоторых особенностей морфологии клетки, вполне можно предположить генезис щупалец дендрокOMETIN от щупалец стилоКОМЕТIN, что подразумевает родство. Это и послужило основанием для объединения подотрядов Stylocometina и Dendrocometina в один отряд. Только последующая проверка этой гипотезы с использованием молекулярных технологий позволит решить проблему положения двух своеобразных групп сукторий в системе класса.

Таблица для определения подотрядов отряда Dendrocometida

- 1 (2). Щупальца палочковидные II. Stylocometina Jank.
- 2 (1). Щупальца разветвленные I. Dendrocometina Dovgal.

I. П О Д О Т Р Я Д Dendrocometina Dovgal, 2002

Dendrocometina Dovgal, 2002b: 263.

Полусферические, дисковидные, распластанные по субстрату или вазообразные, бесстебельчатые суктории. Прикрепление к субстрату осуществляется базальным выростом тела либо тектиновым прикрепительным диском (видоизмененным стебельком). Характерны разветвленные щупальца. Макронуклеус сферический или эллипсоидный. Комменсалы жабр и щетинок ног пресноводных гаммарид.

I. С Е М Е Й С Т В О DENDROCOMETIDAE HAECKEL, 1866

Dendrocometida Haeckel, 1866: LXXIX; Dendrocometidae Collin, 1912: 386; Янковский, 1973б: 174; Batisse, 1975b: 2123; Янковский, 1981: 114; Довгаль, 1996: 26; Dovgal, 2002b: 263; Lynn, 2008: 395.

Полусферические или дисковидные, распластанные по субстрату суктории с разветвленными щупальцами. Макронуклеус эллипсоидный. Комменсалы пресноводных гаммарид.

Типовой род — *Dendrocometes* Stein, 1852.

1. Р О Д DENDROCOMETES STEIN, 1852

Dendrocometes Stein, 1852: 492; Collin, 1912: 388; Янковский, 1981: 114; Matthes et al., 1988: 152; Довгаль, 1996: 26; Aescht, 2001: 57; Dovgal, 2002b: 263; Янковский, 2007: 726; Lynn, 2008: 395; *Dendrocometides* Swarczewsky, 1928: 50; Янковский, 2007: 726.

Суктории с массивным, полусферическим или дисковидным, распластанным по субстрату телом. Щупальца разветвленные, их обычно 4–6, иногда по периферии тела расположены дополнительные щупальца, выполняющие, вероятно, функцию дополнительных прикрепительных органелл. Макронуклеус эллипсоидный. Почкование моноэвагиногеммией. Комменсалы пресноводных амфипод.

Типовой вид рода — *Dendrocometes paradoxus* Stein, 1852 (по монотипии).

Род *Dendrocometides* Swarczewsky, 1928 с единственным (типовым) видом — *D. priscus* Swarczewsky, 1928 — описан Б. Сварчевским (Swarczewsky,

1928b) с байкальских гаммарид. Для *D. priscus* характерно полусферическое тело и разветвленные щупальца, как и у представителей рода *Dendrocometes* Stein, 1852. Единственное отличие, на основании которого Б. Сварчевский предложил выделить вид в отдельный род, — заостренные терминальные концы ветвей щупалец. Ультратонкое строение щупалец вида не изучалось. По нашему мнению, больший или меньший диаметр конца щупальца не является достаточным основанием для того, чтобы говорить об особом варианте строения этой органеллы. Соответственно, пока недостаточно оснований и для выделения отдельного рода дендрокометид. Название *Dendrocometides* сведено нами в синонимы рода *Dendrocometes* (Dovgal, 2002b).

В сводке по инфузориям А.В. Янковского (2007) также отмечается, что *Dendrocometides* — сомнительный род, возможно, это бродяжки *Dendrocometes* sp. на ранних стадиях метаморфоза.

В фауне Украины только типовой вид.

1. *DENDROCOMETES PARADOXUS* STEIN, 1852 (рис. 79)

— *paradoxus* Stein, 1852: 492 (*Dendrocometes*); Claparede, Lachmann, 1859: 381; Collin, 1912: 14; Янковский, 1981: 114; Matthes et al., 1988: 152; Довгаль 1996: 26; Dovgal, 2002b: 263; Янковский, 2007: 726.

Суктории с полусферическим, иногда уплощенным до дисковидного телом. Макронуклеус эллипсоидный, центральный. Микронуклеусов 3, они расположены у макронуклеуса. Сократительная вакуоль одна. Щупалец от 2 до 7, они толстые, древовидно разветвленные, расположены по краям тела (см. рис. 6, 3). В наших материалах наблюдались мелкие дополнительные щупальца. Бродяжка крупная, с несколькими замкнутыми рядами ресничек, которые проходят по периферии тела.

Р а з м е р ы (мкм): высота тела — 40—60, ширина тела — 60—82, размеры макронуклеуса — 15—20 × 17—20, длина щупалец — 45—53, диаметр щупалец у основания — 10—12.

Х о з я е в а. *Gammarus* sp., *Gammarus pulex*, *G. lacustris*, *G. balcanicus* Schäferna, 1922, *G. ochridensis* (Schäferna, 1926), *G. fossarum* Koch, 1836, *G. ambulans* (Müller, 1846), *G. kischineffensis* Schellenberg, 1937, *G. roeselii* Gervais, 1835,

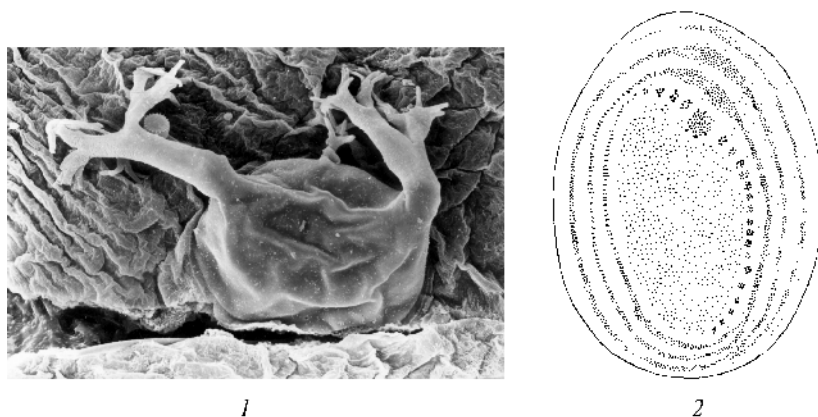


Рис. 79. *Dendrocometes paradoxus* Stein, 1852:

1 — трофонт (сканирующая электронная микроскопия; оригинал; ×860); 2 — бродяжка (по I. Guilcher, 1951)

Fig. 79. *Dendrocometes paradoxus* Stein, 1852:

1 — trophont (scanning electron microscopy; original; ×860); 2 — swarmer (after I. Guilcher, 1951)

Eulimnogammarus hyacinthinus (Dybowsky, 1874), *Niphargus puteanus* (Koch, 1836), *Jesogammarus* sp., *Micrurops* sp., *Chaetogammarus ischus* (Stebbing, 1898).

Распространение. Достоверно известны многочисленные находки вида в Европе, Сибири, на Дальнем Востоке, в Японии. Нами найден на *Gammarus roesellii* из оз. Охрид, Македония (материал А.В. Конюшина). Несколько раз отмечен в США, но нет ни одного точного иллюстрированного описания этого вида в странах Северной Америки. В связи с этим А.В. Янковский считает, что до сих пор неизвестно, есть ли вид в Северной Америке. Однако нами найдены типичные *Dendrocometes paradoxus* на жабрах *G. lacustris* из оз. Пирамида и *Chaetogammarus ischus* из р. Детройт, Канада (материал И.А. Григоровича; определение хозяев И.А. Григоровича и Д.П. Курандиной) (Dovgal, Grigorovich, 2000).

В Украине найден М.А. Галаджиевым (1927) в окрестностях г. Севастополь, Н.Н. Фадеевым (1929) в бассейне р. Северский Донец в Харьковской обл., В.В. Добровлянским (1914) в окрестностях г. Киев и Д.П. Курандиной (1981) на *Chaetogammarus ischus*, *Gammarus lacustris* и *Gammarus* sp. в днепровских водохранилищах.

Нами найден в Украине на жабрах *Gammarus balcanicus* из родника на правом берегу р. Днестр у с. Петрилов, р. Сучава у с. Шепот Путильского р-на Ивано-Франковской обл.; на *G. lacustris* в оз. Хотин у с. Радичев Черниговской обл., в оз. Вербень у с. Спасское Черниговской обл., в р. Горынь у сел Ставок и Великие Цепцевичи Ровенской обл., в р. Случь у с. Прислучь Ровенской обл., в р. Остер у г. Остер Черниговской обл., в р. Волк у пгт Летичев Хмельницкой обл., в р. Северский Донец у с. Морозовка Балаклейского р-на Харьковской обл.; на *Gammarus* sp. в р. Случь у с. Маринин Ровенской обл., в р. Коломак у с. Верхолы Полтавской обл., в потоке у с. Краснолесье, роднике Карасу-Баши у с. Перевальное, ручье на восточном склоне г. Аюдаг у пгт Партенит АР Крым, в оз. Нобель у с. Нобель Ровенской обл.; на *G. kischineffensis* в р. Малая Уголька у с. Малая Уголька Тячевского р-на Закарпатской обл.

II. Подотряд Stylocometina Jankowski, 1981

Stylocometina Jankowski, 1981: 113; Довгаль, 1996: 20; Dovgal, 2002b: 263.

Суктории с почкованием эвагиногеммией и палочковидными щупальцами.

Таблица для определения семейств подотряда Stylocometina

- 1 (2). Прикрепленные формы. Трофонты полусферические или эллипсоидные. I. Stylocometidae Jank.
- 2 (1). Планктонные формы. Трофонты сферические. Щупальца беспорядочно расположены на половине тела, противоположной сократительной вакуоли. Чаше встречаются веретеновидные бродяжки с многочисленными поперечными циклокинетами, крупной сократительной вакуолью на функциональном заднем конце тела и несколькими палочковидными щупальцами на переднем. Сапропелебионты и обитатели почв. II. Enchelyomorphidae August., Foissn.

I. СЕМЕЙСТВО STYLOCOMETIDAE JANKOWSKI, 1981

Stylocometidae Jankowski, 1981: 113; Довгаль, 1996: 25; Dovgal, 2002b: 263; Янковский, 2007: 726; Lynn, 2008: 396.

Бесстебельчатые и стебельчатые суктории. Тело эллипсоидное, слабо латерально сплющенное, мешковидное либо дисковидное, распластанное по субстрату. Щупальца палочковидные, с мощной аксонемой, распределены по всей поверхности тела или собраны в ряды. Комменсалы пресноводных изопод и амфипод, обитатели сапропели, почвы и очистных сооружений.

Типовой род — *Stylocometes* Stein, 1876.

А.В. Янковский (2007) включил в состав семейства только род *Stylocometes*.

1. РОД STYLOCOMETES STEIN, 1867

Stylocometes Stein, 1867: 144; Collin, 1912: 388; Янковский, 1981: 113; Matthes, 1972: 357; Matthes et al., 1988: 149; Довгаль, 1996: 25; Aescht, 2001: 156; Dovgal, 2002b: 263; Янковский, 2007: 726; Lynn, 2008: 396; *Digitophrya* Fraipont, 1878c: 509; Corliss, 1979: 208; *Pericometes* Schneider, 1886: 82; *Periocometes* Corliss, 1979: 208; *Asellicola* Plate, 1888: 143.

Бесстебельчатые формы. Прикрепление к субстрату осуществляется с помощью выроста базальной части тела или всей нижней поверхностью. Тело эллипсоидное или полусферическое. Палочковидные щупальца равномерно распределены по апикальной поверхности тела. Комменсалы пресноводных изопод.

Типовой вид рода — *Acineta digitata* Stein, 1859 (Stein, 1867; Aescht, 2001; Dovgal, 2002b), как младший синоним *Trichophrya digitata* Claparede et Lachmann, 1859 (по монотипии).

Типовой вид описан Э. Клапареде и Й. Лахманном (Claparede, Lachmann, 1859) под названием *Trichophrya digitata* и в том же году Ф. Штейном (Stein, 1859) под названием *Acineta digitata*.

А.В. Янковский (2007) отмечает, что неясно, какая публикация приоритетна — Э. Клапареде и Й. Лахманна или Ф. Штейна. Как указывалось, приоритет публикации Э. Клапареде и Й. Лахманна установил Д. Маттес (Matthes, 1954b), однако, согласно правилам зоологической номенклатуры, установленный приоритет названия Э. Клапареде и Й. Лахманна не должен приводить к смене типового вида рода.

1. *STYLOCOMETES DIGITATUS* (CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859)

(рис. 80)

— *digitata* Claparede et Lachmann, 1859: 386 (*Trichophrya*); Stein, 1859: 46 (*Acineta*); Plate, 1888: 143 (*Asellicola*); *digitatus* Stein, 1867: 144 (*Stylocometes*); Collin, 1912: 388; Matthes, 1972: 357; Янковский, 1981: 113; Matthes et al., 1988: 149; Довгаль, 1996: 25; Dovgal, 2002b: 263; Янковский, 2007: 726; Schneider, 1887: 82 (*Pericometes*).

Суктории с полусферическим или эллипсоидным телом и характерными палочковидными щупальцами (см. рис. 6, 2), равномерно распределенными по поверхности тела. Макронуклеус удлинённый, может незначительно ветвиться. Прикрепление к субстрату (эпителий жабр хозяев) осуществляется частью тела или ее выростом. Конъюгация изогамная. Отмечена конъюгация трех особей. Специфичный комменсал жабр пресноводных изопод.

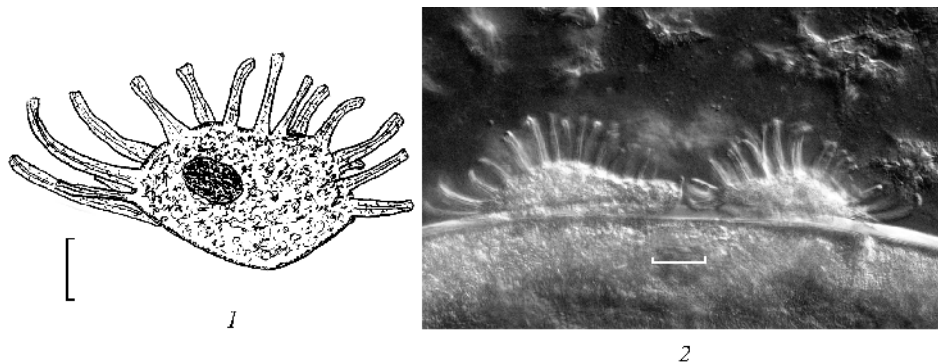


Рис. 80. *Stylocometes digitatus* (Claparede et Lachmann, 1859) (оригинал):
 1 — трофонт (масштаб 10 мкм); 2 — трофонты на жабре *Asellus aquaticus* (дифференциально-интерференционный контраст; масштаб 20 мкм)

Fig. 80. *Stylocometes digitatus* (Claparede et Lachmann, 1859) (original):
 1 — trophont (scale bar 10 μ m); 2 — trophonts at the gill of *Asellus aquaticus* (differential interference contrast; scale bar 20 μ m)

Р а з м е р ы (мкм): высота тела — 22—27, ширина тела — 36—42, размеры макронуклеуса — 7—9 × 12—14, длина щупалец — 9—30, диаметр щупалец — 2—4.

Х о з я е в а. *Asellus aquaticus* — типовой хозяин, *A. hilgendorffii*, *Proasellus banyulensis* Racovitza, 1919, *P. coxalis* (Dollfus, 1892).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный вид. Найден в водоемах Франции, Польши, Германии, Италии, Алжира и России (о-в Сахалин).

В Украине найден нами на *Asellus aquaticus* в р. Болотница и оз. Дедово у с. Селезовка Овруцкого р-на Житомирской обл., в оз. Любязь у с. Любязь Волынской обл., в р. Горынь у с. Збуж Ровенской обл.

II. С Е М Е Й С Т В О ENCHELYOMORPHIDAE AUGUSTIN ET FOISSNER, 1992

Enchelyomorphidae Augustin et Foissner, 1992: 250; Dovgal, 2002b: 263; Янковский, 2007: 714; Lynn, 2008: 395.

Трофонты сферические. Щупальца палочковидные, беспорядочно расположены на одной из сторон тела. Макронуклеус сферический. Стебелек и скопулоид отсутствуют. Имеется одна крупная сократительная вакуоль. Почкование с одновременным формированием двух внутренних протомитов без типичной зародышевой камеры (томосферы). Бродяжка веретеновидная, с многочисленными поперечными циклокинетами (Augustin et al., 1992). Митохондрии отсутствуют, однако имеются гидрогеносомы. Планктонные анаэробные формы, обычные обитатели активного ила (Ettl, 2001), отмечены в почве (Foissner, 1998).

Типовой род — *Enchelyomorpha* Kahl, 1930. В составе семейства только один род.

Г. Августин и В. Фойсснер (Augustin, Foissner, 1992) выделили род в отдельное семейство, так как у его представителя имеются не характерные для актиноболид кольцевые ряды ресничек. Впоследствии (Foissner, Foissner, 1995) установлено, что типовой род был описан по бродяжке суктории

Enchelyomorpha vermicularis. Эти авторы отмечают явное сходство в способе почкования единственного представителя рода и сукторий-циатодиниид, обитающих в кишечнике кавиморфных грызунов. Вильгельм и Ильза Фойснер, однако, трактуют такой способ почкования как эндогеммию. В своей работе они привели гипотетический механизм, с помощью которого бродяжка эндогеней-токофриид могла трансформироваться в бродяжку энхелиоморфид за счет полимеризации и расхождения поперечных рядов ресничек. В результате род *Enchelyomorpha* помещен в состав эндогеней.

А.В. Янковский (2007), который большее значение придает морфологии бродяжек, также считает, что возможна гомология цилиатуры томитов *Enchelyomorpha* с ресничным аппаратом бродяжек видов рода *Tokophrya*, а очевидное сходство между цилиатурой бродяжек энхелиоморфид и дискофриид отсутствует. В связи с этим он также рассматривает семейство в составе эндогеней.

По нашему мнению, способ почкования энхелиоморфид соответствует инверсогеммии, поскольку процесс бесполого размножения у них начинается с одновременного впячивания двух участков кортекса трофонта с образованием в этих впячиваниях двух томитов. На основании типа почкования и морфологии щупалец трофонтов семейство *Enchelyomorphidae* перемещено нами (Dovgal, 2002b) в состав подотряда *Stylocometina* отряда *Dendrocometida*.

В системе Д. Линна (Lynn, 2008) энхелиоморфиды также рассматриваются в составе эвагиногеней.

1. Р О Д *ENCHELYOMORPHA* KAHL, 1930

Enchelyomorpha Kahl, 1930: 140; Augustin, Foissner, 1992: 250; Foissner, Foissner, 1995: 456; Aescht, 2001: 66; Dovgal, 2002b: 263; Янковский, 2007: 714; Lynn, 2008: 395.

Суктории со сферическим телом без прикрепительных органелл. Палочковидные щупальца расположены на одной из сторон тела. Почкование с одновременным формированием двух внутренних протомитов. Бродяжка веретеновидная, с многочисленными (до 14) поперечными циклокинетами. На функциональном переднем конце ее тела имеется крупная сократительная вакуоль, на заднем — несколько палочковидных щупалец.

Монотипический род. Типовой вид рода — *Enchelys vermicularis* Smith, 1899 (по монотипии).

Род *Enchelyomorpha* Kahl, 1930 выделен А. Калем (Kahl, 1930) для инфузории *Enchelys vermicularis* и отнесен к актиноболинам — планктонным щупальценосным цилиатам.

Когда типовой вид рода был изучен повторно (Foissner, Foissner, 1995), оказалось, что его щупальца по своей ультраструктуре соответствуют щупальцам сукторий, а не актиноболид, и что это расселительная стадия (бродяжка) сукторий. Авторы впервые описали стадию трофонта и своеобразный способ его почкования.

1. *ENCHELYOMORPHA VERMICULARIS* (SMITH, 1899) (рис. 81)

— *vermicularis* Smith, 1899: 52 (*Enchelys*); Kahl, 1930: 140 (*Enchelyomorpha*); Foissner, Foissner, 1995: 456.

Тело трофонта сферическое, лишено прикрепительных органелл. Щупальца короткие, расположены на одной половине тела, не собраны в пучки. Макронуклеус сферический, размещен ближе к снабженной щупальцами

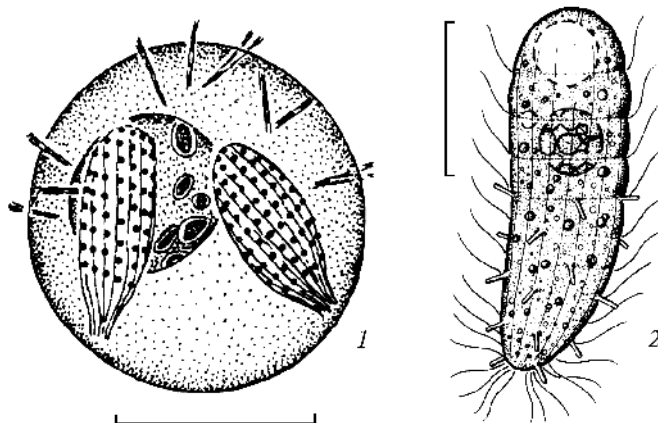


Рис. 81. *Enchelyomorpha vermicularis* (Smith, 1899) (по W. Foissner, I. Foissner, 1985):

1 — трофонт, почкование (масштаб 10 мкм); 2 — бродяжка (масштаб 15 мкм)

Fig. 81. *Enchelyomorpha vermicularis* (Smith, 1899) (after W. Foissner, I. Foissner, 1985):

1 — trophont stage, budding (scale bar 10 μm); 2 — swarmer (scale bar 15 μm)

стороне тела. На противоположной стороне тела расположена единственная сократительная вакуоль. Почкование инверсогеммией с одновременным формированием двух бродяжек.

Бродяжка несколько асимметричная, мешковидная, вытянутая, постепенно сужающаяся к закругленному переднему и укороченному заднему концам тела, с многочисленными (около 14) поперечными циклокинетами. На задней половине тела расположены 15—20 коротких, несократимых, палочковидных щупалец. На переднем конце тела имеется одна крупная сократительная вакуоль и сферический макронуклеус. Анаэробный планктонный и почвенный вид, встречается в очистных сооружениях.

Р а з м е р ы (мкм): диаметр трофонта — около 20, размеры бродяжки — 25—45 × 10—17, диаметр макронуклеуса бродяжки — около 7, длина щупалец — 2—3.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан из водоемов США, найден в водоемах Германии.

В Украине впервые отмечен А.В. Куриловым (2010) в Палиёвском заливе Хаджибейского лимана.

III. Подкласс *Endogenia* Collin, 1912

Endogenea Collin, 1912: 327; Янковский, 1973б: 174; Matthes et al., 1988: 20; Довгаль, 1996: 9; *Endogenida* Lynn, 2008: 392; *Endogenia* Dovgal, 2002b: 251; Янковский, 2007: 705; *Oligostomatida* Jankowski, 1967a: 21.

Бродяжка формируется во внутренней камере, которая образуется без впячивания кутикулы (моно- или полиэндогеммия). Тело разной формы: пирамидальное, эллипсоидное, разветвленное, снабженное стебельком или прикрепляющееся к субстрату с помощью специальной секреции, обычно сплющенное. Щупальца булабовидные, реже — воронковидные, в основном несократимые, часто собраны в пучки, у внутриклеточных паразитов могут отсутствовать. Сократительная вакуоль обычно одиночная. Планктонные, комменсальные, перифитонные и паразитические морские и пресноводные виды.

Таблица для определения отрядов подкласса *Endogenia*

- 1 (4). Клеточное тело трофонтов со щупальцами и прикрепительными органеллами.
- 2 (3). Стебелек имеется I. *Acinetida* Raabe.

- 3 (2). Стебелек отсутствует II. Trichophryida Bütschli.
 4 (1). Клеточное тело трофонтов сферическое, без щупалец и прикрепительных органелл. Внутриклеточные паразиты инфузорий, тканевые паразиты турбеллярий III. Endosphaeriida Jank.

I. О Т Р Я Д АСINETIDA RAABE, 1964

Acinetida Raabe, 1964: 222; Янковский, 1973б: 174; Довгаль, 1996: 15; Dovgal, 2002b: 251; Янковский, 2007: 705; Acinetina Batisse, 1975a: 1800; Янковский, 1978: 494; Tokophryina Jankowski, 1978: 494.

Щупальцевые инфузории с булавовидными щупальцами, собранными в пучки, реже — одиночными, раковинные или безраковинные. Прикрепление к субстрату осуществляется стебельком. Для большинства форм характерно латерально сплющенное, обычно трапециевидное тело. Бродяжки ресничные, латерально сплющенные, эллипсоидные.

В своем обзоре А.В. Янковский (2007) приводит название отряда без указания его автора. При этом он ссылается на возможный приоритет А. Пritchарда (Pritchard, 1861) и некоторых других авторов, которые раньше З. Раабе (Raabe, 1964) использовали названия, производные от *Acineta* с разными окончаниями, для обозначения таксонов сукторий высокого ранга либо для всех сукторий как таксона. Однако следует учитывать, что название Acinetida для таксона ранга отряда впервые использовал З. Раабе, поэтому в данном случае приоритет у польского специалиста. Кроме того, положения Международного кодекса зоологической номенклатуры (Международный..., 2000) не распространяются на названия отрядов. По нашему мнению, целесообразно сохранить традиционное авторство отряда, принятое в современной литературе.

Проведенный нами (Dovgal, 2002b) анализ филогенетических отношений в пределах отряда Acinetida не выявил четких кластеров для раковинных и безраковинных сукторий. В связи с этим предложенное А.В. Янковским (1978) подразделение отряда на подотряды Tokophryina Jankowski, 1978 и Acinetina Jankowski, 1978 считается нами неоправданным, уровень этих различий соответствует рангу не выше семейства. Упомянутые названия сведены в синонимы Acinetida (Dovgal, 2002b).

Таблица для определения семейств отряда Acinetida

- 1 (4). Щупальца булавовидные.
 2 (3). Раковина имеется I. Acinetidae Ehr.
 3 (2). Раковина отсутствует II. Tokophryidae Jank.
 4 (1). Щупальца воронковидные III. Choanophryidae Dovgal.

I. С Е М Е Й С Т В О АСINETIDAE EHRENBURG, 1838

Acinetinen Ehrenberg, 1838: 316; Acinetidae Collin, 1912: 330; Kahl, 1934: 207; Янковский, 1973б: 174; 1981: 86; Довгаль, 1996: 15; Dovgal, 2002b: 252; Янковский, 2007: 705; Lynn, 2008: 392; Matthes, 1982: 65; Matthes et al., 1988: 66; Cryptophryidae Jankowski, 1978: 494.

Суктории с тектиновой или мукозной раковинной, тело обычно латерально сплющенное, при виде сбоку трапециевидной, треугольной, реже — дисковидной формы. Щупальца булавовидные, обычно собраны в два, реже — один или три пучка либо расположены рядами, иногда одиночные. Актино-

форы обычно имеются. Макронуклеус округлый или лентовидный. Стебелек почти всегда имеется, отделен от дна раковины, у некоторых форм имеется стилотека. Томиты ресничные, эллипсоидные, с продольными кинетами. Морские и пресноводные, перифитонные и эктокомменсальные формы.

Типовой род — *Acineta* Ehrenberg, 1834, обозначен Б. Колла (Collin, 1912).

Формы с мукозной раковинной А.В. Янковский (1978) предложил выделить в семейство Суртрофрыиде Jankowski, 1978. По нашему мнению, этот признак не характеризует таксоны надродового ранга у эндогемий. Название Суртрофрыиде было сведено в синонимы Acinetidae Ehrenberg, 1838 (Dovgal, 2002b).

Таблица для определения родов семейства Acinetidae

- 1 (8). Раковина тектиновая.
- 2 (7). Раковина обычного типа со стебельком, отделенным от дна раковины.
- 3 (6). Щупальца собраны в две группы на апикальной поверхности тела.
- 4 (5). Щупальца собраны в два апикальных пучка 1. *Acineta* Ehr.
- 5 (4). Щупальца собраны в два апикальных ряда 5. *Trematosoma* Batisse.
- 6 (3). На апикальной поверхности тела находятся два одиночных щупальца 3. *Soracineta* Jank.
- 7 (2). Раковина типа стилотеки 2. *Acinetides* Swarcz.
- 8 (1). Раковина мукозная 4. *Squalorophrya* Goodr., Jahn.

1. Р О Д *ACINETA* EHRENBURG, 1834

Acineta Ehrenberg, 1834: 284; Claparede, Lachmann, 1859: 380; Collin, 1912: 330; Kahl, 1934: 207; Matthes et al., 1988: 66; Янковский, 1981: 86; Curds, 1985a: 77; Dovgal, Starobogatov, 1993: 103; Довгаль, 1996: 6; Opinion 1778, 1994: 268; Aescht, 2001: 17; Dovgal, 2002b: 252; Янковский, 2007: 705; Lynn, 2008: 392; *Donsia* Jankowski, 1967b: 35 syn. n.; *Canellana* Jankowski, 1967b: 35; *Plicophrya* Jankowski, 1975a: 27; *Crossacineta* Jankowski, 1978: 495; *Acinetella* Jankowski, 1978: 495.

Суктории с латерально сплюснутым телом, при виде сбоку треугольным или округлым. Щупальца булабовидные, собраны в два апикальных пучка, часто на актинофорах. Раковина имеется, она покрывает тело полностью либо частично, всегда снабжена стебельком, который отделен от ее дна. Макронуклеус округлый или вытянутый. Сократительная вакуоль чаще одна, реже — больше. Почкование внутреннее (эндогемия) с образованием одной или нескольких бродяжек. Бродяжки уплощенные, овальные, с несколькими диагональными кинетами.

Типовой вид рода — *Acineta tuberosa* Ehrenberg, 1834 (по монотипии), обозначен Б. Колла (Collin, 1912).

О. Бючли (Bütchli, 1889) указывал в списке синонимов *Acineta* название *Autacineta* Naeskel, 1866, предположив, что родовое название *Acineta* ранее использовалось для обозначения всех сукторий, поэтому Э. Геккель предложил замещающее название *Autacineta*.

Однако Э. Геккель (Naeskel, 1866) только указывал данное название в списке родов подофриид, без каких-либо комментариев, поэтому установить, к какому именно из известных в то время родов сукторий относится это название, невозможно.

В связи с этим Э. Эшт (Aescht, 2001) не рассматривает название *Autacineta* в родовых синонимах, ссылаясь на ст. 1.3.1 Международного кодекса

зоологической номенклатуры (Международный..., 2000), согласно которой положения кодекса не применяются к названиям, предложенным для гипотетических понятий. Таким образом, название *Autacineta* является *nomen dubium*.

Род *Donsia* Jankowski, 1967 предложен А.В. Янковским (1967б) для ацинетид с двумя пучками щупалец и складчатой раковиной. Типовой вид рода — *Acineta sulcata* Dons, 1927. Мы не считаем складчатость раковины достаточным основанием для обособления рода. Название *Donsia* syn. n. сводится в синонимы *Acineta* Ehrenberg, 1834. Впоследствии в связи с омонимией названия *Donsia* А.В. Янковский (1975а) предложил для рода замещающее название *Plicophrya* Jankowski, 1975, которое ранее (Dovgal, 2002b) сведено нами в синонимы *Acineta*.

Род *Crossacineta* Jankowski, 1978 предложен А.В. Янковским (1978) для ацинетин, имеющих раковину с кольцевыми ребрами. Типовой вид — *Acineta ornata* Sand, 1899. Род был принят К. Курдсом (Curds, 1985а). Однако, по нашему мнению, наличие складок или ребер раковины не может использоваться в качестве родового признака ацинетин. Название *Crossacineta* было сведено в синонимы *Acineta* (Dovgal, 2002b).

А.В. Янковский (1978) считает наличие папиллы родовым признаком, на основании которого выделяет отдельный род *Acinetella* Jankowski, 1978 с типовым видом *Acineta pappilifera* Kerpen, 1888. По нашему мнению, папилла могла появиться у разных видов параллельно, этот признак не может надежно свидетельствовать о наличии родства между видами, поэтому нет оснований для объединения ацинетид с папиллой в отдельный род или подрод.

Таблица для определения видов рода *Acineta*

- 1 (12). Тело полностью заполняет раковину, к которой прикрепляется в области ее дна.
- 2 (5). Актинофоры не развиты.
- 3 (4). Длина стебелька равна или превышает высоту тела. Морской перифитонный и комменсальный вид 1. *A. tuberosa* Ehr.
- 4 (3). Длина стебелька меньше высоты тела. Комменсал пресноводных гаммарид 5. *A. gammari* (Penard).
- 5 (2). Актинофоры имеются.
- 6 (9). Раковина гладкая, без поперечных складок.
- 7 (8). Раковина сильновытянутая, ее высота примерно в 3 раза превышает ширину. Комменсал пресноводных гарпактикоид 8. *A. nitocrae* Dovgal.
- 8 (7). Высота раковины равна ее ширине или незначительно больше 3. *A. fluviatilis* Stokes.
- 9 (6). Раковина с поперечными складками.
- 10 (11). Стебелек снабжен широким базодиском, актинофоры слабо развиты. Складки раковины нерегулярные, могут отсутствовать. Комменсал морских и солоноватоводных ракообразных 4. *A. foetida* Maup.
- 11 (10). Стебелек без базодиска, актинофоры хорошо развиты, складки раковины многочисленные, всегда выражены. Комменсал морских гарпактикоид 7. *A. harpacticicola* Precht.
- 12 (1). Тело не полностью заполняет раковину, соединено с ней в области устья.
- 13 (20). Папилла между стебельком и раковиной отсутствует.

- 14 (17). Раковина гладкая, без поперечных складок или ребер.
 15 (16). Макронуклеус округлый. Морской перифитонный вид 10. *A. poculum* Hertwig.
 16 (15). Макронуклеус подковообразный. Пресноводный перифитонный вид 6. *A. grandis* Kent.
 17 (14). Раковина с поперечными ребрами.
 18 (19). Актинофоры не выражены. Раковина слабо латерально сплюснутая. Пресноводный и солоноватоводный вид, обитатель очистных сооружений 9. *A. ornata* Sand.
 19 (18). Актинофоры развиты. Раковина латерально сплюснутая. Комменсал морских и пресноводных клешей-галакарид 11. *A. sulcata* Dons.
 20 (13). Папилла имеется. Раковина обычно гладкая, актинофоры слабо развиты. Эвригалинный перифитонный вид 2. *A. compressa* Clap., Lachm.

1. *ACINETA TUBEROSA* EHRENBERG, 1834 (см. рис. 9, 1; 82)

— *tuberosa* Ehrenberg, 1834: 287 (*Acineta*); Claparede et Lachmann, 1859: 388; Collin, 1912: 336; Kahl, 1934: 209; Matthes et al., 1988: 67; Dovgal, Starobogatov, 1993: 103; Opinion 1778, 1994: 268; Curds, 1985a: 80; Довгаль, 1996: 16; Dovgal, 2002b: 252; Foissner et al., 1995: 442; *laomedaeae* Precht, 1935: 430 (*Acineta*); Янковский, 1981: 88; Довгаль, 1986: 77; 1996: 16.

Раковина гладкая, без складок или ребер, треугольная либо кубковидная, латерально сплюснутая, с гантелевидным устьем. Для некоторых особей характерно резкое расширение верхней половины раковины. Тело прикреплено к раковине в области ее дна. Щупальца собраны в два апикальных пучка, актинофоры не развиты. Макронуклеус округлый или вытянут вдоль продольной оси тела, медиальный. Сократительная вакуоль одна, расположена субапикально, над макронуклеусом. Стебелек длинный, иногда изогнутый, с хорошо развитым прикрепительным диском. В зоне соединения с раковиной стебелек несколько расширяется, иногда он погружен в основание раковины. Почкование моноэндогеммией. Бродяжка уплощенная, эллипсоидная, ее передний конец несколько заострен, задний — округлый, ресничный аппарат в виде пяти диагональных кинет (см. рис. 4, 2). Скопулоид расположен на латеральной стороне тела. Морской и солоноватоводный, перифитонный вид и неспецифичный комменсал водных беспозвоночных.

Р а з м е р ы (мкм): ширина раковины — 24—60, длина стебелька — 58—68, диаметр стебелька — 5—7, диаметр прикрепительного диска — 10—15, размеры макронуклеуса — 10—14 × 15—45, длина щупалец — 18—30, диаметр сократительной вакуоли — 6—8.

Acineta tuberosa — один из первых видов сукторий, описанных в научной литературе. Первоначальный диагноз Х. Эренберга (Ehrenberg, 1834)

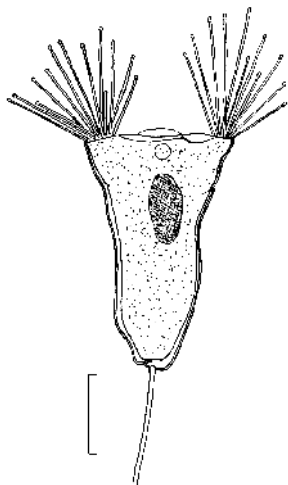


Рис. 82. *Acineta tuberosa* Ehrenberg, 1834 (оригинал; масштаб 10 мкм)

Fig. 82. *Acineta tuberosa* Ehrenberg, 1834 (original; scale bar 10 μm)

содержит крайне мало диагностических признаков (раковинный стебельчатый организм с двумя пучками щупалец). По сути, первоописание данного вида соответствует краткому диагнозу рода *Acineta* в целом. При этом вид чрезвычайно широко распространен и очень изменчив.

Вид неоднократно описывали разные авторы. Скудность диагноза Х. Эренберга привела к тому, что впоследствии наряду с несомненными синонимичными названиями, последующими ревизирующими в синонимы *Acineta tuberosa*, были сведены названия видов, хорошо отличающихся признаками, не указанными в раннем диагнозе данного вида. Соответственно, в синонимах *A. tuberosa* оказались и младшие синонимы других, валидных, на наш взгляд, названий.

В частности, К. Курдс (Curds, 1985a), по нашему мнению, неоправданно свел в синонимы *Acineta tuberosa* такие названия, как *A. foetida* Maupas, 1881 (с коротким стебельком и складчатой раковиной), *A. poculum* Hertwig, 1876 и *A. tuberosa* f. *brevipes* Collin, 1912 (с прикреплением тела в области устья раковины).

Проблему представляло и авторство видового названия *Acineta tuberosa*. Видовое название *tuberosus* для суктории, описанной в долиннеевской работе Г. Бэйкера (Baker, 1759), в комбинации *Brachyonus tuberosus* предложил П.С. Паллас (Pallas, 1766). Х. Эренберг (Ehrenberg, 1834) в своей работе при описании рода *Acineta* использовал видовое название П.С. Палласа в комбинации *A. tuberosa*. В последующих публикациях это название приводилось с авторством Х. Эренберга.

В. Фойсснер с соавт. (Foissner et al., 1995a) указал в качестве автора *Acineta tuberosa* П.С. Палласа. Однако И.В. Довгаль и Я.И. Старобогатов (Dovgal, Starobogatov, 1993) установили, что вид, который описал Г. Бэйкер, на самом деле является представителем другого семейства и в настоящее время известен как *Tokophrya quadripartita* (Claparede et Lachmann, 1859). Исходя из принципа стабильности номенклатуры эти авторы предложили закрепить за комбинацией названий *A. tuberosa* авторство Х. Эренберга. Данное предложение поддержала Международная комиссия по зоологической номенклатуре (Opinion 1778, 1994).

Г. Прэхт (Precht, 1935) описал новый вид сукторий с гидроидов *Laomedea loveni* из Кильской бухты — *Acineta laomedae* Precht, 1935. Отличительными признаками вида являются резкое расширение раковины в ее верхней трети и наличие продольной складки по оси раковины. Это название принято А.В. Янковским (1981) и нами (Довгаль, 1986, 1996; Dovgal, 2002b). В то же время К. Курдс (Curds, 1985a) приводит название Г. Прэхта в списке синонимов *A. tuberosa*.

По нашим наблюдениям, диагностические признаки *Acineta laomedae* не выходят за пределы внутривидовой изменчивости *A. tuberosa*. В связи с этим в монографии нами используется название Г. Прэхта в качестве синонима *A. tuberosa*.

В работе В.Д. Брайко и Л.Б. Далекой (1984, с. 882) в составе обрастаний экспериментальных субстратов из Черного моря в окрестностях г. Севастополь указан вид *Acineta tubularia*. В проанализированной нами литературе нет других случаев использования такой комбинации названий. Возможно это ошибочное написание *A. tuberosa*, однако в данной статье не приводятся автор вида, дата опубликования названия, а также рисунок или диагноз, поэтому проверить это предположение невозможно. В связи с тем что установить принадлежность названия *Acineta tubularia* Braiko et Dalekaya, 1984 к какому-либо виду невозможно, оно является *nomen dubium*.

Распространение. Широко распространенный вид. Отмечен в Средиземном, Черном, Северном, Белом, Каспийском и Карибском морях, Атлантическом и Тихом океанах.

В Украине вид найден П.Т. Степановым (1885) в соленом Вейсовом озере (г. Славянск, Донецкая обл.), Ю.И. Андрусовой (1886) в Керченской бухте, Н.А. Кеппеном (1888а) без указания местонахождения, П.Н. Бучинским (1895, 1897) в Хаджибейском и Куяльницком лиманах, В.А. Дагаевой (1930) в соленом озере вблизи Круглой бухты (г. Севастополь), М.А. Долгопольской и В.Д. Брайко (1974) на стеклах обрастания в окрестностях г. Севастополь, Е.М. Парталы (1978, 1979, 1980) на стеклах обрастания и на *Perigonimus megas* в Азовском море у г. Мариуполь, Н.Н. Найденовой и Т.Н. Мордвиновой (1981) на *Carcinus mediterraneus* Czerniavsky, 1884 и *Macropipus holstatus* (Fabricius, 1798) в акватории Карадагского природного заповедника и на *Sphaeroma serratum* (Fabricius, 1787) из Севастопольской бухты.

Кроме того, вид под названием *Acineta tuberosa* указан Е.Г. Бошко (1987) с *Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823 из пресных водоемов Украины, В.М. Кравченко (1969) из водоемов бассейна р. Северский Донец, а также Н.Н. Фадеевым (1929) для бассейна р. Северский Донец и С.М. Крашенинниковым (Крашенинников, 1925) для оз. Заспа в окрестностях г. Киев. Однако пока не установлено, является ли данный вид эвригалинным. Возможно, в перечисленных случаях регистрировался морфологически близкий вид — *Acineta fluviatilis* Stokes, 1885.

Нами *Acineta tuberosa* найдена на *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) и *Cordylophora caspia* (Pallas, 1766) в Бугском лимане Черного моря у г. Николаев; на *Gammarus* sp. в Тилигульском лимане у с. Кошары Одесской обл.; на водорослях, *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 и *Diogenes pugilator* (Roux, 1829) у побережья Тендровской косы (Черноморский биосферный заповедник); на *Astacus leptodactylus* в оз. Ялпуг у с. Плавни Одесской обл.; на *Braichinotus sexdentatus* (Risso, 1827), *Ceramium* sp., *Idotea baltica basteri* Audouin, 1826 и стеклах обрастания в Молочном лимане Азовского моря; на *I. baltica basteri* в заливе Сиваш Азовского моря у с. Стрелковое Херсонской обл.; на *Palaemon elegans* Rathke, 1837 и *Ulva* sp. в Азовском море у с. Виноградное Донецкой обл.; на *Ceramium* sp. в Обиточном заливе Азовского моря и на нитчатых водорослях в р. Молочная у г. Мелитополь (Довгаль, 1996).

2. *ACINETA COMPRESSA* CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859 (см. рис. 11, 2; 83)

— *compressa* Claparede et Lachmann, 1859: 387 (*Acineta*); Collin, 1912: 13; Kahl, 1934: 212; Curds, 1985a: 87; Matthes et al., 1988: 70; Довгаль, 1996: 17; Dovgal, 2002b: 253; *cucullus* Claparede et Lachmann, 1859: 387 (*Acineta*) syn. n.; Kahl, 1934: 211; Curds, 1985a: 90; *tuberosa* var. *cucullus* Collin, 1912: 13 (*Acineta*); *papillifera* Keppen, 1888a: 1 (*Acineta*); *papillifera* Collin, 1912: 8 (*Acineta*); Curds, 1985a: 101; Довгаль, 1987: 6; 1988: 12; 1990: 39; 1991: 55; 1993b: 269; 1994: 56; Янковский, 1978: 495 (*Acinetella*); *collini* Kahl, 1934: 211 (*Acineta*); Dovgal, 2002b: 253; Янковский, 2007: 707; *flava* Kelllicott, 1885: 40 (*Acineta*) syn. n.; Collin, 1912: 342; Curds, 1985a: 92; Dovgal, 2002b: 253; *maxima* Rieder, 1936a: 377 (*Acineta*) syn. n.; *havniensis* Ehrenberg, 1838: 298 (*Cothurnia*); *patula* Wailes, 1943: 42 (*Paracineta*).

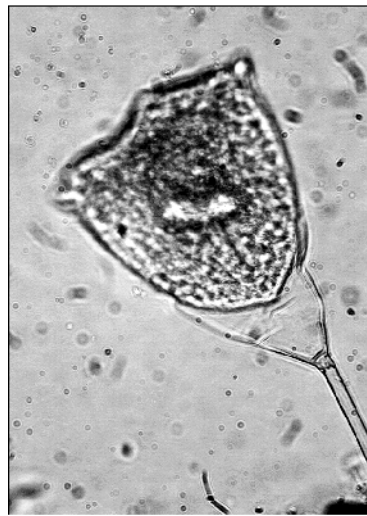
Раковина треугольная, латерально сплюснутая. Устье раковины щелевидное. Тело трофонта не заполняет всю раковину, оно расположено в ее верхней части, прикрепляясь в зоне устья. Щупальца собраны в два апикальных пучка на слабовыраженных, способных втягиваться актинофорах. Стебелек длинный, прямой, с прикрепительным диском. В зоне соединения стебелька и

Рис. 83. *Acineta compressa* Claparede et Lachmann, 1859 (оригинал; $\times 640$):

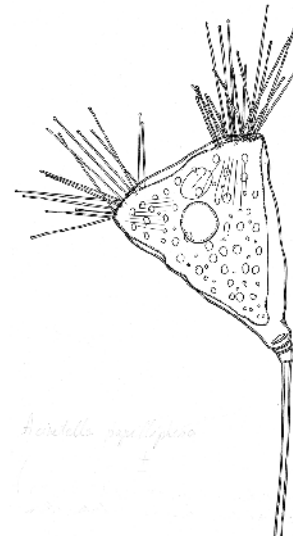
1 — трофонт с втянутыми щупальцами; 2 — трофонт

Fig. 83. *Acineta compressa* Claparede et Lachmann, 1859 (original; $\times 640$):

1 — trophont with in-drawn tentacles; 2 — trophont



1



2

раковины расположена папилла (см. рис. 8, 1) — особая структура, имеющая форму округлого пузырька и, вероятно, обеспечивающая более прочное соединение. Макронуклеус округлый, центральный. Одна сократительная вакуоль расположена субапикально над ядром. Размножение моноэндогеммией. Томиты овальные, с 11 смещенными к одной из сторон, продольными кинетами. По литературным данным (Кеппен, 1888а; Collin, 1912; Kahl, 1934; Curds, 1985а; Oppenheim, 1976), встречаются особи с поперечно или продольно исчерченной раковиной или с ее частичной редукцией. Эвригалинный перифитонный вид и неспецифический комменсал водных животных, отмечен в почве.

Р а з м е р ы (мкм): длина раковины — 100—120, ширина раковины — 60—76, длина стебелька — 150—215, диаметр стебелька — 4—6, диаметр прикрепительного диска — 8—12, диаметр макронуклеуса — 18—22, длина щупалец — 60—120, диаметр сократительной вакуоли — 10—20.

Полиморфный вид, который неоднократно независимо описывали разные авторы под разными названиями. Вид описан Э. Клапаредом и Й. Лакманном (Claparede, Lachmann, 1859). Затем независимо описан Н.А. Кеппеном (1888а) под названием *Acineta papillifera* Keppen, 1888. Б. Колла (Collin, 1912) привел название Н.А. Кеппена в качестве младшего синонима *A. compressa*, но А. Каль (Kahl, 1934) восстановил валидность *A. papillifera* на основании того, что у вида Н.А. Кеппена более сложно организована папилла. При этом А. Каль принял во внимание тот факт, что диагноз и рисунки вида Н.А. Кеппена более детальные.

Б. Колла (Collin, 1912) в своей монографии сначала использовал видовое название *Acineta papillifera*, дал его оригинальные рисунки, в том числе на одном из них показал несколько «бродяжек», расположенных в раковине под клеточным телом трофонта. На факт такого множественного почкования указал также К. Курдс (Curds, 1985а), при этом он отметил несоответствие рисунка Б. Колла и диагноза, в котором в качестве способа бесполого размножения указана моноэндогеммия. По нашему мнению, на рисунке Б. Колла скорее всего изображены не бродяжки, а паразитические жгутиконосцы, которые найдены на сукториях рода *Heliophrya* Й. Ридером (Rieder, 1936b), а нами на *Acineta compressa* (см. рис. 11).

В свою очередь, А. Каль (Kahl, 1934) посчитал вид, который Б. Колла приводит под названием *Acineta papillifera*, новым видом и описал его как *A. collini* Kahl, 1934. Однако К. Курдс (Curds, 1985a) свел это название в синонимы *A. papillifera* Keppen, 1888.

Два других названия — *Acineta compressa* и *A. papillifera* — К. Курдс принимает в качестве валидных.

В нашем определителе сукторий (Довгаль, 1996) вид приводится под названием *Acineta compressa*. Название *A. papillifera* вслед за Б. Колла признается нами как младший синоним. В нашей сводке (Dovgal, 2002b) название *A. collini* указано в качестве валидного, однако мы также считаем его младшим синонимом *A. compressa*.

К. Курдс (Curds, 1985a) приводит как валидный вид *Acineta flava* Kellicott, 1885, который также принимался нами (Dovgal, 2002b), и название *A. maxima* Rieder, 1936 в качестве его младшего синонима. Однако, как показывает анализ диагнозов и рисунков Д.С. Келликотта (Kellicott, 1885) и Й. Ридера (Rieder, 1936a), эти виды существенно не отличаются от *A. compressa*, и в данной работе они принимаются нами в качестве младших синонимов *A. compressa*.

В монографии Э. Клапареде и Й. Лахманна (Claparede, Lachmann, 1859) приводятся диагноз и рисунок близкого к *Acineta compressa* вида *A. cucullus* Claparede et Lachmann, 1859. Особь этого вида также имеет папиллу в зоне соединения стебелька и раковины. Однако тело *A. cucullus* слабо латерально сплющено, на рисунке показано наличие широкого устья раковины и соединения вытянутого, суженного основания тела с дном раковины. Кроме того, на рисунке на апикальной поверхности тела видны шесть «бродажек», что, по мнению авторов, свидетельствует о множественном почковании у вида.

Б. Колла (Collin, 1912) посчитал этот вид вариететом типового вида рода и привел его под названием *Acineta tuberosa* var. *cucullus* Collin, 1912. А. Каль (Kahl, 1934) считал *A. cucullus* валидным видом. К. Курдс (Curds, 1985a) также принимал валидность этого вида на основании наличия у его особей папиллы и глубокого выреза края раковины, что отличает его от *A. tuberosa*.

Однако по нашему мнению, Э. Клапаред и Й. Лахманн под названием *Acineta cucullus* изобразили aberrантную особь *A. compressa*, вероятно, зараженную паразитическими жгутиконосцами, что, как указывалось, распространено у данного вида. *A. cucullus* syn. n. считается нами младшим синонимом *A. compressa*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид найден на морских водорослях у г. Глезнесхолм на западном побережье Норвегии (типичное местонахождение) (Claparede, Lachmann, 1859).

Широко распространенный эвригалинный вид. Найден в Северном, Норвежском, Средиземном и Белом морях, в пресных водоемах США, Канады, Германии, Нидерландов, России, в Черном море у побережья Болгарии.

В Украине найден Н.А. Кеппеном (1888a) в Черном море вблизи г. Одесса и в р. Днепр у г. Киев, указывался М.А. Галаджиевым (1927) для пресных водоемов в окрестностях г. Севастополь (АР Крым), под названием *A. flava* указан Л.П. Истоминой и соавт. (1973) для очистных сооружений г. Харьков.

Нами найден на стеклах обрастания в р. Десна у с. Погребы Киевской обл., с. Пирново Вышгородского р-на Киевской обл., г. Остер Черниговской обл., в р. Случь у с. Прислучь Ровенской обл., в р. Тетерев у с. Песчаное Киевской обл., в р. Сейм у с. Устье Черниговской обл.; на *Agrion* sp., *Ceratophyllum demersum*, *Mougeotia* sp. в р. Горынь у сел Деражное, Звездовка, Збуж и

Ставок Ровенской обл., в р. Десна у с. Пирново Вышгородского р-на Киевской обл.; на детрите в р. Мочулинка у с. Кошечки Житомирской обл.; на *C. demersum* и *Coenagrion* sp. в р. Припять у с. Большие Сороки Киевской обл. и в р. Десна у с. Горица Черниговской обл.; на *Mougeotia* sp. в оз. Сасык у с. Борисовка Одесской обл.; на *Lemna* sp. и *Mougeotia* sp. в пресноводной части оз. Донузлав АР Крым; на *Ulva* sp., *Mougeotia* sp. и *Potamogeton perfoliatus* Linnaeus, 1753 в Бугском лимане у г. Николаев и на частицах детрита в р. Ингул у г. Николаев; на *Ceramium* sp. и *Idotea baltica basteri* в Молочном лимане Азовского моря; на *Myriophyllum spicatum* Linnaeus, 1753 в р. Днестр у с. Решутин; на *Hydropsyche* sp., *Heptagenia* sp., *Mougeotia* sp. в р. Псел у с. Каменное; на *Mougeotia* sp. в водоеме-охладителе ЧАЭС, в оз. Гулянское у с. Хабары Волынской обл.; на раковинах *Physa* sp. из водоема-охладителя ТЭЦ-1 г. Тюмень и колонии мшанок из оз. Ханто у пос. Ноябрьск Тюменской обл. (Россия) (материал Т.А. Шараповой).

В наших работах (Довгаль, 1987, 1988, 1990, 1991, 1993б, 1994) вид указан под названием *Acineta papillifera*.

3. *ACINETA FLUVIATILIS* STOKES, 1885 (рис. 84)

— *fluviatilis* Stokes, 1885b: 185 (*Acineta*); Penard, 1920: 148; Curds, 1985a: 92; Dovgal, 2002b: 253.

Суктории с грушевидной или треугольной раковиной, латерально сплющенной. Устье раковины шелевидное. Щупальца собраны в два апикальных пучка на слабо развитых актинофорах, которые способны впячиваться внутрь тела независимо друг от друга (см. рис. 7, 1). Тело прикреплено ко дну раковины. Стебелек обычно длинный, не расширяется кверху. Макронуклеус сферический, центральный. Сократительная вакуоль одна, расположена над макронуклеусом. Почкование моноэндогеммией. Пресноводный перифитонный вид.

Р а з м е р ы (мкм): высота тела — 65 (по С.Р. Curds, 1985а), ширина раковины — 24—60, длина стебелька — 58—68 (20—90, по С.Р. Curds, 1985а),

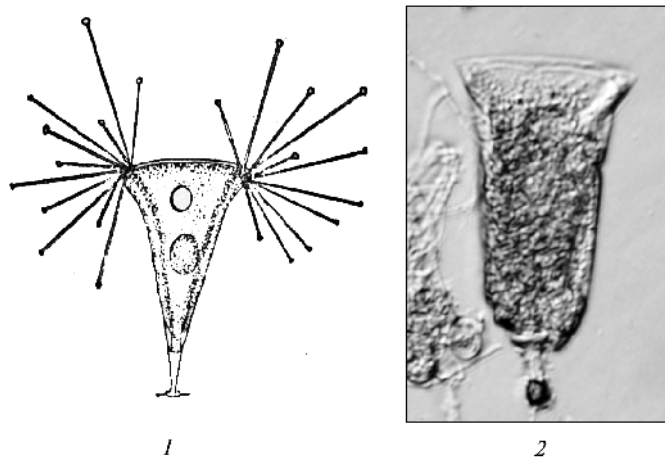


Рис. 84. *Acineta fluviatilis* Stokes, 1885:

1 — по А.С. Stokes, 1885b; 2 — фото Р.В. Бабко

Fig. 84. *Acineta fluviatilis* Stokes, 1885:

1 — after A.C. Stokes, 1885b; 2 — photo of R.V. Babko

диаметр стебелька — 5—7, размеры макронуклеуса — 10—14 × 15—45, длина щупалец — 18—30, диаметр сократительной вакуоли — 6—8.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный пресноводный вид. Описан с *Vallisneria spiralis* Linnaeus, 1753 из США (Stokes, 1885b). Отмечен нами (Dovgal, Grigovich, 2000) на *Orconectes limosus* в Мазурских озерах в Польше (материал Е.Г. Бошко). В пресных водоемах Европы, в том числе Украины, вероятно, указывался под названием *Acineta tuberosa*.

Нами найден на стеклах обрастания и макрофитах в р. Горынь у сел Звездовка, Ставок, Деражное и Степань Ровенской обл., в р. Десна у с. Погребы Киевской обл., в р. Днепр в окрестностях г. Киев; на стеклах обрастания и *Mougeotia* sp. в пруду в Феофании в окрестностях г. Киев; на личинках стрекоз *Agriion* sp. в р. Случь у с. Малая Цвиля Житомирской обл. и на *Coenagrion* sp. в р. Припять у с. Большие Сороки Киевской обл.; на водном клеще в пойменном озере у р. Когильник; на изоподе *Asellus aquaticus* в пойменном озере на левом берегу р. Сейм у с. Устье Черниговской обл.; на *Ceratophyllum demersum* в р. Игнул у г. Николаев на *Spirodela polyrrhiza* (Linnaeus, 1753) в Краснооскольском водохранилище Харьковской обл.; на *Ranunculus coenosus* Guss., 1832 в пойменном озере у р. Южный Буг у с. Солгутово Гайворонского р-на Кировоградской обл.; на стеклах обрастания в оз. Свитязь у с. Свитязь Шацкого р-на Волынской обл.; в активном иле городской станции очистки сточных вод г. Житомир; на стеклах обрастания, *Ceratophyllum demersum* и *Mougeotia* sp. в р. Десна у с. Пирново Вышгородского р-на Киевской обл.; на *Mougeotia* sp. в р. Мжа у г. Готвальд Харьковской обл.; на *Myriophyllum spicatum* в р. Днестр у с. Решутин; на личинках ручейников *Hydropsyche* sp. в р. Грунь в окрестностях г. Гадяч Полтавской обл.; на *Hydropsyche* sp., *Heptagenia* sp., *Mougeotia* sp., *Gammarus* sp. в р. Псел у с. Каменное Сумской обл.; на *Mougeotia* sp. в водоеме-охладителе ЧАЭС, в р. Северский Донец у с. Гиниевка Харьковской обл., а также (Mariño-Pérez et al., 2011a) на *Ranatra linearis* (Linnaeus, 1758) в пойменном озере на левом берегу р. Днепр у г. Киев, в р. Северский Донец у с. Черкасский Бишкинь Харьковской обл. и на *Naucoris cimicoides* Lindberg, 1922 в пруду на правом берегу р. Южный Буг у с. Селище Винницкой обл.

4. ACINETA FOETIDA MAUPAS, 1881 (рис. 85)

— *foetida* Maupas, 1881: 315 (*Acineta*); Kahl, 1934: 209; Precht, 1935: 415; Довгаль, 1996: 16; Dovgal, 2002b: 253; *tuberosa* var. *foetida* Collin, 1912: 60; *tuberosa* Curds, 1985a: 80 (*Acineta*); *branchicola* Precht, 1935: 413 syn. n. (*Acineta*); Curds, 1985a: 85; Dovgal, 2002b: 253.

Суктории с треугольным или трапециевидным, иногда несколько асимметричным телом, прикрепленным ко дну раковины. Раковина треугольная или асимметричная, часто с поперечными складками неправильной формы. Складки раковины часто локализованы только в нижней ее части. Стебелек короткий, его длина не превышает длину тела. В зоне соединения с раковиной стебелек имеет расширение — базодиск, которое может быть погружено в основание раковины, прикрепление к субстрату с помощью прикрепительного диска. Щупальца собраны в два апикальных пучка на слабовыраженных актинофорах (иногда актинофоры не выражены). Макронуклеус округлый, центральный. Над макронуклеусом расположена одна сократительная вакуоль. Почкование моноэндогеммией. Бродяжка бобовидная, уплощенная, с апикальным скопулоидом, четырьмя полностью развитыми, диагональными,

ресничными кинетами и одной укороченной, размещенной вокруг скопулоида. Морской и солоноватоводный вид, преимущественно комменсал ракообразных.

Р а з м е р ы (мкм): длина раковины — 16—43, ширина раковины — 19—33, размеры макронуклеуса — 6—11 × 8—16, длина щупалец — 6—33, диаметр сократительной вакуоли — 3—4, длина стебелька — 7—31, диаметр стебелька — 2—3, диаметр базодиска — 5—8, диаметр прикрепительного диска — 3—7, размеры томита — 8—11 × 13—27.

Как указывалось, название *Acineta foetida* сведено некоторыми авторами (Collin, 1912; Curds, 1985a; Matthes et al., 1988) в синонимы *A. tuberosa*. Однако данный вид отличается от типового вида рода существенными признаками, такими, как наличие короткого стебелька, базодиска, складок раковины. Бродяжки *A. foetida* также отличаются своей бобовидной формой и морфологией кинетома (наличием четырех полных и одной укороченной кинеты, апикальным положением скопулоида). В связи с этим валидность данного вида нами признается.

Г. Прэخت (Precht, 1935) описал новый вид сукторий *Acineta branchicola* Precht, 1935 с морских ракообразных *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) и *Crangon crangon* (Fabricius, 1795). Вид Г. Прэхта отличается от *A. foetida* наличием складок раковины только в нижней ее части. Это отличие не выходит за пределы внутривидовой изменчивости *A. foetida*, поэтому *A. branchicola* Precht, 1935 считается нами младшим синонимом *A. foetida* Maupas, 1881.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный вид. Отмечен в Средиземном, Северном и Балтийском морях, у побережья Канады и Мексики.

В Украине отмечен Н.Н. Найденовой и Т.Н. Мордвиновой (1981) на *Gammarus olivii* Milne-Edwards, 1830 и *Sphaeroma serratum* с украинского побережья Черного моря (Севастопольская бухта), также отмечен Е.Г. Бошко (1987) на *Astacus leptodactylus* в лиманах южной части Правобережной Украины.

Нами найден на *Orchestia bottae* M.-Edwards, 1840 в Днепровско-Бугском лимане у с. Покровка Николаевской обл. (материал Е.Г. Бошко); на *Crangon crangon*, *Diogenes pugilator* и *Gammarus subtipicus* Stock, 1966 с побережья Тендровской косы (Черноморский биосферный заповедник); на *Eriphia verrucosa* (Forsk., 1775) из Черного моря в окрестностях г. Евпатория; на *Idotea baltica basteri* и *Sphaeroma pulchellum* (Colosi, 1921) в Черном море из акватории Соленоозерного участка Черноморского биосферного заповедника; на *S. pulchellum* с побережья Керченского п-ова у г. Керчь; на *S. pulchellum* и *I. baltica basteri* из Каркинитского залива Черного моря у с. Портовое (АР Крым), Утлюкского лимана и Обиточного залива Азовского моря, а также соленого озера недалеко от устья р. Берда; на *Palaemon elegans* из карьера на берегу Азовского моря у с. Виноградное Донецкой обл.; на *S. pulchellum* из Молочного лимана Азовского моря; на *Pontogammarus maeoticus* (Sowinsky, 1894) из Азовского моря в окрестностях с. Стрелковое и лимана Круглый, а также побережья Кинбурской косы у с. Покровка (материал Е.Г. Бошко).

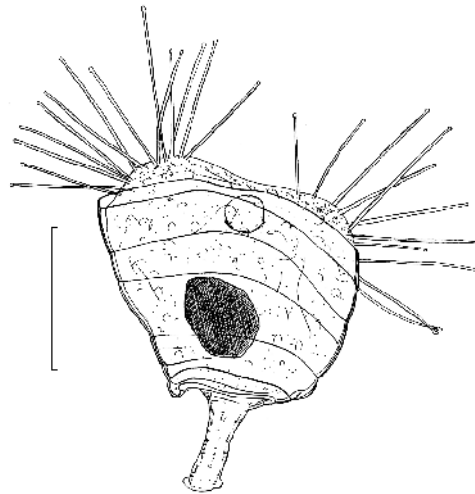


Рис. 85. *Acineta foetida* Maupas, 1881 (оригинал; масштаб 20 мкм)

Fig. 85. *Acineta foetida* Maupas, 1881 (original; scale bar 20 μm)

5. *ACINETA GAMMARI* (PENARD, 1920) (рис. 86)

— *gammari* Penard, 1920: 153 (*Periacineta*); Curds, 1985a: 94 (*Acineta*); Dovgal, 2002b: 253.

Суктории со слабо латерально сплюснутым телом, полностью покрытым раковиной. Клеточное тело прикреплено ко дну раковины. Раковина гладкая, без складок или ребер, ширина превышает высоту или равна ей. Устье раковины гантелевидное. При виде сбоку заметно, что тело утолщается снизу вверх, затем сужается в зоне устья. Стебелек короткий, его длина меньше высоты тела, несколько расширенный сверху, без базодиска. Соединение с субстратом небольшой базальной пластинкой. Щупальца относительно длинные, сократимые. Макронуклеус округлый. Имеется одна сократительная вакуоль, которая расположена над макронуклеусом. Почкование моноэндогеммией. Бродяжка овальная, с шестью поперечными кинетами. Комменсал пресноводных ракообразных.

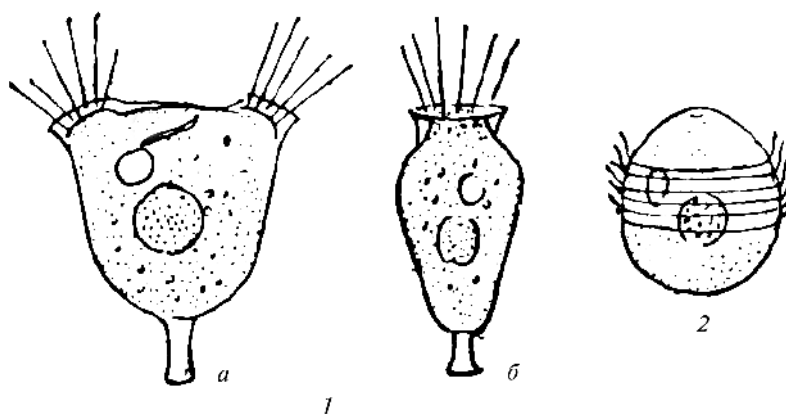


Рис. 86. *Acineta gammari* (Penard, 1920) (по Е. Penard, 1920):
1 — трофонт (а — вид спереди; б — вид сбоку); 2 — бродяжка

Fig. 86. *Acineta gammari* (Penard, 1920) (after E. Penard, 1920):
1 — trophont (a — frontal view; б — lateral view); 2 — swarmer

Р а з м е р ы (мкм): высота тела — 40.

Автор вида отнес его к роду иверсогеммин *Periacineta*. Однако К. Курдс (Curds, 1985a) на основании особенностей морфологии трофонтов и организации кинетома бродяжек переместил *P. gammari* в состав рода *Acineta*.

Х о з я е в а. *Gammarus pulex* (Linnaeus, 1758) — типовой хозяин.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан из водоемов Швейцарии. Найден нами (Dovgal, Grigorovich, 2000) на *Octonectes immunis* (Hagen, 1870) в Канаде (материал и определение хозяина И.А. Григоровича).

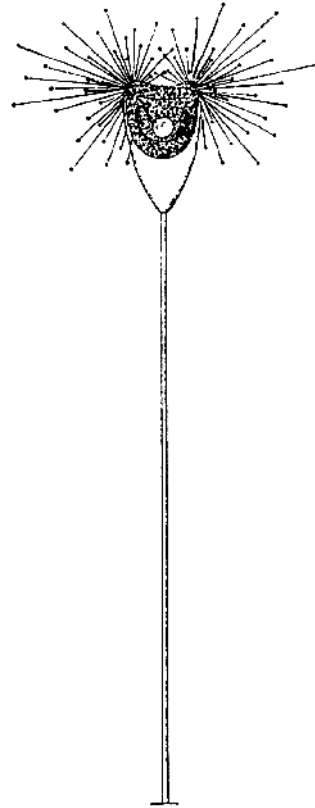
В Украине найден нами на *Gammarus* sp. в источнике Пония и р. Тавель у с. Краснолесье (АР Крым).

6. *ACINETA GRANDIS* KENT, 1881 (рис. 87)

— *grandis* Kent, 1881: 831 (*Acineta*); Collin, 1912: 341; Curds, 1985a: 94; Довгаль, 1996: 17; Matthes et al., 1988: 73; Dovgal, 2002b: 253.

Суктории с колоколовидным, сильно латерально сплюснутым телом. Оно занимает только верхнюю половину раковины, прикреплено к ней в области гантелевидного устья. Стебелек очень длинный, без расширений и

Рис. 87. *Acineta grandis* Kent, 1881 (по W.S. Kent, 1882)
Fig. 87. *Acineta grandis* Kent, 1881 (after W.S. Kent, 1882)



дополнительных структур в зоне соединения с раковиной. Щупальца собраны в два апикальных пучка, актинофоры не выражены. Макронуклеус подковообразный. Имеется крупная центральная сократительная вакуоль. Размножение не изучено. Вид найден на пресноводных макрофитах.

Р а з м е р ы (мкм): длина раковины — до 320, длина стебелька — до 1500.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид найден в реках Эльба и Волга, Рыбинском водохранилище.

В Украине отмечен в пруду г. Янов (сейчас пгт Ивано-Франково) Львовской обл. (Faszynski, 1910), на *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) из оз. Заспа в окрестностях г. Киев (Крашенінніков, 1925), в бассейне р. Дунай (Полищук, Гарасевич, 1986), а также на стеклах обрастания в Черном море (Брайко, Далекая, 1984). Однако последняя находка, возможно, ошибочна.

7. *ACINETA HARPACTICICOLA* PRECHT, 1935 (рис. 88)

— *harpacticicola* Precht, 1935: 426 (*Acineta*); Curds, 1985a: 94; Dovgal, 2002b: 253; Янковский, 1981: 88 (*Plicophrya*); *branchicola* Довгаль и др., 2006a: 462 (*Acineta*) syn. n.

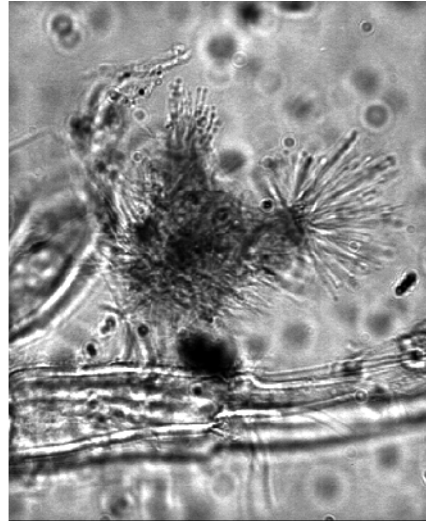
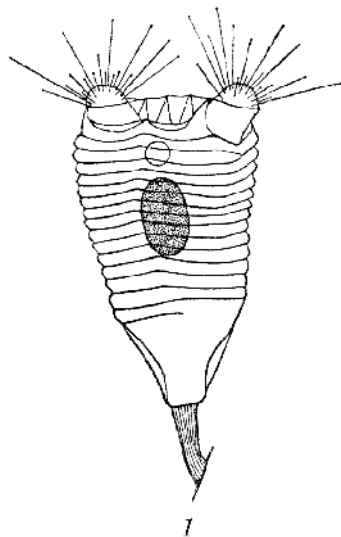


Рис. 88. *Acineta harpacticicola* Precht, 1935:
 1 — по Н. Precht, 1935; 2 — оригинал (×640)

Fig. 88. *Acineta harpacticicola* Precht, 1935:
 1 — after H. Precht, 1935; 2 — original (×640)

Суктории с телом в виде сильновытянутой трапеции. Тело трофонта заполняет всю раковину, прикреплено к ее дну. Раковина с многочисленными поперечными складками и гантелевидным устьем. Стебелек короткий, слегка изогнутый, несколько расширен по направлению к области соединения с раковиной и к субстрату, без базодиска. Щупальца собраны в два пучка на хорошо развитых актинофорах. Макронуклеус овальный, центральный. Сократительная вакуоль одна, апикальная. Комменсал морских гарпактикоид.

Размеры (мкм): длина тела — 120, длина стебелька — 25—30.

Распространение. Вид редкий. Описан из Кильской бухты (типичное местонахождение) с гарпактикоид *Laomedea* sp. (типовой хозяин).

Нами найден на *Cletocamptus retrogressus* Schmankevitch, 1875 (определение В.И. Монченко) в оз. Красное (Славянский р-н Донецкой обл.) при солености 38 ‰ (материал Е.Г. Бошко), указан под названием *A. branchicola* Precht, 1935 syn. n. (Довгаль и др., 2006а).

8. *ACINETA NITOCRAE* DOVGAL, 1984 (рис. 89)

— *nitocrae* Dovgal, 1984: 75 (*Acineta*); Довгаль, 1996: 16; Grigorovich et al., 2001: 163; Dovgal, 2002b: 253.

Суктории с тонкостенной, вытянутой раковиной, без складок, в сечении овальной, с незначительным расширением на уровне актинофоров. Устье узкое, щелевидное, почти прямое. Клеточное тело достигает дна раковины. Щупальца прямые, булавовидные, при фиксации могут втягиваться, собраны в два пучка на хорошо развитых уплощенных актинофорах, которые расположены в плоскости, перпендикулярной латеральной стороне тела, и способны впячиваться. Стебелек короткий, плотный, со слабой поперечной исчерченностью, слегка изогнутый, с небольшим базодиском. Макронуклеус эллипсоидный, вытянут вдоль продольной оси тела. Сократительная вакуоль

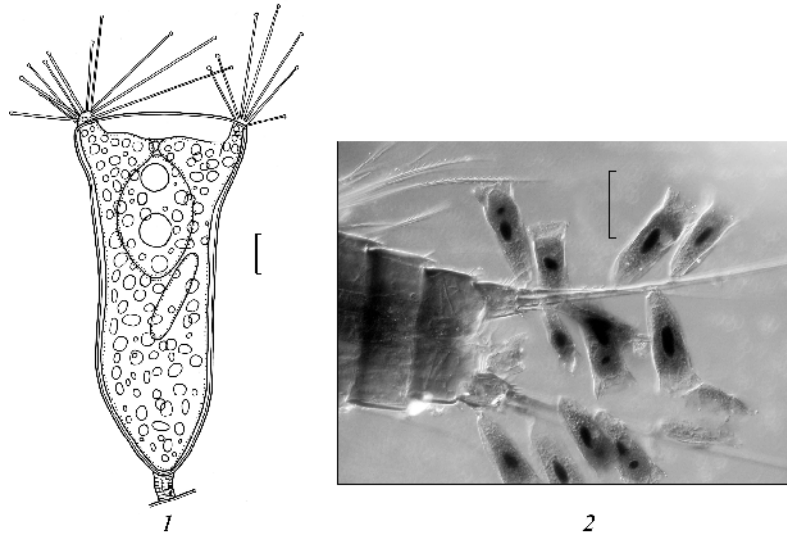


Рис. 89. *Acineta nitocrae* Dovgal, 1984 (оригинал):

1 — трофонт (масштаб 10 мкм); 2 — группа трофантов на фурке гарпактикоида (дифференциально-интерференционный контраст; масштаб 50 мкм)

Fig. 89. *Acineta nitocrae* Dovgal, 1984 (original):

1 — trophont (scale bar 10 μ m); 2 — group of trophonts at harpacticoid copepod furca (differential interference contrast; scale bar 50 μ m)

одна, расположена в верхней трети клеточного тела. Почкование моноэндогеммией (см. рис. 5, бб). Специфичный комменсал пресноводных гарпактикоид, преимущественно рода *Nitocra*. Локализован обычно на щетинках фурки, при увеличении численности отдельные особи отмечались на антеннах и конечностях.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 76—90, ширина в средней части — 25—28, высота актинофоров — 15—20, длина щупалец — 10—50, длина стебелька — 3,5—4,0, диаметр базодиска — 9—10, диаметр сократительной вакуоли — 6—10, размеры макронуклеуса — 7—9 × 16—25, отношение длины тела к ширине — 3 : 1.

Х о з я е в а. *Nitocra hibernica* (Brady, 1880) — типовой хозяин, *N. incerta* (Richard, 1893), *N. lacustris* (Schmankevitch, 1875), *Canthocamptus staphylinus* (Jurine, 1820).

Гапантотип № 80 хранится в коллекциях отдела фауны и систематики беспозвоночных Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан (Довгаль, 1984) с гарпактикоид *Nitocra hibernica* из озера на правом берегу р. Днепр в окрестностях г. Киев (типичное местонахождение).

Впоследствии был найден нами на *Canthocamptus staphylinus*, *Nitocra incerta* и *N. hibernica* из Кременчугского водохранилища (материал В.В. Гурвича); на *N. hibernica* из оз. Нобель у с. Нобель (бассейн р. Припять); на *Nitocra* sp. в р. Альма у с. Почтовое Бахчисарайского р-на АР Крым (материал Е.М. Кочинской); на *N. lacustris* из Днепровско-Бугского лимана у с. Покровское (материал Е.Г. Бошко); на *N. incerta* и *N. hibernica* из Киевского водохранилища, низовьев рек Дунай и Днепр, р. Днепр у с. Бучак Черкасской обл. (материалы В.И. Монченко), оз. Сент Клер и р. Детройт, Канада (материал И.А. Григоровича) (определение хозяев В.И. Монченко). Возможно, что вид вселился вместе с хозяевами в американские великие озера (Grigorovich et al., 2001).

9. *ACINETA ORNATA* SAND, 1899 (рис. 90)

— *ornata* Sand, 1899: 169 (*Acineta*); 1901: 297; Collin, 1912: 341; Kahl, 1934: 212; Matthes et al., 1988: 78; Dovgal, 2002b: 253; Довгаль, Константиненко, 2006: 368; Янковский, 1978: 495 (*Crossacineta*); 2007: 707; Curds, 1985a: 119.

Суктории со слабо латерально сплюсненной раковиной, в сечении овальной. В нижней части раковина имеет форму конуса, лишённого ребер; по направлению к апикальному полюсу слабо расширяется кверху; в верхней части раковина закругляется, повторяя почти полусферическую форму апикальной части клетки. Устье раковины узкое, заметно загнуто к ее боковым краям. Характерно наличие 9—18 поперечных ребер раковины, особенно хорошо выраженных в центральной части. Ближе к устью ребра становятся тоньше и могут быть незаметны при малых увеличениях микроскопа. Стебелек короткий, около 1/3 длины раковины, тонкий, прямой, с небольшим базодиском. В зоне соединения с раковиной не расширен. Клеточное тело в виде сплюсненного конуса, полностью или более чем наполовину заполняет раковину, к которой прикреплено в области устья. Короткие булавовидные щупальца собраны в два апикальных пучка (по 4—16 щупалец). Макронуклеус округлый, центральный. Сократительная вакуоль одна, расположена над макронуклеусом.

Р а з м е р ы (мкм): длина раковины — 20—58, ширина раковины — 25—55, толщина раковины — 43, длина тела — 18—50, ширина тела — 38—41,

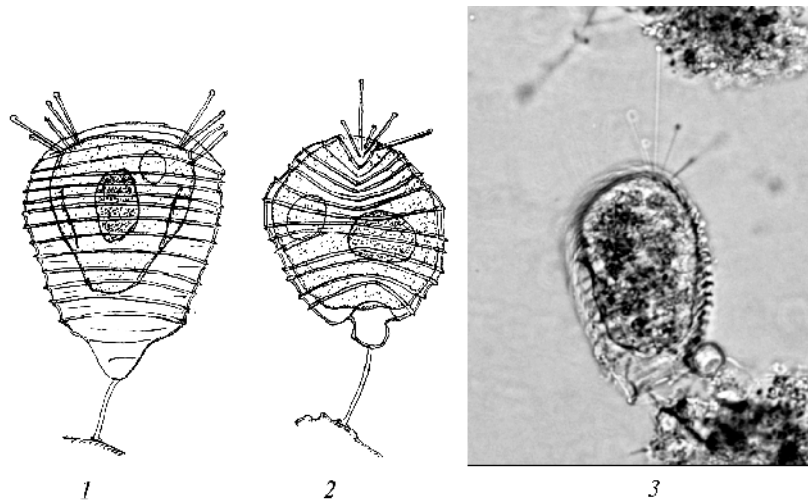


Рис. 90. *Acineta ornata* Sand, 1899:

1 — вид спереди; 2 — вид сбоку (оригинал; $\times 640$); 3 — фото Р.В. Бабко

Fig. 90. *Acineta ornata* Sand, 1899:

1 — frontal view; 2 — lateral view (original; $\times 640$); 3 — photo of R.V. Babko

длина макронуклеуса — 12—20, диаметр сократительной вакуоли — 20, длина стебелька — 18—20, длина щупалец — 18—21.

Acineta ornata указан А.В. Янковским (1978) в качестве типового вида рода *Crossacineta* Jankowski, 1978, предложенного им для сукторий с раковиной, имеющей поперечные ребра и не сплюсненной латерально.

По нашему мнению, наличие ребер или складок раковины не является достаточным основанием для выделения новых родов ацинетид, поэтому название *Crossacineta* было сведено в синонимы *Acineta*, а *A. ornata* перемещен обратно в состав этого рода (Dovgal, 2002b).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан из солоноватых вод вблизи г. Нью-порт (Великобритания).

Нами (Довгаль, Константиненко, 2006) вид обнаружен в активном иле азротенков Житомирской городской станции очистки сточных вод.

10. *ACINETA POCULUM* HERTWIG, 1876 (рис. 91)

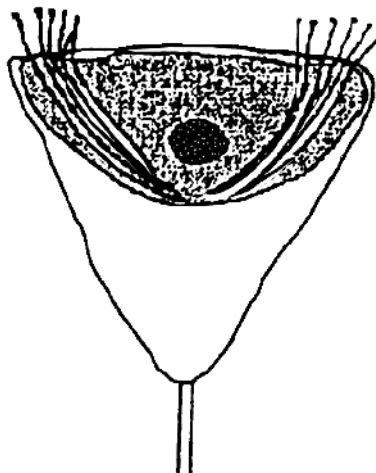
— *poculum* Hertwig, 1876: 52 (*Acineta*); Kahl, 1934: 210; Довгаль, 1996: 17; Dovgal, 2002b: 253; *simplex* Maskell, 1886: 61 (*Acineta*) syn. n.; *nieuportensis* Sand, 1899: 176 (*Acineta*) syn. n.; *foetida* Precht, 1935: 465 syn. n.; *tuberosa* Curds, 1985a: 80 (*Acineta*).

Суктории с треугольной, гладкой раковиной, лишенной поперечных складок. Стебелек без расширений и дополнительных структур в зоне соединения с раковиной. Клеточное тело не занимает всю раковину, соединено с ней в области устья. Щупальца собраны в два апикальных пучка, актинофоры не развиты. Вдоль тела часто хорошо заметны две группы микрофибрилл, которые проходят от пучков щупалец вдоль боковых сторон тела. Макронуклеус округлый, центральный. Сократительная вакуоль одна, расположена над макронуклеусом. Морской перифитонный вид, обростатель водорослей, описан с таллома *Ulva* sp. Размножение не изучено.

Р а з м е р ы (мкм): высота раковины — 50, ширина раковины — 41. В первоописании размеры не приведены, поэтому они даны из диагноза В. Маскелла (Maskell, 1886).

Рис. 91. *Acineta poculum* Hertwig, 1876 (по R. Hertwig, 1876)

Fig. 91. *Acineta poculum* Hertwig, 1876 (after R. Hertwig, 1876)



В связи с недостаточной информативностью диагноза типового вида рода (*Acineta tuberosa*) название *A. poculum* неоднократно сводилось разными авторами в синонимы типового вида. Так, К. Курдс (Curds, 1985a) указал название *A. poculum* в синонимах *A. tuberosa*. Однако, по нашему мнению, такие различия, как разные способы соединения тела и раковины (в области устья или дна раковины), связаны с разными способами секреции раковины в процессе морфогенеза и не могут быть случаями внутривидовой изменчивости. Это позволяет надежно различать 2 указанных вида, поэтому валидность названия *A. poculum* нами признается.

Г. Прэخت (Precht, 1935) ошибочно определил вид как *Acineta foetida*. Однако у описанных им экземпляров отсутствовали характерные складки раковины, тело соединено с раковиной в области устья, поэтому *A. foetida sensu* Precht, 1935 syn. n. является младшим синонимом *A. poculum*.

Следует отметить, что К. Курдс (Curds, 1985a) признавал валидность *Acineta simplex* Maskell, 1886, хотя этот вид морфологически неотличим от *A. poculum*. В свою очередь, *A. simplex* syn. n. и его синоним *A. nieupartensis* Sand, 1899 syn. n. считаются нами младшими синонимами *A. poculum*. Ранее *A. simplex* и *A. nieupartensis* были отнесены нами (Dovgal, 2002b) к валидным представителям рода *Acineta*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Морской вид. Описан с побережья о-ва Гельголанд (типовое местонахождение). Для фауны Украины указан Г.Н. Гассовским (1960) без указания места находки.

11. *ACINETA SULCATA* DONS, 1927 (рис. 92)

— *sulcata* Dons, 1927: 14 (*Acineta*); Kahl, 1934: 211; Curds, 1985a: 105; Dovgal, 2002b: 253; Dovgal et al., 2008: 65; Янковский, 1967: 35 (*Donsia*); 1975: 27 (*Plicophrya*); 1981: 87; 2007: 707; *benesaepa* Schultz, 1933: 328 (*Acineta*); Dovgal, 2002b: 252; Янковский, 1981: 88 (*Plicophrya*); 2007: 706; *tuberosa* Bartsch, Panesar, 2000: 261 (*Acineta*) syn. n.

Суктории с латерально сплюсненной, почти прямоугольной раковиной. Характерно наличие многочисленных поперечных ребер раковины, расположенных симметрично относительно продольной оси тела. Стебелек плотный, обычно прямой, его длина примерно равна высоте раковины или немного больше. К субстрату прикрепляется небольшой базальной пластинкой. В зоне соединения с раковиной стебелек переходит в широкий базодиск. Тело полностью покрыто раковиной, с которой соединено в области ее устья. Щупальца собраны в два апикальных пучка на небольших актинофорах. Макронуклеус овальный, центральный. Размножение моноэндогеммией. Специфичный комменсал клещей-галакарид.

Р а з м е р ы (мкм): высота раковины — 16—35, ширина раковины — 13—26, высота тела — 13—55, ширина тела — 11, длина стебелька — 14—22, размер макронуклеуса — 8 × 5.

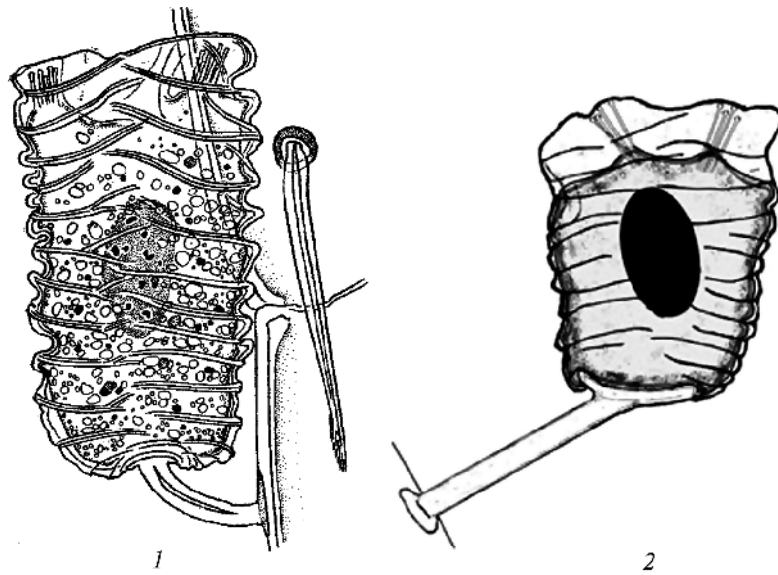


Рис. 92. *Acineta sulcata* Dons, 1927:

1 — трофонт (по А.В. Янковский, 1981); 2 — трофонт с пресноводного галакаридного клеща (оригинал; $\times 640$)

Fig. 92. *Acineta sulcata* Dons, 1927:

1 — trophont (after A.V. Янковский, 1981); 2 — trophont from freshwater halacarid mite (original; $\times 640$)

Х о з я е в а. Морские и пресноводные клещи-галакариды *Copidognathus* sp., *C. fabriciusi* (Lohmann, 1889), *Caspihalacarus hyrcanus* Viets, 1928, *Cythereis tuberculata* Sars, 1865, *Hemicythere villosa* (Sars, 1866).

После С. Донса (Dons, 1927) вид независимо описал Э. Шульц (Schultz, 1933) под названием *Acineta benesaepa* Schultz, 1933. Синонимии названия Э. Шульца установил А. Каль, однако оба названия использовались в работе А.В. Янковского (1981) и нашей сводке (Dovgal, 2002b).

И. Бартш и А. Панесар (Bartsch, Panesar, 2000) определили *Acineta sulcata* с идиосомы и конечностей галакариды *Caspihalacarus hyrcanus* как *A. tuberosa*. Соответственно, *A. tuberosa* syn. n. sensu Bartsch and Panesar, 2000 — младший синоним *A. sulcata*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Редкий вид. Описан с северного побережья Норвегии (г. Тромсе, типовое местонахождение), затем найден в Кильской бухте (Северное море), Баренцевом море и р. Дунай в окрестностях г. Вена (Австрия) (Bartsch, Panesar, 2000; Dovgal et al., 2008).

В Украине найден нами (Dovgal et al., 2008) на неопределенном клеще-галакариде, собранном Е.Г. Бошко в р. Унава в окрестностях г. Фастов Киевской обл.

2. ПОД ACINETIDES SWARCZEWSKY, 1928

Acinetides Swarczewsky, 1928: 397; Curds, 1985a: 109; Довгаль, 1996: 17; Aescht, 2001: 18; Dovgal, 2002b: 253; Lynn, 2008: 392; *Anthacineta* Jankowski, 1978: 495 syn. n.; Curds, 1987: 99; *Noracineta* Jankowski, 1978: 495 syn. n.; *Semiacineta* Jankowski, 1978: 495 syn. n.

Суктории с треугольным или колоколовидным, латерально сплюснутым телом. Щупальца собраны в два апикальных пучка, обычно на актинофорах. Макронуклеус округлый или вытянутый. Раковина типа стилотеки.

Почкование моноэндогеммией. Морские и пресноводные, комменсальные и перифитонные виды.

Типовой вид рода — *Acinetides varians* Swarczewsky, 1929 (по монотипии).

Род предложен Б. Сварчевским (Swarczewsky, 1928) для вида с байкальских гаммарид. У типового вида рода вытянутое тело и раковина в виде стилотеки. Нами (Dovgal, 2002b) приняты диагноз и состав рода, предложенные К. Курдсом (Curds, 1985a), который рассматривал род в составе ацинетид.

Однако А.В. Янковский (2007) считает, что род *Acinetides* должен быть перемещен в семейство Tokorhgyidae. По его мнению, рисунок типового вида Б. Сварчевского неправильный, так как препараты этого автора непригодны для изучения с использованием иммерсионной оптики. При этом на рисунке Б. Сварчевского, как полагает А.В. Янковский, отсутствует раковина, которую последний автор не наблюдал у особей вида из собственного материала.

По нашему мнению, аргументация А.В. Янковского может быть принята, но после публикации фотографий и рисунков вида, полученных современными методами и в сравнении с рисунком и диагнозом Б. Сварчевского. В этом случае, вероятно, будет целесообразным описать для ацинетид со стилотеккой новый род и переместить в его состав все виды, ранее включенные в состав *Acinetides*, за исключением *A. varians*.

А.В. Янковский (1978) описал род *Anthacineta* Jankowski, 1978 с типовым видом *Acineta constricta* Collin, 1912. Согласно его диагнозу (Янковский, 1978), для рода характерна стилотека-полураковина, закрывающая только нижнюю часть клеточного тела. Этим род отличается от рода *Acinetides* Swarczewsky, 1928, у видов которого стилотека полностью покрывает тело.

К. Курдс (Curds, 1987) в обзорной работе, посвященной парацинетидам и коринофриидам, принял этот род А.В. Янковского, переописал его, но поскольку у типового вида имеется стилотека считал, что род *Anthacineta* отличается от *Paracineta* только наличием двух пучков щупалец. Автор переместил в состав рода *Anthacineta* также вид *Acineta infundibuliformis* Wang et Nie, 1932.

К. Курдс не учел то, что его диагноз рода *Anthacineta* отличается от диагноза принятого им ранее рода *Acinetides*, который он считал родственным ацинетидам, только по степени развития раковины.

Соответственно, нами (Dovgal, 2002b) род *Anthacineta* рассматривается в составе семейства Acinetidae.

По нашему мнению, степень выраженности признака не может служить признаком рода, поэтому название *Anthacineta* syn. n. целесообразно свести в синонимы *Acinetides*.

Ранее (Dovgal, 2002b) в синонимы *Anthacineta* были сведены родовые названия *Noracineta* Jankowski, 1978 syn. n. и *Semiacineta* Jankowski, 1978 syn. n., которые теперь становятся младшими синонимами *Acinetides*.

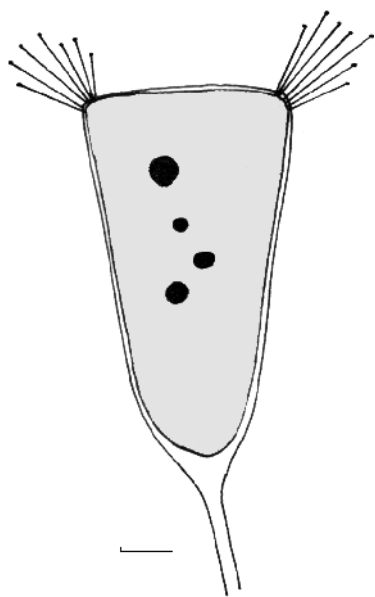
Таблица для определения видов рода *Acinetides*

- | | | |
|--------|--|---|
| 1 (2). | Стилотека полностью покрывает клеточное тело | |
| | | 1. <i>A. gruberi</i> Curds. |
| 2 (1). | Стилотека покрывает только нижнюю часть тела | |
| | | 2. <i>A. infundibuliformis</i> (Wang, Nie). |

1. ACINETIDES GRUBERI CURDS, 1985 (рис. 93)

— *gruberi* Curds, 1985a: 110 (*Acinetides*); Довгаль, 1996: 17; Dovgal, 2002b: 253;
tuberosa Collin, 1912: 337 (*Acineta*); *Acineta* spec. Gruber, 1884: 527.

Крупные, раковинные, морские суктории. Длина тела приблизительно в 2 раза превышает ширину. Щупальца собраны в два апикальных пучка. Макронуклеус сферический или вытянутый. Стилотека полностью покрывает тело, ее стеблевидный вырост относительно короткий. Почкование моноэндогеммией.



Р а з м е р ы (мкм): длина тела — до 200.

Видовое название *Acinetides gruberi* присвоено К. Курдсом (Curds, 1985a) суктории, которая найдена А. Грубером (Gruber, 1884), но не определена до вида.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Морской вид, описан из акватории порта в г. Генуя (Италия).

Морфологически неотличимый вид был указан как *Acineta* sp. Н.А. Кеппеном (1888a) без обозначения местонахождения.

Рис. 93. *Acinetides gruberi* Curds, 1985 (из С.Р. Curds, 1985a; масштаб 20 мкм)

Fig. 93. *Acinetides gruberi* Curds, 1985 (from С.Р. Curds, 1985a; scale bar 20 μ m)

2. ACINETIDES INFUNDIBULIFORMIS (WANG ET NIE, 1932) COMB. N. (рис. 94)

— *infundibuliformis* Wang et Nie, 1932: 380 (*Acineta*); Kahl, 1934: 213; Янковский, 1978: 495 (*Noracineta*); 2007: 706; Curds, 1987: 100 (*Anthacineta*); Dovgal, 2002b: 253; Довгаль и др., 2006: 462.

Суктории со слабо латерально сплюснутым, невысоким телом, которое не заполняет всю раковину, соединено со стилотеккой в области устья. Стилотека коническая в нижней части, кверху резко расширяется. Псевдостил разной длины, тонкий. Щупальца собраны в два пучка на актинофорах, направленных горизонтально в противоположные стороны. Макронуклеус округлый, центральный. Сократительная вакуоль одна. Обрастатель морских нитчатых водорослей.

Р а з м е р ы (мкм): высота стилотеки — 18,7—40,8 (110 вместе с псевдостилом, по С.С. Wang, Da Shu Nie, 1932), ширина тела — 23,8—32,3 (50, по С.С. Wang, Da Shu Nie, 1932), высота тела — 15,3—18,7, диаметр макронуклеуса — 8,5, длина псевдостила — 5,1—6,8 (52, по С.С. Wang, Da Shu Nie, 1932), длина щупалец — 34.

К. Курдс (Curds, 1987) поместил *Acineta infundibuliformis* в состав рода *Anthacineta*. В связи с тем что в данной монографии название *Anthacineta* принимается в качестве младшего синонима *Acinetides*, вид перемещен в состав последнего рода в комбинации названий *Acinetides infundibuliformis* comb. n.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан с морских водорослей с побережья о-ва Амой (Китай) (Wang, Nie, 1932), типовое местонахождение.

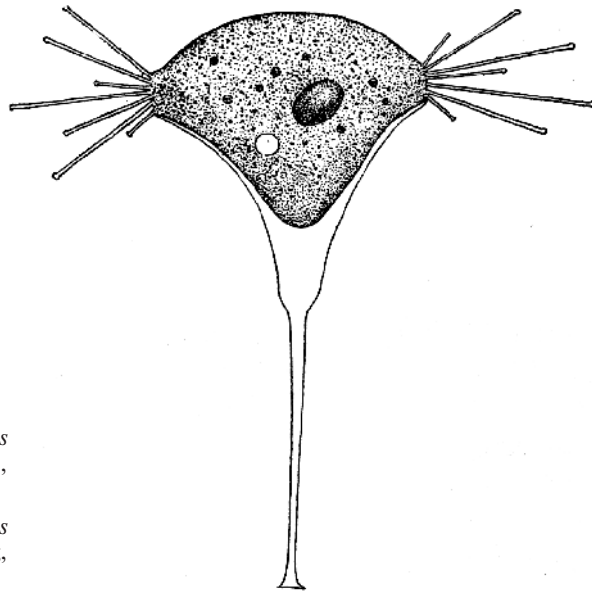


Рис. 94. *Acinetides infundibuliformis*
(Wang et Nie, 1932) (по С.С. Wang,
Da Shu Nie, 1932)

Fig. 94. *Acinetides infundibuliformis*
(Wang et Nie, 1932) (after С.С. Wang,
Da Shu Nie, 1932)

Нами (Довгаль и др., 2006а) *Acinetides infundibuliformis* найден на кладофоре в оз. Херсонесском (АР Крым). Этот же вид ранее найден нами на нитчатых водорослях в Вейсовом озере в г. Славянск Донецкой обл. и в заполненном морской водой карьере на берегу Азовского моря у с. Виноградное Донецкой обл.

3. Р О Д *SORACINETA* JANKOWSKI, 1978

Soracineta Jankowski, 1978: 495; Довгаль, 1999: 112; Aescht, 2001: 148; Dovgal, 2002b: 253; Янковский, 2007: 707; Lynn, 2008: 392; *Conchacineta* Curds, 1985a: 114.

Ацинетиды с двумя длинными, гибкими, подвижными щупальцами. Тело латерально сплющенное. Имеются стебелек и раковина, которая полностью покрывает тело инфузории. Характерно отклонение оснований щупалец от латеральной плоскости тела. Макронуклеус подковообразный или округлый, вытянутый. Почкование моноэндогеммией.

Типовой вид рода — *Acineta dibdalteria* Parona, 1881 (по монотипии).

А.В. Янковский (1978) предложил выделить вид *A. dibdalteria* с морских водорослей «с двумя подвижными щупальцами» в отдельный монотипический род *Soracineta*. Действительно, по таким признакам, как количество и тип щупалец, вид отличается от остальных ацинетид. Как указывалось, тип щупалец имеет существенное значение в диагностике родов сукторий.

Типовой вид рода *Soracineta* описан по единственному экземпляру свыше 100 лет назад. Кроме количества щупалец в первоописании упоминаются только подковообразная форма макронуклеуса и центральное расположение сократительной вакуоли (Parona, 1881; Kahl, 1934), данные о размножении отсутствуют. Повторные находки вида неизвестны.

В недавней ревизии ацинетид (Curds, 1985a) название *Soracineta* было ошибочно сведено в синонимы рода *Conchacineta* Jankowski, 1978 (у представителей последнего щупальца собраны в ряды). Судя по приведенному диагнозу рода *Soracineta* и упомянутому типовому виду (*Acineta complatana*), К. Курдс на самом деле имел в виду другой род А.В. Янковского — *Sparacineta* Jankowski, 1978. Соответственно, *A. dibdalteria* этот автор не указал в

составе родов *Soracineta* или *Conchacineta*, а в другой публикации (Curds, 1987) переместил этот вид в состав рода *Pelagacineta* Jankowski, 1978 на основании наличия у него стилотеки и округлого в поперечном сечении тела. Однако это не соответствует рисунку и диагнозу С. Пароны (Parona, 1881), что показано нами (Довгаль, 1999) при переописании рода.

В фауне Украины 1 вид — *Soracineta orchestii* Dovgal, 1999.

1. *SORACINETA ORCHESTII* DOVGAL, 1999 (рис. 95)

— *orchestii* Довгаль, 1999: 113 (*Soracineta*); Dovgal, 2002b: 253; Янковский, 2007: 707.

Тело инфузории трапециевидной формы, полностью погружено в раковину, соединяясь с ней в нижней части. Раковина треугольная, латерально сплюснутая. Стебелек длинный, изогнутый, слабо продольно исчерченный, расширяющийся по направлению к раковине, к которой прикрепляется небольшой опорной пластинкой. Макронуклеус сферический или слабо-вытянутый, центральный. Характерно наличие только двух толстых, сократимых апикальных щупалец с хорошо развитыми головками. Они способны втягиваться внутрь тела, их основания наклонены в противоположные стороны от латеральной плоскости тела. Почкование моноэндогеммией.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 55—65, ширина тела — 55—75, диаметр макронуклеуса — 18—22, длина щупалец — 20—40, диаметр щупалец — 3—4, длина стебелька — 80—100, диаметр стебелька — 4—7.

Гапантотип № 279 хранится в коллекциях отдела фауны и систематики беспозвоночных Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины.

Х о з я и н. *Orchestia bottae* M.-Edwards, 1840 — типовой хозяин (определение Е.Г. Бошко).

Р а с п р о с т р а н е н и е. В Украине вид найден на амфиподах, собранных Е.Г. Бошко в прибрежной зоне Днепровско-Бугского лимана у с. Покровка Николаевской обл. (типичное местонахождение).

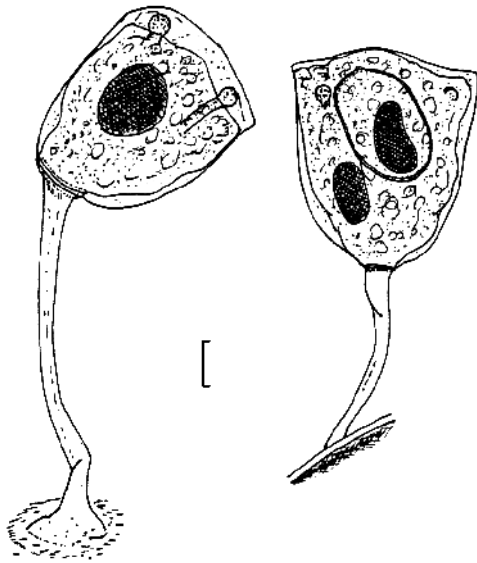


Рис. 95. *Soracineta orchestii* Dovgal, 1999 (оригинал; масштаб 10 мкм)

Fig. 95. *Soracineta orchestii* Dovgal, 1999 (original; scale bar 10 μ m)

4. Р О Д *SQUALOROPHYRA* GOODRICH ET JAHN, 1943

Squalorophrya Goodrich et Jahn, 1943: 249; Янковский, 1981: 111; Довгаль, 1996: 25; Aeschl, 2001: 152; Dovgal, 2002b: 241; Янковский, 2007: 723; Lynn, 2008: 392.

Суктории с несплюснутым, четырехгранным телом. Стебелек разной длины. Щупальца собраны в один апикальный пучок. Тело и стебелек могут быть покрыты слоем мукополисахаридов. Макронуклеус лентовидный. Размножение не наблюдалось. Комменсалы пресноводных черепах.

Типовой вид рода — *Squalorophrya macrostyla* Goodrich et Jahn, 1943 (по монотипии).

Систематическое положение рода *Squalorophrya* остается невыясненным, так как до сих пор неизвестен способ почкования его представителей. А.В. Янковский (1981) указал род в составе семейства Multifasciculatidae Jankowski, 1981, в котором объединил сукторий с вытянутым, обычно уплощенным телом, стебельком и наличием обязательного апикального пучка щупалец (наряду с дополнительными латеральными и базальными). В монографической сводке того же автора (Янковский, 2007) род рассматривается в составе подкласса Evaginogenia.

В определителе сукторий фауны Украины (Довгаль, 1996) род помещен в состав семейства Periacinetidae Jankowski, 1978.

Однако проведенный нами кладистический анализ указал на родство представителей рода с ацинетидами исходя из наличия у них стебелька и мукозной раковины (Dovgal, 2002b). На основании полученной схемы филогенетических отношений по совокупности морфологических признаков род *Squalorophrya* перемещен нами в состав семейства Acinetidae.

В фауне Украины 1 вид — *Squalorophrya macrostyla*.

1. *SQUALOROPHRYA MACROSTYLA* GOODRICH ET JAHN, 1943 (рис. 96)

— *macrostyla* Goodrich et Jahn, 1943: 249 (*Squalorophrya*); Довгаль, 1996: 25; Dovgal, 2002b: 253.

Сукторий с вытянутым, не сплюснутым латерально телом и четырьмя заметными, продольными, кортикальными ребрами. Стебелек очень короткий, его ширина превышает длину. Макронуклеус S-образный, вытянут вдоль продольной оси тела (см. рис. 10, *Л*). Все тело, включая стебелек, покрыто слоем мукополисахаридов (мукозная раковина). Способ размножения неизвестен. Вид обитает на водорослях, обрастающих пресноводных черепах.

Размеры (мкм): длина тела — 90, ширина тела — 40, длина стебелька — 30.

Распространение. Вид редкий. Описан с водорослей *Basiacladia crassa* Hoffmann et Tilden, 1930 с *Chrysemis picta bellii* (Gray, 1831), *Trachemys scripta elegans* (Wied-Neuwied, 1839), *Graptemys geographica* (Le Sueur, 1817), *Chelydra serpentina* (Linnaeus, 1758) из оз. Окободжи (шт. Айова, США) (типичное местонахождение).

Единичные экземпляры вида найдены нами на пластроне *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) из р. Коломак у с. Верхолы Полтавской обл. (Довгаль, 1986) и из озера у с. Долгий Лес Киевской обл. (зона ЧАЭС).

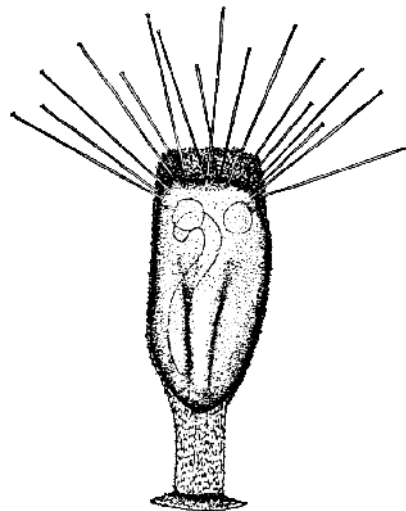


Рис. 96. *Squalorophrya macrostyla* Goodrich et Jahn, 1943 (по J.R. Goodrich, T.L. Jahn, 1943)

Fig. 96. *Squalorophrya macrostyla* Goodrich et Jahn, 1943 (after J.R. Goodrich, T.L. Jahn, 1943)

5. Р О Д *TREMATOSOMA* BATISSE, 1972

Trematosoma Batisse, 1972: 477; Aeschl, 2001: 165; Dovgal, 2002b: 253; Янковский, 2007: 707; Lynn, 2008: 392; *Conchacineta* Jankowski, 1978: 495; Curds, 1985a: 114; Довгаль, 1996: 17; *Sparsacineta* Jankowski, 1978: 495; *Rimacineta* Jankowski, 1981: 88.

Суктории с трапециевидным или овальным, латерально сплюснутым телом. Раковина хорошо развита, покрывает все тело либо его половину, снабжена стебельком. Тело соединено с раковиной в зоне устья, обычно не заполняет всю раковину. Щупальца собраны в два апикальных ряда, актинофоры отсутствуют. Макронуклеус округлый.

Типовой вид рода — *Acineta bocqueti* Guilcher, 1950 (по монотипии).

Род *Trematosoma* предложен А. Батиссом (Batisse, 1972) по результатам повторного изучения морской суктории *Acineta boqueti*. Для этого вида характерно наличие своеобразной апикальной складки кортекса, с дна которой выходят щупальца, что А. Батисс посчитал признаком, достаточным для выделения данного вида в особый род. Кроме того, у *A. boqueti* щупальца собраны в два апикальных ряда, а вдоль апикального края тела расположен ряд крупных альвеол.

Позднее А.В. Янковский (1978) предложил новый род *Conchacineta* с типовым видом *Acineta constricta* Collin, 1909 для ацинетид со щупальцами, собранными в ряды. Однако А.В. Янковский не учел существование рода *Trematosoma*, представители которого имеют сходную организацию щупальцевого аппарата. Род *Conchacineta* принят К. Курдсом (Curds, 1985a), но он также не упоминал в своем обзоре статью А. Батисса. В следующей статье, также посвященной ревизии ацинетид, К. Курдс (Curds, 1985b) уже указывает на явное сходство диагнозов родов *Conchacineta* и *Trematosoma*, но сохраняет валидность названия *Conchacineta*, отмечая то, что у типового вида рода *Trematosoma* отсутствует устье раковины, щупальца проходят сквозь стенку раковины. Однако на рисунке А. Батисса изображена раковина обычного типа.

Кроме рода *Conchacineta* А.В. Янковский (1978) также предложил новый род *Sparsacineta* Jankowski, 1978 с типовым видом *Acineta complatana* Gruber, 1884 (с ошибочным написанием видового названия *complanata*) для ацинетид с полураковиной. К. Курдс (Curds, 1985a) указал на то, что типовой вид этого рода, так же, как и рода *Conchacineta*, имеет щупальца, собранные в ряды, однако по ошибке указал в качестве младшего синонима родовое название *Soracineta*.

В обзорной статье по систематике сукторий А.В. Янковский (1981) предложил новый род *Rimacineta* Jankowski, 1981 с типовым видом *R. falcata* Jankowski, 1981 для сукторий со щупальцами, собранными в ряды, и ребристой раковиной.

Нами (Dovgal, 2002b) названия *Conchacineta*, *Sparsacineta* и *Rimacineta* сведены в синонимы *Trematosoma*, а виды этих родов перемещены в состав данного рода.

В фауне Украины представители рода не найдены. В Черном море обнаружен 1 вид — *Trematosoma complatana* (Gruber, 1884).

1. *TREMATOSOMA COMPLATANA* (GRUBER, 1884) (рис. 97)

— *complatana* Gruber, 1884: 526 (*Acineta*); Curds, 1985a: 116 (*Conchacineta*); Довгаль, 1996: 17 (*Conchacineta*); Dovgal, 2002b: 253 (*Trematosoma*); Янковский, 2007: 707; Янковский, 1978: 495 (*Sparsacineta*); 2007: 708; *complanata* Collin, 1912: 343 (*Acineta*); Kahl, 1934: 212.

Тело овальное, латерально сплющенное, широкое. Макронуклеус сферический. Сократительная вакуоль одна. Раковина покрывает только нижнюю половину тела. Стебелек тонкий, прямой.

Р а з м е р ы (мкм): высота тела — 30, ширина тела — 40, длина стебелька — 60, длина щупалец — 50.

Х о з я е в а и с у б с т р а т ы. Гидроиды *Halecium beanii* (Johnston, 1838) — типовой хозяин, мшанки, стекла обрастания.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид редкий. Описан из Средиземного моря в окрестностях г. Генуя (Италия) (типичное местонахождение) с гидроидов *Halecium beanii* (Gruber, 1884), затем найден на мшанках у г. Сет на побережье Франции (Collin, 1912). В украинской акватории не обнаружен. Указан В.В. Жариковым (1980) в составе обрастаний экспериментальных субстратов в Черном море в окрестностях г. Геленджик (Россия).

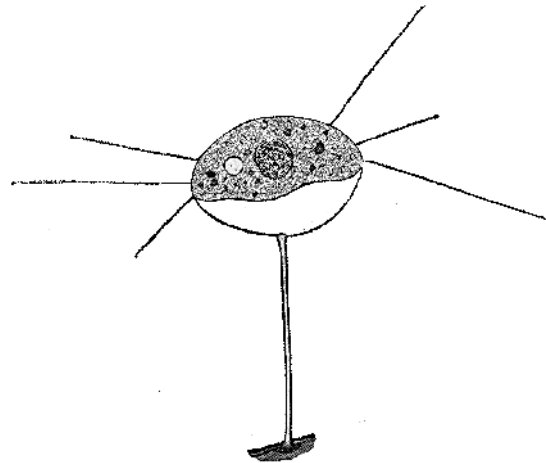


Рис. 97. *Trematosoma complatana* (Gruber, 1884) (по В. Collin, 1912; $\times 400$)

Fig. 97. *Trematosoma complatana* (Gruber, 1884) (after В. Collin, 1912; $\times 400$)

II. СЕМЕЙСТВО ТОКОПХРИДАЕ JANKOWSKI, 1975

Tokophryidae Jankowski, 1975a: 27; Янковский, 1978: 494; 1981: 85; Matthes et al., 1988: 20; Довгаль, 1996: 15; Dovgal, 2002b: 253; Lynn, 2008: 394.

Щупальцевые инфузории, лишённые раковины. Тело овальное, треугольное или цилиндрическое, часто латерально сплющенное. Тонкие, прямые, булабовидные щупальца собраны, как правило, в два, реже — больше, пучков или один пучок, иногда на актинофорах. Прикрепление к субстрату с помощью стебельков различной длины. Макронуклеус округлый или лентовидный. Почкование моно- или полиэндогеммией. Пресноводные и морские организмы, эктокомменсалы или эктопаразиты водных беспозвоночных и позвоночных.

Типовой род — *Tokophrya* Bütschli, 1889. В фауне Украины отмечены представители только типового рода.

1. Р О Д *ТОКОФРИЯ* BÜTSCHLI, 1889

Tokophrya Bütschli, 1889: 1928; Collin, 1912: 330; Curds, 1985c: 168; Matthes et al., 1988: 21; Dovgal, Starobogatov, 1993: 103; Opinion 1778, 1994: 268; Довгаль, 1996: 17; Aescht, 2001: 163; Dovgal, 2002b: 253; Lynn, 2008: 394; *Discophrya* Bütschli, 1889: 1929 (part.); *Tokophryella* Jankowski, 1973в: 30; *Epitokophrya* Jankowski, 1978: 495; *Trinacineta* Jankowski, 1981: 85; *Talizona* Jankowski, 1981: 85 syn. n.; Янковский, 2007: 712; *Armiacineta* Jankowski, 1982: 30; *Sibiracineta* Jankowski, 1982: 30; *Tokophryona* Jankowski, 1982: 31; *Basitokophrya* Jankowski, 1982: 32; *Hypophrya* Lopez-Ochoterena, 1964: 222; Янковский, 2007: 723; *Tonophrya* Jankowski, 2007: 710 syn. n.

Суктории с овальным, треугольным или грушевидным телом, латерально сплюснутым или нет. Раковина отсутствует. Прикрепление к субстрату с помощью стебелька, соединенного с клеточным телом различными способами. Щупальца булавовидные, собраны в апикальные пучки, которых может быть от одного до четырех, кроме того, могут иметься дополнительные базальные пучки или отдельные щупальца. Актинофоры обычно не выражены или слабо развиты. Макронуклеус сферический либо лентовидный. Размножение моно- или полиэндогеммией. Пресноводные и морские перифитонные, комменсальные и эктопаразитические виды.

Типовой вид рода — *Podophrya quadripartita* Claparede et Lachmann, 1859 (обозначен К. Курдсом (Curds, 1985c)).

О. Бючли (Bütschli, 1889) предложил объединить в род *Tokophrya* Bütschli, 1889 различные виды сукторий, для которых характерно отсутствие раковины, наличие стебелька и внутреннее почкование. В пределах рода О. Бючли различал 3 подрода, для одного из которых использовал родовое название *Discophrya* Lachmann, 1859. Б. Колла (Collin, 1912) объединил часть видов из подродов О. Бючли в род *Discophrya*, оставив в составе рода *Tokophrya* только виды, соответствующие уточненному Б. Колла диагнозу этого рода, т. е. имеющие грушевидное или пирамидальное тело и от двух до четырех пучков щупалец.

Род *Tokophryella* Jankowski, 1973 предложен (Янковский, 1973в) для паразитических токофриид с перитрих с одним пучком очень длинных щупалец. Типовой вид рода — *Podophrya carchesii* Claparede et Lachmann, 1859. У этих сукторий булавовидные щупальца, адаптированные к паразитизму. Такая особенность не выходит за рамки внутривидовой изменчивости, и этот род не был принят другими авторами (Curds, 1985c).

А.В. Янковский (1978) предложил переместить в состав рода *Tokophryopsis* Swarczewsky, 1928 вид *Tokophrya quadripartita* (Claparede et Lachmann, 1859), для которого выделить отдельный подрод *Epitokophrya* Jankowski, 1978 исходя из того, что у данного вида имеются четыре пучка щупалец. Однако, как показал К. Курдс (Curds, 1985c), характерной особенностью рода *Tokophryopsis* является не количество пучков щупалец, а их расположение на особых кольцевых (короновидных) актинофорах. На этом основании название *Epitokophrya* было сведено этим автором в синонимы *Tokophrya*.

Виды сукторий-токофриид с тремя пучками щупалец А.В. Янковский (1981) предложил выделить в отдельный род *Trinacineta* Jankowski, 1981 с типовым видом *Podophrya diaptomi* Kellikott, 1885. По нашему мнению, у токофриид, в отличие от ацинетид, количество пучков щупалец не может служить признаком рода, поэтому название *Trinacineta* было сведено в синонимы *Tokophrya* (Dovgal, 2002b).

А.В. Янковский (1982) выделил описанный им вид сукторий с байкальских гаммарид в отдельный род *Armiacineta* Jankowski, 1982 с типовым видом

A. seticola Jankowski, 1982. Признаками рода, по его мнению, является наличие хорошо развитых актинофоров и тонких, извитых, булавовидных щупалец, которые А.В. Янковский назвал «флексотены». По нашему мнению, этих признаков недостаточно для выделения нового рода, и название *Armiacineta* было сведено нами (Dovgal, 2002b) в синонимы *Tokophrya*.

Новый род *Tokophryona* Jankowski, 1982 с типовым видом *T. pelagica* Jankowski, 1982 с водорослей *Anabaena* sp. выделен А.В. Янковским (1982) на основании наличия у типового вида щупалец-флексотенов. Как указывалось, этот признак не считается нами достаточным основанием для создания нового рода, и название *Tokophryona* сведено (Dovgal, 2002b) в синонимы *Tokophrya*.

Также А.В. Янковский (1982) предложил новый род сукторий *Sibiracineta* Jankowski, 1982 с типовым видом *S. endemica* Jankowski, 1982, комменсалом байкальских гаммарид. Основанием для выделения нового рода послужило наличие у типового вида аллометрического расширения верхней части стебелька — физона. Однако, по нашему мнению (Dovgal, 2002b), различные структуры, усиливающие зону соединения стебелька с телом, достаточно характерны для токофриин и не являются родовым признаком. Название *Sibiracineta* было сведено в синонимы *Tokophrya*.

А.В. Янковский (1982) выделил для токофрий, имеющих в зоне соединения стебелька и тела воротниковидную, складчатую структуру, новый род *Basitokophrya* Jankowski, 1982 с типовым видом *T. ornata* Gajewska, 1933. Как отмечалось, наличие особых структур в зоне соединения стебелька с телом не считается нами родовым признаком, поэтому название *Basitokophrya* также было сведено (Dovgal, 2002b) в синонимы *Tokophrya*.

В процессе обсуждения систематики рода *Tokophrya* А.В. Янковский (2007) предложил объединять в разные таксоны родового ранга виды с количеством пучков щупалец, отличающимся от четырех, как у типового вида рода. Однако, как он справедливо отметил, это приведет к тому, что род *Tokophrya* станет монотипическим и появится необходимость его разделения на несколько родов, что он предлагал ранее, или в качестве компромисса на несколько подродов.

В частности, для токофрий с двумя пучками щупалец А.В. Янковский предлагает как подродовое название *Basitokophrya*, ранее сведенное нами в синонимы *Tokophrya*.

В этой же работе (Янковский, 2007) приводится схема подродовой структуры рода *Tokophrya*. В частности, предложено в состав рода в качестве подродов включить *Tokophryopsis* Swarczewsky, 1928 с типовым видом *T. gigantea* Swarczewsky, 1929 для видов с четырьмя кольцевыми актинофорами; *Tonophrya* Jankowski, 2007 с типовым видом *Tokophrya infusionum* (Stein, 1859) для видов с двумя пучками щупалец и стебельком без выраженного расширения (эпикона); *Basitokophrya* с типовым видом *T. ornata* для видов с двумя пучками щупалец и развитым эпиконом; *Armiacineta* с типовым видом *A. seticola* для видов с удлинением двух актинофоров в виде ветвей тела; *Sibiracineta* с типовым видом *S. endemica* для видов с эпиконом в виде физона.

В то же время А.В. Янковский отмечает, что для семейства Tokophryidae характерна более высокая, чем, например для ацинетид, степень изменчивости актинофоров и, вероятно, количества пучков щупалец. Это связано с тем, что у токофриид отсутствует наружный скелет в виде раковины (прочный кортекс, по А.В. Янковскому), который лимитирует подобную изменчивость у ацинетид.

Действительно у токофриид подобная изменчивость достаточно обычна, пока не представляется возможным доказать, что группы видов, сходные по количеству пучков щупалец, могут быть монофилетическими. В связи с этим, по нашему мнению, нецелесообразно выделять по данной морфологической особенности роды в пределах семейства или подроды в пределах рода *Tokophrya*.

Tokophryopsis признается нами в качестве самостоятельного рода токофриид (Dovgal, 2002b), другие подродовые названия А.В. Янковского, как указывалось, уже были нами сведены в синонимы *Tokophrya*, подрод *Tonophrya* syn. n. также является младшим синонимом *Tokophrya*.

Род *Hypophrya* Lopez-Ochoterena, 1964 описан из водоемов Мексики (Lopez-Ochoterena, 1964). Как отмечает А.В. Янковский (2007), морфологически это типичные токофрииды, но с базальным пучком щупалец. Этот автор считает, что наличие базальных пучков щупалец не характерно для токофриид, однако они встречаются у дискофриид, что послужило для него основанием рассматривать род в составе эвагиногений.

Другие авторы (Curds, 1985c; Matthes et al., 1988; Dovgal, 2002b) рассматривают вид в составе рода *Tokophrya*, а название *Hypophrya*, соответственно, в качестве его младшего синонима.

А.В. Янковский (1981) предложил для токофриид с 2—4 длинными гибкими щупальцами новый род *Talizona* Jankowski, 1981 с типовым видом *Podophrya flexilis* Kellicott, 1887 (по монотипии). Типовой вид рода не отличается от паразитической суктории *T. carchesii*, в связи с чем *Talizona* syn. n. считается нами младшим синонимом *Tokophrya*.

Таблица для определения видов рода *Tokophrya*

- 1 (18). Щупальца собраны в пучки.
- 2 (15). Щупальца собраны в два пучка.
- 3 (14). Стебелек короткий, его длина не превышает высоту тела.
- 4 (13). Актинофоры отсутствуют.
- 5 (12). Стебелек не погружен в специальную полость в теле, снабженную микрофибриллами.
- 6 (11). Ширина тела не превышает высоту.
- 7 (10). Высота тела не превышает или мало превышает ширину.
- 8 (9). Прикрепление к субстрату базодиском или базальной частью стебелька. Стебелек с апикальным расширением. Комменсал пресноводных циклопид, обычно локализован на антеннах, реже — на торакальных сегментах 4. *T. cyclopum* (Clap., Lachm.).
- 9 (8). Прикрепление к субстрату специальным секретом. Стебелек без апикального расширения, погружен в клеточное тело. Комменсал бокоплавов из подземных источников 7. *T. niphargi* (Strouh.).
- 10 (7). Тело вытянутое, его высота заметно превышает ширину. Стебелек короткий, расширенный кверху, несколько погружен в основание клеточного тела. Сократительных вакуолей две. Перифитонный вид, локализован на торакальных сегментах пресноводных циклопид 5. *T. infusionum* (Stein).
- 11 (6). Тело широкое, плоское, его ширина существенно превышает высоту. Макронуклеус вытянут вдоль поперечной оси тела. Стебелек короткий, в верхней части чашевидно расширен и продольно исчерчен. Обрастатель раковин пресноводных брюхоногих моллюсков
. 10. *T. yastrebtsovi* Dovgal.

- 12 (5). Стебелек короткий, погружен в специальную полость в теле, соединен с телом системой радиальных фибрилл. Тело слабосплющенное, почти цилиндрическое, вытянутое. Комменсал пресноводных циклопид 2. *T. actinostyla* Collin.
- 13 (4). Щупальца собраны в два пучка на полусферических актинофорах. Стебелек короткий, обычно продольно исчерченный. Тело слабо латерально сплющенное. Комменсал пресноводных клещей-гидрахнид 9. *T. wenzeli* Matth., Stiebler.
- 14 (3). Стебелек длинный, его длина превышает высоту тела, продольно исчерченный. Тело треугольное или грушевидное, латерально сплющенное. Щупальца собраны в два апикальных пучка на слабо развитых актинофорах 6. *T. lemnarum* Stein.
- 15 (2). Щупальца собраны в пучки, которых больше или меньше двух.
- 16 (17). Щупальца собраны в четыре пучка на полусферических актинофорах. Тело в форме перевернутой пирамиды, несплющенное. Стебелек длинный, слегка расширенный кверху. Пресноводный перифитонный вид 1. *T. quadripartita* (Clap., Lachm.).
- 17 (16). Щупальца собраны в один пучок, очень длинные. Тело сферическое или грушевидное. Стебелек короткий. Паразит пресноводных перитрих 3. *T. carchesii* (Clap., Lachm.).
- 18 (1). Щупальца не собраны в пучки, распределены по апикальной поверхности клетки. Стебелек длинный, в верхней части расширен, слабо продольно исчерчен. Обрастатель водорослей, черепаха и беспозвоночных животных 8. *T. stenostyla* (Hamilton, Jahn).

1. *TOKOPHRYA QUADRIPARTITA* (CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859) (рис. 98)

— *quadripartita* Claparede et Lachmann, 1859: 382 (*Podophrya*); Stein, 1867: 140 (*Acineta*); Bütschli, 1889: 1928 (*Tokophrya*); Collin, 1912: 14; Curds, 1985c: 169; Matthes et al., 1988: 23; Dovgal, Starobogatov, 1993: 103; Довгаль, 1996: 18; Dovgal, 2002b: 254; Янковский, 2007: 709; Янковский, 1978: 495; *tuberosus* Pallas, 1766: 105 (*Brachyonus*); *astoma* Bory, 1824b: 782 (*Volverella*); *quadriloba* Stein, 1859: 45 (*Acineta*); *partita* Badcock, 1880: 563 (*Megatracha*); *trionixa* Bovee, 1981: 102 (*Tokophrya*); *mutica* Bovee, 1981: 102 (*Tokophrya*).

Суктории с пирамидальным, не сплюснутым латерально телом. Щупальца собраны в четыре пучка на небольших полусферических актинофорах, которые могут быть слабо развиты. Макронуклеус крупный, округлый, центральный. Сократительная вакуоль одна, субапикальная. Стебелек длинный, плотный, несколько расширенный в верхней части, с базодиском. Размножение моноэндогеммией. Томиты овальные с апикальным пучком ресничек и четырьмя двойными поперечными кинетами. Циста стебельчатая, сферическая, с многочисленными треугольными выростами (Augustin, Foissner, 1989). При недостатке субстрата возможно формирование гиперфоретических псевдоколоний, при этом дочерние бродяжки прикрепляются к стебелькам материнских особей и проходят метаморфоз. Эврибионтный пресноводный вид, неспецифичный обрастатель неорганических субстратов, водных растений и животных.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 50—138, ширина тела — 20—70, размеры макронуклеуса — 7—16 × 28—58, длина щупалец — 20—50, длина стебелька — 80—220, диаметр стебелька — 4—7.

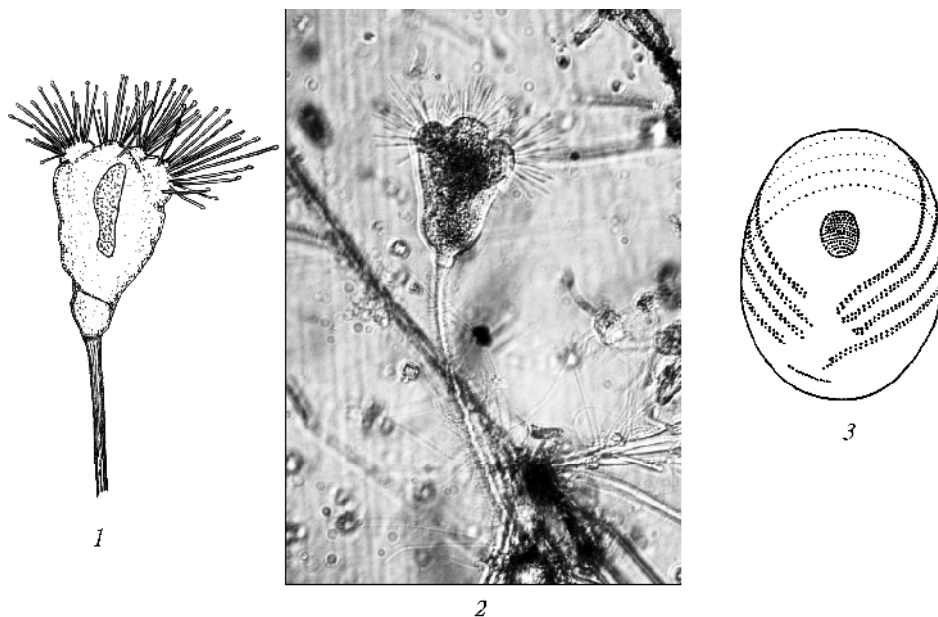


Рис. 98. *Tokophrya quadripartita* (Claparede et Lachmann, 1859):

1 — трофонт (оригинал; $\times 640$); 2 — трофонт с раковины брюхоногого моллюска (оригинал; $\times 640$); 3 — бродяжка (по I. Guilcher, 1951)

Fig. 98. *Tokophrya quadripartita* (Claparede et Lachmann, 1859):

1 — trophont (original; $\times 640$); 2 — trophont from gastropode mollusk shell (original; $\times 640$); 3 — swarmer (after I. Guilcher, 1951)

И з м е н ч и в о с т ь. У вида довольно изменчивы размерные характеристики, форма тела может быть почти сферической, особенно у молодых особей. Имеются расхождения в данных о морфологии бродяжек. Так, по данным И. Гийше (Guilcher, 1951), принятыми нами за основу диагноза, у томитов вида четыре двойных кинеты, тогда как в работе Б. Колла (Collin, 1912) указаны пять кинет, правда этот автор не применял импрегнацию серебром.

Как указывалось, *Tokophrya quadripartita* описана в долиннеевской работе Г. Бэйкера (Baker, 1759) под названием «разветвленный полип». Подобное название, вероятно, связано с тем, что Г. Бэйкер, судя по его рисункам, наблюдал гиперфоретическую псевдоколонию вида, когда несколько особей прикрепляются к стебелькам друг друга.

П.С. Паллас (Pallas, 1766) на основании данных Г. Бэйкера привел диагноз вида, которому присвоил название *Brachyonus tuberosus* Pallas, 1766. В этом диагнозе он указал на наличие у особей вида стебелька и двух или трех пучков щупалец (на рисунке Г. Бэйкера четвертый пучок щупалец не виден). Х. Эренберг (Ehrenberg, 1834) в своей работе с описанием рода *Acineta* использовал видовое название П.С. Палласа в комбинации *A. tuberosa*.

И.В. Довгаль и Я.И. Старобогатов (Dovgal, Starobogatov, 1993) предложили закрепить за типовым видом рода *Tokophrya* название *T. quadripartita* с авторством Э. Клапареде и Й. Лахманна как более употребимое. Такое предложение было поддержано Международной комиссией по зоологической номенклатуре (Opinion 1778, 1994).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Один из наиболее распространенных и массовых видов сукторий. Известен из пресных водоемов Европы, Северной и Южной Америки, Японии, Индии.

В Украине вид впервые отмечен Н.А. Кеппенем (1888а, б) без указания места находки, затем в пруду в окрестностях г. Ивано-Франковск (Faczynski, 1910), в пруду в с. Дроздовичи Львовской обл. (Nusbaum-Hilarowicz, 1915), в пресных водоемах в окрестностях г. Севастополь (Галаджиев, 1927), в бассейнах рек Северский Донец (Фадеев, 1929) и Дунай (Полищук, Гарасевич, 1986), на *Astacus leptodactylus* и *A. astacus* в водоемах Украины (Бошко, 1986, 1987), на *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) в днепровских водохранилищах (Курандина, 1987) и на раковине *Anodonta cygnea* без указания местонахождения (Иванцев, 1987).

Нами найден на *Ulva* sp. и *Potamogeton perfoliatus* в р. Ингул у г. Николаев; на *Ceratophyllum demersum* в р. Припять у с. Большие Сороки Киевской обл.; на *Myriophyllum spicatum* в р. Днестр у с. Решутин; на *Asellus aquaticus* в р. Волк у пгт Летичев Хмельницкой обл.; на *Riccia* sp. в пруду Феофании в окрестностях г. Киев; на *Astacus leptodactylus* в р. Тетерев у с. Березцы Житомирской обл.; на частицах сестона в Хотинских озерах в окрестностях г. Киев (материал Л.П. Гапоновой); на стеклах обрастания в р. Десна у с. Погребы и с. Пирново Вышгородского р-на Киевской обл., в р. Псел у с. Малый Перевоз, в оз. Песочное (Шацкий национальный природный парк), в пруду Феофании и р. Днепр в окрестностях г. Киев.

2. *TOKOPHRYA ACTINOSTYLA* COLLIN, 1912 (рис. 99)

— *cyclopum* var. *actinostyla* Collin, 1912: 112 (*Tokophrya*); *actinostyla* Penard, 1920: 138 (*Tokophrya*); Curds, 1985c: 169; Matthes et al., 1988: 25; Dovgal, 2002b: 254.

Суктории с вытянутым, почти цилиндрическим, слабо латерально сплюснутым телом. Щупальца собраны в два апикальных пучка. Актинофоры отсутствуют. Макронуклеус сферический или овальный. Сократительная вакуоль одна, расположена над макронуклеусом ближе к одной из боковых сторон тела. Стебелек короткий, плотный, его длина не превышает 1/4 высоты тела. Характерен способ соединения стебелька и тела инфузории: стебелек погружен вглубь тела (эндостил) в особую полость и соединен с пелликулой системой фибрилл (см. рис. 8, 3). Размножение моноэндогеммией с образованием овальной бродяжки, которая имеет 4—5 экваториальных кинет. Специфичный комменсал пресноводных циклопид.

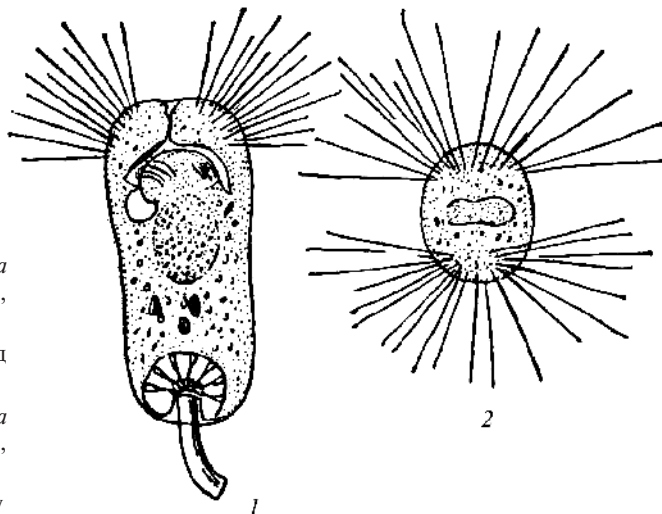


Рис. 99. *Tokophrya actinostyla* Collin, 1912 (по E. Penard, 1920):

1 — вид спереди; 2 — вид сверху

Fig. 99. *Tokophrya actinostyla* Collin, 1912 (after E. Penard, 1920):

1 — frontal view; 2 — top view

Размеры (мкм): высота тела — 87—120.

Распространение. Редкий вид. Отмечен в пресных водоемах Франции и России.

Нами вид найден в Украине на *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851) (определение хозяина В.И. Монченко) из оз. Старая Десна у с. Макошино Черниговской обл.

3. *TOKOPHRYA CARCHESII* (CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859) (рис. 100)

— *carchesii* Claparede et Lachmann, 1859: 382 (*Podophrya*); Bütschli, 1889: 1854 (*Tokophrya*); Collin, 1912: 335; Curds, 1985c: 171; Matthes et al., 1988: 30; Довгаль, 1996: 18; Dovgal, 2002b: 254; Янковский, 1973в: 30 (*Tokophryella*); Янковский, 2007: 710; *flexilis* Kellicott, 1887: 229 (*Podophrya*); Bütschli, 1889: 1861 (*Tokophrya*); Curds, 1986: 67; Янковский, 1981: 85 (*Talizona*) syn. n.; Dovgal, 2002b: 255; Янковский, 2007: 712.

Суктории со сферическим или грушевидным, несколько асимметричным телом. Щупалец небольшое количество (2—12), они собраны в один пучок, сократимые, очень длинные, их длина может в несколько раз превышать высоту тела. Актинофоры отсутствуют. Макронуклеус округлый. Сократительная вакуоль одна. Стебелек короткий, его длина меньше половины длины тела, несколько расширенный в зоне соединения с телом, прикрепление к субстрату (стебельку хозяина, частицам детрита) небольшой базальной пластинкой. Размножение моноэндогеммией. Эктопаразит пресноводных перитрих.

Размеры (мкм): длина тела — 26—87, ширина тела — 21—43, длина стебелька — 13.

Хозяева. *Carchesium polypinum* (Linnaeus, 1758), *C. aselli* Stiller, 1954, *Campanella umbellaria* (Linnaeus, 1758), *Epistylis flavicans* Ehrenberg, 1838, *E. digitalis* (Linnaeus, 1758), *E. anastatica* (Linnaeus, 1767), *Zoothamnium ramosissimum* Sommer, 1950, *Z. gammari* Korfsmeier, 1943.

Д. Келликотт (Kellicott, 1887) описал вид *Podophrya flexilis* Kellicott, 1887, особи которого были прикреплены к стебелькам *Epistylis digitalis* с *Cyclops* sp. из пруда в США. О. Бючли (Bütschli, 1889) переместил этот вид в состав рода *Tokophrya*. В свою очередь, А.В. Янковский указал этот вид как типовой для рода *Talizona*.

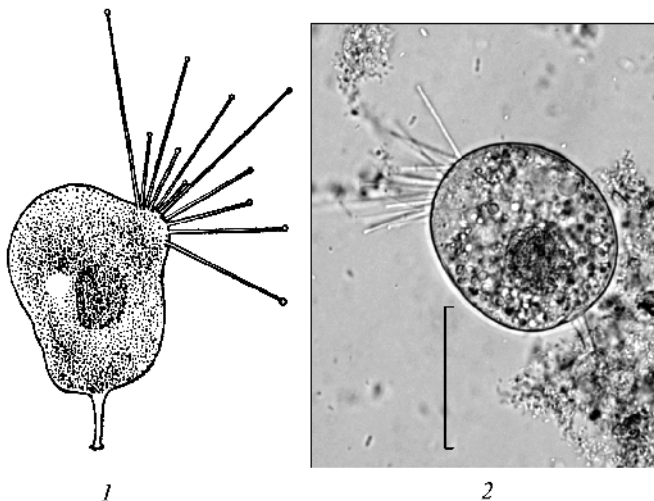


Рис. 100. *Tokophrya carchesii* (Claparede et Lachmann, 1859):

1 — по E. Claparede, J. Lachmann, 1859; 2 — фото Р.В. Бабко (масштаб 50 мкм)

Fig. 100. *Tokophrya carchesii* (Claparede et Lachmann, 1859):

1 — after E. Claparede, J. Lachmann, 1859; 2 — photo of R.V. Babko (scale bar 50 μ m)

По большинству признаков *Podophrya flexilis* не отличается от *Tokophrya carchesii*. Этот вид также паразитирует на перитрихах, имеет небольшое количество очень длинных, сократимых щупалец. По мнению А.В. Янковского (2007), единственное отличие вида Д. Келликотта от *T. carchesii* — это тип щупалец, и вполне возможно, что эти виды идентичны.

Ранее Д. Маттес и соавт. (Matthes et al., 1988) свели названия *Podophrya flexilis* и *T. flexilis* в синонимы *Tokophrya carchesii*.

Распространение. Редкий вид. Отмечен в пресных водоемах Франции, Германии и США.

Нами (Dovgal, Grigorovich, 2000) вид найден на *Carchesium* sp. с *Orconectes limosus* в Мазурских озерах в Польше (материал Е.Г. Бошко).

В Украине вид отмечен Н.А. Кеппеном (1888a) без указания места находки.

4. *ТОКОПФРИЯ ЦИКЛОПУМ* (CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859) (рис. 101)

— *cyclopum* Claparede et Lachmann, 1859: 382 (*Podophrya*); Entz, 1902: 449 (*Acineta*); Bütschli, 1889: 1843 (*Tokophrya*); Collin, 1912: 14; Curds, 1985c: 173; Matthes, 1982: 82; Matthes et al., 1988: 7; Довгаль, 1996: 18; Dovgal, 2002b: 254.

Суктории с телом изменчивой формы, чаще — сферической или грушевидной. Актинофоры отсутствуют. Щупальца собраны в два апикальных пучка. Стебелек короткий, прямой, с небольшим прикрепительным диском, в зоне соединения с клеточным телом расширяется в базодиск. Макронуклеус округлый, центральный. Сократительная вакуоль одна, расположена субапикально над макронуклеусом либо несколько смещена к одной из латеральных сторон клеточного тела. Размножение моноэндогеммией. Бродяжка эллипсоидная, с субапикальным пучком ресничек и четырьмя экваториальными кинетами. Специфичный эктокомменсал пресноводных циклопид. Локализован обычно на антеннах, реже — на торакальных конечностях и между торакальными сегментами.

Размеры (мкм): длина тела — 28—72, ширина тела — 30—75, размеры макронуклеуса — 25—36 × 18—20, длина щупалец — 25—65, длина стебелька — 25—68, диаметр стебелька — 2—6.

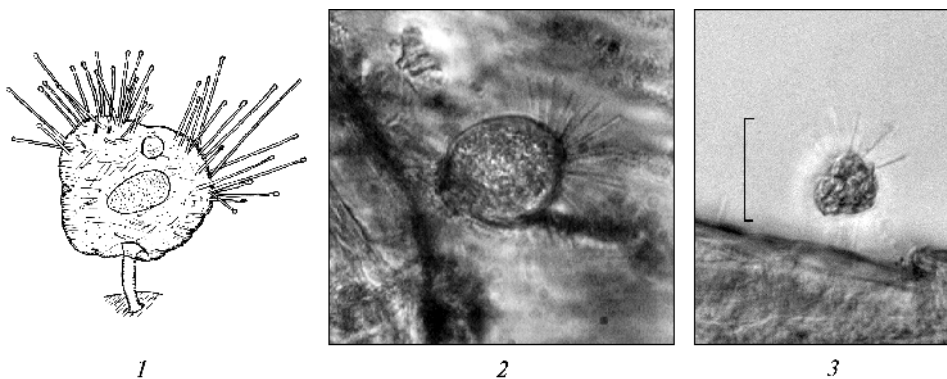


Рис. 101. *Tokophrya cyclopum* (Claparede et Lachmann, 1859) (оригинал):

1 — трофонт (×640); 2 — трофонт на антенне циклопа (×640); 3 — ювенильный трофонт на антенне циклопа (дифференциально-интерференционный контраст; масштаб 20 мкм)

Fig. 101. *Tokophrya cyclopum* (Claparede et Lachmann, 1859) (original):

1 — trophont (×640); 2 — trophont at cyclopod copepode antennae (×640); 3 — juvenile trophont at cyclopod copepode antennae (differential interference contrast; scale bar 20 μm)

Изменчивость. Форма клеточного тела варьирует в широких пределах. У особей с антенн хозяина она обычно близка к сферической, у особей с торакальных сегментов чаще сильновытянутая.

Хозяева. *Cyclops quadricornis* (Linnaeus, 1758), *C. strenuus* (Fischer, 1851), *C. furcifer* Claus, 1857, *C. insignis* Claus, 1855, *C. vicinus* Ulanin, 1875, *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851), *Macrocyclus fuscus* (Jurine, 1820), *Acanthocyclops viridis* (Jurine, 1820), *A. gigas* (Claus, 1857), *A. vernalis* (Fischer, 1853), *A. americanus* (Marsh, 1893), *Diacyclops bicuspidatus bicuspidatus* (Claus, 1857), *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Megacyclus viridis* (Jurine, 1820).

Распространение. Широко распространенный вид. Известен из пресных водоемов Европы, Средиземноморского побережья Франции, водоемов Северной Америки, Аргентины, Африки (оз. Ньяса).

В Украине отмечен в пруду в с. Дроздовичи Львовской обл. (Nusbaum-Hilarowicz, 1915) и в бассейне р. Северский Донец (Фадеев, 1929).

Нами найден в пойменном озере на левом берегу р. Днепр в окрестностях г. Киев на *Eucyclops serrulatus*, *Cyclops insignis*, *C. vicinus*, *C. strenuus*, *C. furcifer*, *Acanthocyclops gigas*; в Совских прудах в г. Киев на *A. vernalis*; в ручье и пруду в Голосеевском парке в окрестностях г. Киев на *Macrocyclus fuscus*, *E. serrulatus*, *A. americanus* и *A. viridis*; в озере в пойме р. Южный Буг у с. Дубиново Савранского р-на Одесской обл. и в оз. Сасык у с. Борисовка Одесской обл. на *Cyclops* sp.; в луже у с. Кобеляки Полтавской обл. и в пруду возле с. Лесники Киевской обл. на *C. insignis*; в оз. Старая Десна у с. Макошино Черниговской обл. на *E. serrulatus*; в старице р. Горынь у с. Ставок Ровенской обл. на *Mesocyclops leuckarti* и у г. Славута Хмельницкой обл. на *E. serrulatus*; в старице на правом берегу р. Тетерев у с. Песчаное Киевской обл. на *Megacyclus viridis* и *Diacyclops bicuspidatus bicuspidatus*; в р. Снов у с. Загребельная Слобода Черниговской обл. на *A. vernalis*; в оз. Перемут (Шацкий национальный природный парк) на *A. viridis*; в пруду в г. Олесько Львовской обл. на *Megacyclus* sp.; в пресной луже в Соленоозерном участке Черноморского биосферного заповедника на *A. viridis* (определение хозяев В.И. Монченко и Е.М. Кочиной).

5. TOKOPHRYA INFUSIONUM (STEIN, 1859) (рис. 102)

— *infusionum* Stein, 1859: 48 (*Acineta*); Engelmann, 1862: 376; Bütschli, 1889: 1929 (*Tokophrya*); Collin, 1911: 425; 1912: 14; Curds, 1985c: 178; Довгаль, 1996: 18; Matthes et al., 1988: 24; Dovgal, 2002b: 254.

Тело в виде неправильной вытянутой трапеции, слабо латерально сплющенное. Щупальца тонкие, гибкие, булавовидные, собраны в два апикальных пучка. Актинофоры отсутствуют. Стебелек короткий, тонкий, с хорошо развитым базодиском, его апикальное расширение обычно погружено в тело трофонта. Макронуклеус эллипсоидный. Сократительных вакуолей 2. Бродяжка эллипсоидная, с 4—5 субапикальными, двойными и одной короткой, парабазальной кинетами. Пресноводный перифитонный вид, отмечен как комменсал циклопов.

Размеры (мкм): длина тела — 60—85, ширина тела — 30—46, длина щупалец — 25—40, длина стебелька — 15—28, диаметр стебелька — 2—3, размеры макронуклеуса — 20—32 × 18—21.

К. Курдс (Curds, 1985c) указал в синонимах *Tokophrya infusionum* название *Acineta gelatinosa* Bück, 1884. Однако, как отмечалось, *A. gelatinosa* считается нами *nomen dubium* и не включается в списки видовых синонимов сукторий.

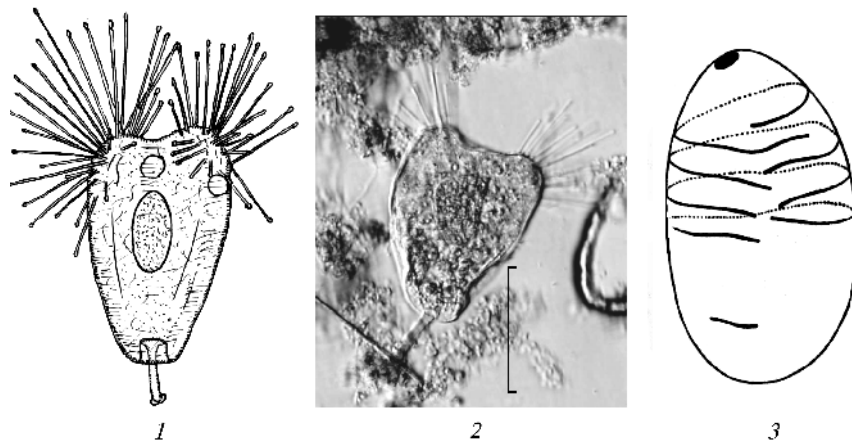


Рис. 102. *Tokophrya infusionum* (Stein, 1859):

1 — трофонт (оригинал; $\times 640$); 2 — фото Р.В. Бабко (масштаб 50 мкм); 3 — бродяжка (по I. Guilcher, 1951)

Fig. 102. *Tokophrya infusionum* (Stein, 1859):

1 — trophont (original; $\times 640$); 2 — photo of R.V. Babko (scale bar 50 μm); 3 — swarmer (after I. Guilcher, 1951)

В той же работе (Curds, 1985c) в списке синонимов *Tokophrya infusionum* приведены упомянутые в работе П. Донжара (Dangeard, 1890) виды *Podophrya fixa* и *Trichophrya angulata* Dangeard, 1890. Однако вид *P. fixa* у этого автора определен верно, соответственно, нет оснований включать данное название в списки синонимов.

Вид *Trichophrya angulata* описан плохо, из диагноза и рисунка неясно, имеется ли у его особей стебелек. П. Донжар относил вид к роду *Trichophrya*, для которого характерно отсутствие стебелька. В настоящее время установить, к какому виду сукторий относится *T. angulata*, невозможно, это название считается нами *nomen dubium*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный вид. Отмечен в пресных водоемах Франции, США.

В Украине найден М.А. Галаджиевым (1927) в пресных водоемах в окрестностях г. Севастополь.

Найден нами в оз. Старая Десна у с. Макошино Черниговской обл. на *Eucyclops serrulatus* (определение хозяина В.И. Монченко).

6. *TOKOPHRYA LEMNARUM* (STEIN, 1859) (рис. 103)

— *lemnarum* Stein, 1859: 42 (*Acineta*); Bütschli, 1889: 1845; Entz, 1902: 464 (*Tokophrya*); Collin, 1912: 14; Curds, 1985c: 179; Matthes et al., 1988: 22; Довгаль, 1996: 17; Dovgal, 2002b: 254; *mollis* Kent, 1882: 821 (*Podophrya*); *phryganidarum* Stein, 1859: 45 (*Acineta*); Kent, 1882: 802 (*Podophrya*).

Суктории с треугольным или грушевидным телом. Щупальца собраны в два апикальных пучка на актинофорах, которые могут быть не развиты. Макронуклеус округлый. Стебелек длинный, продольно исчерченный, его длина превышает высоту тела. В зоне соединения с телом стебелек расширяется. Сократительных вакуолей 1—2. Размножение моноэндогеммией. Бродяжка с четырьмя кинетами. Пресноводный перифитонный вид, обрастатель макрофитов.

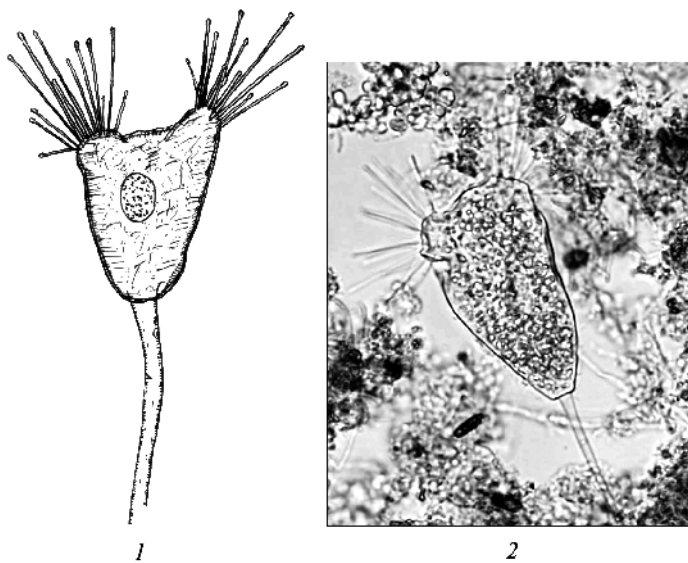


Рис. 103. *Tokophrya lemnaeum* (Stein, 1859):

1 — трофонт (оригинал; ×640); 2 — фото Р.В. Бабко

Fig. 103. *Tokophrya lemnaeum* (Stein, 1859):

1 — trophont (original; ×640); 2 — photo of R.V. Babko

Размеры (мкм): длина тела — 30—48, ширина тела — 24—35, длина щупалец — 35—50, длина стебелька — 60—250, диаметр стебелька — 3—7, диаметр макронуклеуса — 9—12.

Распространение. Широко распространенный вид. Отмечен в пресных водоемах Германии, России, Азербайджана, Франции, Японии (оз. Бива), США, Мексики, Кубы, Аргентины (Magiño-Pérez et al., 2011a). Нами найден на колониях мшанок в оз. Ханто у пос. Ноябрьск Тюменской обл. (Россия) (материал Т.А. Шараповой) и в оз. Супериор у г. Марафон (Канада) (материал И.А. Григоровича).

В водоемах Украины отмечен Н.Н. Фадеевым (1929) и В.М. Кравченко (1969) под названием *Tokophrya lemnaeum* в бассейне р. Северский Донец и Л.П. Истоминой и соавт. (1973) в очистных сооружениях г. Харьков. Также под названием *T. mollis* вид найден Ю.И. Андрусовой в Керченской бухте (возможно, неверное определение).

Нами найден на *Asellus aquaticus* в р. Турья у с. Доротище и у с. Хотешов Волынской обл.; на частицах сестона в р. Сейм у с. Устье Черниговской обл.; на *Ceratophyllum demersum* в р. Десна у с. Горица Черниговской обл.; на *Potamogeton lucens* Linnaeus, 1753 в устье р. Снов у с. Брусилы Черниговской обл.; на *Nepa cinerea* Linnaeus, 1758 в пруду у с. Бегунь Житомирской обл.; на стеклах обрастания в р. Горынь у с. Деражное Ровенской обл.; на *Argyroneta aquatica* и *Asellus aquaticus* в р. Горынь у с. Збуж Ровенской обл.; на *A. aquaticus* в р. Горынь у с. Великие Цепчевичи и в р. Зульня у с. Грушовка Ровенской обл.; на стеклах обрастания и *Argyroneta aquatica* в р. Тетерев у с. Песчаное Киевской обл.; на *Spirogyra setiformis* (Roth) Kützing, 1845 в р. Уборть у с. Сушаны Житомирской обл.; на *A. aquaticus* в оз. Любязь у с. Любязь Волынской обл. и в устье р. Веселуха; на *Asellus aquaticus* в р. Припять и в оз. Нобель у с. Нобель Ровенской обл.; на *Riccia* sp. и стеклах обрастания в пруду в Теофании и на *Ceratophyllum demersum* в Совских прудах в окрестностях г. Киев; на *Mougeotia* sp. в пруду у с. Селище Винницкой обл.; на *Agrion* sp. в р. Южный Буг у с. Солгутово Гайворонского р-на Кировоградской обл.; на *Myriophyllum spicatum* в р. Днестр у с. Решутин и на *Naucoris cimicoides* в пойменном озере у р. Западный Буг у г. Каменка Бугская Львовской обл.

7. TOKOPHRYA NIPHARGI (STROUHAL, 1939) (рис. 104)

— *niphargi* Strouhal, 1939: 248 (*Podophrya*); Curds, 1986: 75; Matthes et al., 1988: 210; Довгаль, 1993б: 75 (*Tokophrya*); 1993в: 268; 1996: 18; Dovgal, 2002b: 254; Dovgal, Vargovitsh, 2010: 268; *stammeri* Strouhal, 1939: 249 (*Tokophrya*); Curds, 1985с: 183.

Суктории с почти сферическим, слабо латерально сплюснутым телом, которое при виде сбоку имеет форму вытянутого эллипса. Булавовидные несократимые щупальца собраны в два пучка. Актинофоры отсутствуют. Макронуклеус овальный, центральный. Сократительная вакуоль одна, расположена субапикально над макронуклеусом. Стебелек очень короткий, как правило, погружен в тело трофонта и не виден. Оформленный прикрепительный диск отсутствует. Прикрепление к субстрату осуществляется тонкой пленкой секрета, по ширине примерно равной ширине клеточного тела. Аберрантные особи с длинным стебельком, которых наблюдал Г. Штроугал, нами не обнаружены. Почкование не наблюдалось. Комменсал гаммарид из подземных вод.

Р а з м е р ы (мкм): высота тела — 20—25 (20—40, по Н. Strouhal, 1939), ширина тела — 25—30 (20—30), толщина тела — 20—23 (16—24), размеры макронуклеуса — 6—8 × 10—13, высота стебелька — 4—5, диаметр стебелька — 4—7.

Х о з я е в а. *Niphargus strouhali* Schellenberg, 1933 — типовой хозяин (обозначен здесь), *Gammarus balcanicus* Schaferna, 1922.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан из подземного источника в урочище Вармбад у Карnten, Австрия (типичное местонахождение).

В Украине найден нами (Довгаль, 1993б, в) в роднике на правом берегу р. Теревля у с. Синевирская Поляна Межгорского р-на Закарпатской обл. и в ручье у с. Родниковое АР Крым на *Gammarus balcanicus* (материал Л.В. Самчишиной) (Довгаль, 1993б; Dovgal, Vargovitsh, 2010).

Г. Штроугал (Strouhal, 1939) описал с гаммарид *Niphargus strouhali* 2 вида сукторий: *Podophrya niphargi* Strouhal, 1939 и *Tokophrya stammeri* Strouhal, 1939. Как показано нами (Довгаль, 1993б), на самом деле это особи одного вида, сориентированные в разных плоскостях. По-видимому, у особи при виде сбоку наблюдался один пучок щупалец (она была описана как представитель рода *Podophrya*), у особи, сориентированной в другой плоскости, видны два пучка щупалец (она была описана как представитель рода *Tokophrya*). Соот-

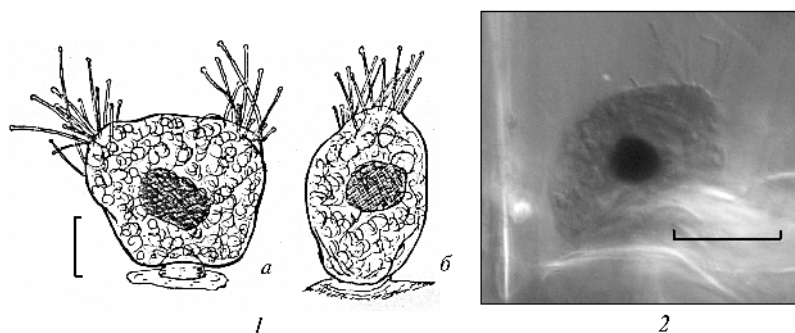


Рис. 104. *Tokophrya niphargi* (Strouhal, 1939) (оригинал):

1 — трофонт (а — вид спереди; б — вид сбоку) (масштаб 10 мкм); 2 — трофонт в сочленении конечности бокоплава (дифференциально-интерференционный контраст; масштаб 20 мкм)

Fig. 104. *Tokophrya niphargi* (Strouhal, 1939) (original):

1 — trophont (a — frontal view; б — lateral view) (scale bar 10 μm); 2 — trophont in joint of gammarid amphipod leg (differential interference contrast; scale bar 20 μm)

ветственно, валидным нами принято название *P. niphargi*, как первое упомянутое, название *T. stammeri* сведено в его синонимы, по совокупности признаков вид *P. niphargi* перемещен в состав рода *Tokophrya*.

8. TOKOPHRYA STENOSTYLA (HAMILTON ET JAHN, 1947) (рис. 105)

— *stenostyla* Hamilton et Jahn, 1947: 206 (*Squalorophrya*); Dovgal, 2002b: 253; Matthes et al., 1988: 27 (*Tokophrya*); *manueli* Matthes et Rebhan, 1983: 383 (*Tokophrya*); Curds, 1985c: 179; Dovgal, 2002b: 254.

Суктории с овальным, вытянутым телом, иногда заметны продольные складки кортекса. Шупалец около 30, они не собраны в пучки, равномерно расположены на апикальной поверхности тела. Актинофоры отсутствуют. Макронуклеус округлый, центральный. Сократительных вакуолей 2—3. Стебелек длинный, в 1,5—3,0 раза длиннее тела, слабо продольно исчерченный. Характерно соединение стебелька и тела, в зоне которого стебелек расширяется в небольшой эпикон. Тело и стебелек могут покрываться частицами детрита. Почкование моноэндогеммией. Пресноводный обростатель черепах, водорослей и беспозвоночных животных.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 30—40, диаметр стебелька — 3—4.

Д. Маттес и Г. Ребхан (Matthes, Rebhan, 1983) независимо от Д. Хамилтона и Т. Джана (Hamilton, Jahn, 1947) описали новый вид — *Tokophrya manueli* Matthes et Rebhan, 1983, который морфологически не отличается от *T. stenostyla*. Впоследствии Д. Маттес и соавт. (Matthes et al., 1988) свели *T. manueli* в синонимы *T. stenostyla*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Редкий вид. Описан с водорослей *Basi cladia crassa*, обрастающих черепаха *Chelydra serpentina* и *Chrysemys picta bellii* из оз. Окободжии (шт. Айова, США) (типичное местонахождение). Найден в озерах Германии на *Cordylophora caspia* (Pallas, 1771).

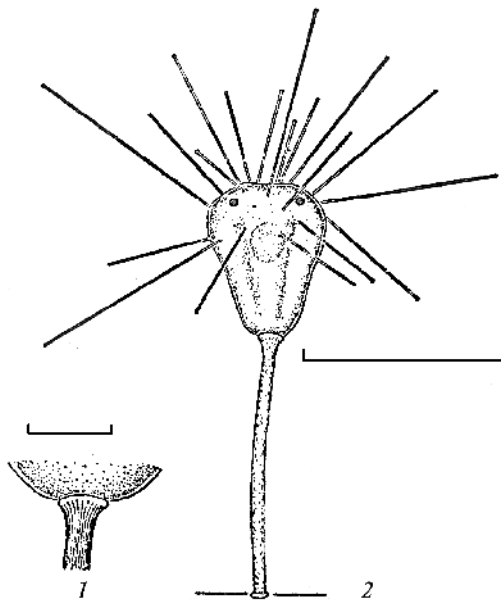
Нами найден в Украине на левом берегу р. Днепр в окрестностях г. Киев на *Pontogammarus maeoticus* (материал и определение хозяина Е.Г. Бошко).

Рис 105. *Tokophrya stenostyla* (Hamilton et Jahn, 1947) (по J.M. Hamilton, T.L. Jahn, 1947):

1 — эпикон (масштаб 10 мкм); 2 — трофонт (масштаб 50 мкм)

Fig. 105. *Tokophrya stenostyla* (Hamilton et Jahn, 1947) (after J.M. Hamilton, T.L. Jahn, 1947):

1 — epicone (scale bar 10 μm); 2 — trophont (scale bar 50 μm)



9. *TOKOPHRYA WENZELI* MATTHES ET STIEBLER,
1970 (рис. 106)

— *wenzeli* Matthes et Stiebler, 1970: 68 (*Tokophrya*); Matthes et al., 1988: 28; Curds, 1985c: 183; Довгаль, 1987: 3; 1996: 18; Dovgal, 2002b: 254; Dovgal et al., 2012: 72.

Суктории с телом в форме перевернутой пирамиды, слабо латерально сплюснутым. Щупальца сократимые, очень тонкие (головка плохо видна при использовании световой микроскопии), равномерно распределены по поверхности двух полусферических актинофоров, основания которых обычно несколько отстоят от края уплощенной вершины тела. У некоторых особей актинофоры слабо выражены. Макронуклеус относительно крупный, сферический или эллипсоидный. Сократительная вакуоль одна, субапикальная. Стебелек короткий, плотный, продольно исчерченный, снабжен базодиском, который обычно вогнут и погружен в основание клеточного тела или чашевидно расширен в зоне соединения с телом. Исчерченность стебелька может быть не выражена. Имеется прикрепительный диск. Почкование моноэндогеммией. В результате бесполого размножения образуется диско-видная бродяжка с выпуклой дорсальной и уплощенной вентральной сторонами (Matthes, Stiebler, 1970).

Комменсал пресноводных клещей-гидракарин, локализован на педипальпах и ногах.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 31—52, ширина тела — 25—41 (25—48, по D. Matthes, G. Stiebler, 1970), длина щупалец — 4—25 (16—23), высота актинофоров — 1—18, ширина актинофоров в нижней части — 3—21, длина стебелька — 6—22 (8—28), диаметр стебелька — 2—6 (4), ширина базодиска — 5—11, размеры макронуклеуса — 5—21 × 9—17.

Х о з я е в а. *Limnesia fulgida* Koch, 1836, *L. undulata* (Müller, 1776) — типовой хозяин, *L. maculata* (Müller, 1776), *Piona conglobata* (Koch, 1836), *P. variabilis* (Koch, 1842), *P. pusilla* (Neuman, 1875), *P. obturbans* (Piersig, 1896), *Arrenulus globator* (Müller, 1776), *A. stecki* Koenike, 1894, *Pionospis lutescens*

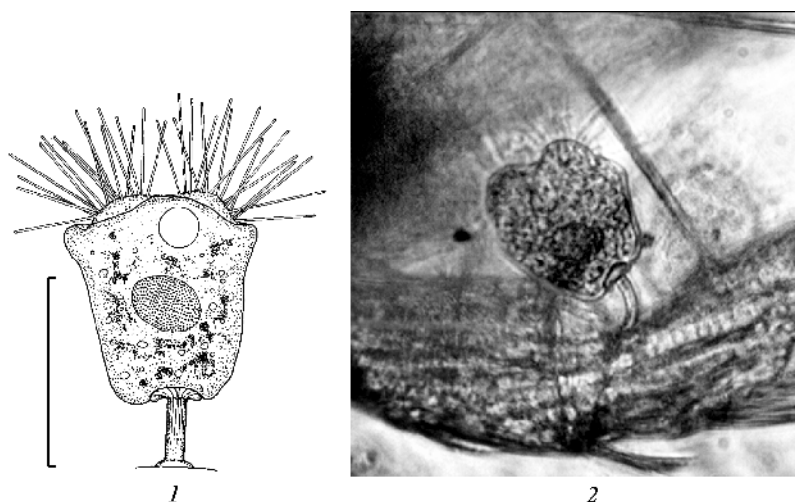


Рис. 106. *Tokophrya wenzeli* Matthes et Stiebler, 1970:

1 — по D. Matthes, G. Stiebler, 1970 (масштаб 40 мкм); 2 — трофонт (оригинал; ×640)

Fig. 106. *Tokophrya wenzeli* Matthes et Stiebler, 1970:

1 — after D. Matthes, G. Stiebler, 1970 (scale bar 40 μm); 2 — trophont (original; ×640)

(Hermann, 1804), *Hydrochoreutes krameri* Piersig, 1895, *Eylais saratowi* Piersig, 1904, *Forelia variegator* (Koch, 1837), *Hygrobates longipalpis* (Hermann, 1804), *H. diversiporus* (Sokolow, 1927) (Dovgal et al., 2012).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан из водоемов Германии (типичное местонахождение). Ранее особи этого вида без диагноза и присвоения названия были изображены в работе С. Мота (Motas, 1928), который нашел вид на клещах из прудов в окрестностях Домбе к северу от г. Лион и в прудах на р. Рона на юго-востоке Франции. Нами (Dovgal et al., 2012) вид найден на *Forelia variegator* и *Hygrobates longipalpis* из оз. Биновске в окрестностях г. Щецин в Польше (материал А. Завая) и на *H. diversiporus* из оз. Охрид в Македонии (материал В. Пешича).

В Украине вид найден нами (Довгаль, 1987; Dovgal et al., 2012) на *Hydrachna* sp. в оз. Старая Десна у с. Макошино Черниговской обл.; на ногах и пальпах *Eylais* sp. в старице р. Горынь у с. Ставок Ровенской обл.; на *Limnesia fulgida* в озере в пойме р. Горынь у с. Збуж Ровенской обл.; на *E. saratowi* в пойменном озере на левом берегу р. Днепр в окрестностях г. Киев.

10. *TOKOPHRYA YASTREBTSOVI* DOVGAL, 1993 (рис. 107)

— *yastrebtsovi* Dovgal 1993a: 34 (*Tokophrya*); 1996: 18; Dovgal, 2002b: 255.

Суктории с телом в форме неправильного эллипса, слабо сплюснутым, его ширина превышает высоту примерно в 2 раза. Щупальца собраны в две апикальные полусферические группы. Актинофоры отсутствуют. Макронуклеус округлый, вытянут вдоль поперечной оси тела. Стебелек короткий, чашевидно расширен в верхней части, которая продольно исчерчена, с небольшим базодистом. Сократительная вакуоль одна. Размножение не наблюдалось. Образователь раковин пресноводных брюхоногих моллюсков.

Р а з м е р ы (мкм): высота тела — 26—37, ширина тела — 43—60, длина щупалец — 9—35, диаметр сократительной вакуоли — 7—9, длина стебелька — 6—15, размеры макронуклеуса — 5—7 × 17—28.

Гапантотип № 230 хранится в коллекциях отдела фауны и систематики беспозвоночных Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины.

Х о з я и н. *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758) — типовой хозяин.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан из пойменного озера на левом берегу р. Днепр в окрестностях г. Киев (типичное местонахождение). Также най-

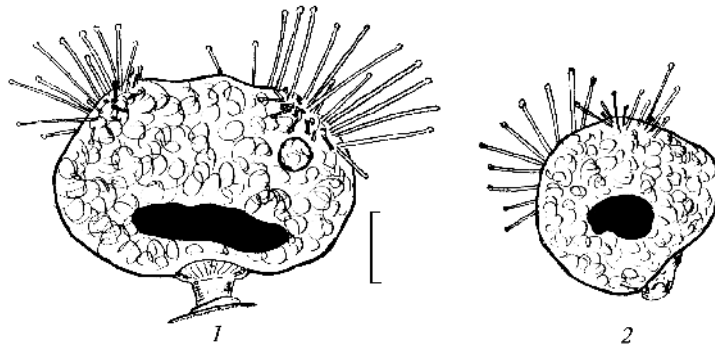


Рис. 107. *Tokophrya yastrebtsovi* Dovgal, 1993 (оригинал; масштаб 10 мкм):

1 — трофонт; 2 — ювенильный трофонт

Fig. 107. *Tokophrya yastrebtsovi* Dovgal, 1993 (original; scale bar 10 μm):

1 — trophont; 2 — juvenile trophont

ден нами на *Bithynia tentaculata* в старице р. Десна у с. Пирново Вышгородского р-на Киевской обл.; на *Bithynia* sp. в оз. Гулянское у с. Хабары Волынской обл., в р. Случь у с. Маринин Ровенской обл. и г. Новоград-Волынский Житомирской обл. (определение хозяев А.В. Корнюшина).

Вид морфологически близок к представителю эвагиногеней — *Discophrya cothurnata*, от которого отличается организацией щупальцевого аппарата с двумя полусферическими группами, формой макронуклеуса, наличием только одной сократительной вакуоли и чашевидного, продольно исчерченного расширения стебелька.

III. С Е М Е Й С Т В О CHOANOPHRYIDAE DOVGAL, 2002

Choanophryidae Dovgal, 2002b: 241; Янковский, 2007: 712; Lynn, 2008: 392.

Суктории с уникальными воронковидными щупальцами, специализированными для питания жидкими остатками пищи хозяев, лишенными внутренних микротрубочек аксонемы и способными втягиваться внутрь клетки.

Монотипическое семейство. Типовой род — *Choahophrya* Hartog, 1902 (обозначен нами, Dovgal, 2002b).

А.В. Янковский (2007) рассматривает род *Choanophrya* в составе токофриид и не принимает семейство Choanophryidae. Однако наличие щупалец уникального типа оказалось синапоморфией, на основании которой род выделен в отдельный кластер на нашей схеме филогенетических отношений (Dovgal, 2002b). Это послужило для нас основанием для объединения сукторий с воронковидными щупальцами в отдельное семейство, которое также принято в монографии Д. Линна (Lynn, 2008).

1. Р О Д CHOANOPHRYA HARTOG, 1902

Choanophrya Hartog, 1902: 373; Matthes et al., 1988: 40; Довгаль, 1996: 18; Aescht, 2001: 42; Dovgal, 2002b: 255; Янковский, 2007: 712; Lynn, 2008: 392.

Суктории с уникальными толстыми, подвижными, лишенными головки, воронковидными щупальцами. Макронуклеус сферический или эллипсоидный. Раковины нет. Комменсалы пресноводных ракообразных.

Типовой вид рода — *Podophrya infundibulifera* Hartog, 1880 (по монографии). В фауне Украины только типовой вид.

1. CHOANOPHRYA INFUNDIBULIFERA (HARTOG, 1880)

(рис. 108)

— *infundibulifera* Hartog, 1880: 41 (*Podophrya*); Hartog, 1902: 373 (*Choanophrya*); Matthes et al., 1988: 40; Довгаль, 1996: 18; Dovgal, 2002b: 255; *ferrum-equinum* Zenker, 1866: 340 (*Podophrya*) (non Ehrenberg, 1840); *crassipes* Ftic et Vavra, 1894: 44 (*Acineta*).

Суктории с дисковидным, иногда слабосплюсненным, несколько асимметричным телом. Щупальца толстые, способны складываться телескопически, с воронковидными дистальными расширениями. Макронуклеус сферический, центральный. Стебелек толстый, слегка изогнутый, погружен в особую камеру в основании клеточного тела, снабженную системой фибрилл. Почкование моноэндогеммией. Комменсал пресноводных циклопид.

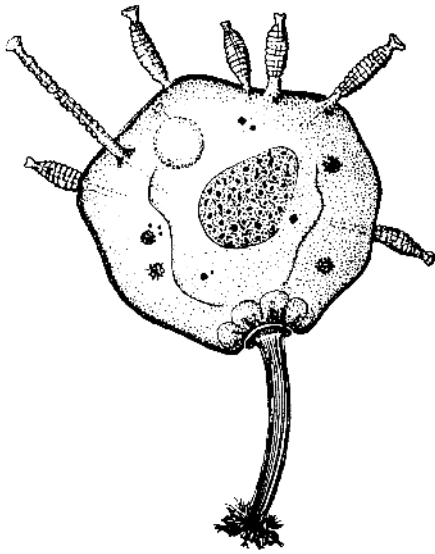


Рис. 108. *Choanophrya infundibulifera* (Hartog, 1880) (по М.А. Hartog, 1902)

Fig. 108. *Choanophrya infundibulifera* (Hartog, 1880) (after M.A. Hartog, 1902)

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 14—76, длина стебелька — 20—83, длина щупалец — 20—90, диаметр макронуклеуса — 8—23.

Х о з я е в а. *Macrocyclus fuscus*, *Cyclops albidus* (Jurine, 1820), *C. strenuus*, *C. viridis*, *Diaptomus* sp.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Редкий вид. Найден в пресных водоемах Франции, России, Германии.

Нами вид найден на *Macrocyclus fuscus* (определение Е.М. Кочиной) из ручья в Голосеевском парке в окрестностях г. Киев.

II. О Т Р Я Д Т R I C H O P H R Y I D A J A N K O W S K I , 1 9 7 8

Trichophryida Jankowski, 1978: 494; Довгаль, 1996: 19; Dovgal, 2002b: 255; Янковский, 2007: 705; Astrosomatida Jankowski, 1967a: 21; Marinectida Jankowski, 1981: 93; Pseudogemmida Jankowski, 1978: 494; Dendrosomatida Jankowski, 1978: 494; Dendrosomatina Jankowski, 1978: 494; Stylophryina Jankowski, 1978: 494; Solenophryina Jankowski, 1981: 114.

Безраковинные суктории или с мукозной раковиной, реже имеется тектиновая или комбинированная (тектиновая и мукозная) раковина. Тело овальное, треугольное или разветвленное, обычно латерально сплющенное. Макронуклеус округлый, лентовидный или разветвленный. Щупальца булавовидные, реже — палочковидные, как правило, собраны в пучки на актинофорах. Стебелек отсутствует. Прикрепление к субстрату осуществляется нижней поверхностью тела либо его базальными выростами, у паразитических форм — щупальцами. Планктонные формы или эктопаразиты. Почкование моно- или полиэндогеммией. Пресноводные и морские перифитонные и планктонные организмы, эктокомменсалы или эктопаразиты водных беспозвоночных.

Отряд Trichophryida выделен А.В. Янковским (1978), однако в своей обзорной публикации (Янковский, 2007) в таксонах, которые он не принимает в нашей системе сукторий (Dovgal, 2002b), указывается этот отряд. Возможно, это связано с тем, что, как утверждает А.В. Янковский (2007) в той же публикации, граница между трихофриидами и денросомидами нечеткая, между этими группами имеются переходные формы.

А.В. Янковский (1981) предложил объединить морских планктонных сукторий в отряд Marinectida Jankowski, 1981 с единственным семейством Marinectidae Jankowski, 1975. По нашему мнению, нет оснований для выделения отдельных таксонов только по образу жизни, без специфических морфологических особенностей. Исходя из этого название Marinectida было сведено в синонимы Trichophryida (Dovgal, 2002b).

Отряд Pseudogemmida Jankowski, 1978, объединяющий эктопаразитических эндогеммин, выделен А.В. Янковским (1978), который считал, что псевдогеммиды являются предковой группой для эндопаразитов — эндосфериид.

Однако по особенностям морфологии бродяжек псевдогеммиды ближе к трихофриям, чем к эндосферидам. В связи с этим эти суктории перемещены нами (Dovgal, 2002b) в состав отряда Trichophryida в ранге семейства Pseudogemmidae Jankowski, 1978. В нашей схеме филогенетических отношений сукторий (Dovgal, 2002b) формы с разветвленным телом выделились в отдельный кластер — семейство Dendrosomatidae Bütschli, 1889. А.В. Янковский (1978) предложил для таких сукторий отряд Dendrosomatida Jankowski, 1978 с 2 подотрядами: Dendrosomatina Jankowski, 1978 (с разветвленным телом) и Stylophryina Jankowski, 1978 (с группой актинофоров).

Однако, по нашему мнению, наличия только упомянутых признаков недостаточно для выделения таксонов высокого ранга, в связи с чем названия Dendrosomatida, Dendrosomatina и Stylophryina были синонимизированы с Trichophryida, название Stylophryidae Jankowski, 1978 — с Dendrosomatidae.

А.В. Янковский (1981) рассматривал род *Solenophrya* Claparede et Lachmann, 1858 в составе подкласса Evaginogenia Jankowski, 1975, так как полагал, что типовой вид рода *S. crassa* Claparede et Lachmann, 1858, авторы которого не дали описания макронуклеуса, — это старший синоним вида эвагиногеней-гелиофриид *Cyclophrya magna* Gönner, 1935 (с разветвленным макронуклеусом). Соответственно, этот автор предложил для семейства Heliophryidae Corliss, 1979 замещающее название Solenophryidae Jankowski, 1981, для предложенного ранее в этой же работе отряда Heliophryida Jankowski, 1981 название Solenophryina Jankowski, 1981 (ранг таксона под этим названием А.В. Янковский, видимо, ошибочно обозначил как подотряд).

Нами (Dovgal, 2002b) отмечено, что в работе Ф. Гольма (Holm, 1925) у *Solenophrya crassa* изображен овальный макронуклеус, не характерный для циклофрий. В связи с этим идентичность *S. crassa* и *Cyclophrya magna* пока не подтверждается. Соответственно, до установления способа бесполого размножения нет оснований для сближения соленофриид с гелиофриидами. Нами (Dovgal, 2002b) сохранена валидность названия Heliophryidae Corliss, 1979 с прежним видовым составом, а семейство Solenophryidae, которое по нашему определению объединяет бесстебельчатых раковинных сукторий, перемещено в состав Trichophryida.

Соответственно, название Solenophryina является младшим синонимом Trichophryida.

Таблица для определения семейств отряда Trichophryida

- 1 (4). Раковина отсутствует.
- 2 (3). Тело неразветвленное. Прикрепленные формы уплощенные, распластаны по субстрату, планктонные формы не сплющены I. Trichophryidae Fraipont.
- 3 (2). Тело разветвленное II. Dendrosomidae Fraipont.
- 4 (1). Имеется тектиновая или мукозная раковина.
- 5 (6). Раковина тектиновая. Эктопаразиты инфузорий. Прикрепление к телу хозяина с помощью единственного (реже — нескольких) щупальца III. Pseudogemmidae Jank.
- 6 (5). Раковина тектиновая, мукозная или комбинированная. Перифитонные и планктонные формы. Прикрепление к субстрату нижней поверхностью тела IV. Solenophryidae Jank.

I. С Е М Е Й С Т В О TRICHOFRHYIDAE FRAIPONT, 1878

Trichophryidae Fraipont, 1878c: 509; Довгаль, 1996: 19; Dovgal, 2002b: 255; Янковский, 1973в: 174; 2007: 718; Lynn, 2008: 394; Marinectidae Jankowski, 1975a: 27; Янковский, 1978: 494; 1981: 93; Actinobranchiidae Jankowski, 1975a: 27; Янковский, 1978: 494; 1981: 93; Staurophryidae Jankowski, 1978: 494; Caprinianidae Jankowski, 1975a: 27; Янковский, 1978: 494; 2007: 717.

Пресноводные и морские суктории, планктонные или прикрепляющиеся к субстрату нижней поверхностью тела, его базальным выростом либо специализированными щупальцами. Тело неразветвленное. Раковина отсутствует или имеется мукозная раковина. Щупальца булабовидные или палочковидные, собраны в пучки или ряды, иногда на актинофорах. Комменсалы и эктопаразиты водных беспозвоночных и позвоночных животных, часть форм — планктонные.

Типовой род — *Trichophrya* Claparede et Lachmann, 1859.

Как отмечалось, А.В. Янковский (1975а) предложил выделить морских планктонных сукторий-эндогеммин в отряд Marinectida с единственным семейством Marinectidae Jankowski, 1975. Это название было сведено нами в синонимы Trichophryida, семейство Marinectidae, соответственно, в синонимы Trichophryidae (Dovgal, 2002b).

Также А.В. Янковский (1975а) предложил для сукторий — паразитов рыб — особое семейство Caprinianidae Jankowski, 1975. Однако, по нашему мнению (Dovgal, 2002b), таких признаков, как наличие широкого базодиска и одного или двух пучков щупалец, которые А.В. Янковский указал в качестве диагноза семейства, недостаточно для выделения таксона такого уровня, и Caprinianidae было сведено нами в синонимы Trichophryidae.

Для сукторий, обитающих на туникатах и имеющих палочковидные либо булабовидные щупальца с уплощенной головкой, А.В. Янковский (1978) предложил семейство Actinobranchiidae Jankowski, 1978. Однако такие характеристики соответствуют диагнозу трихофриид и Actinobranchiidae сведено нами (Dovgal, 2002b) в синонимы Trichophryidae.

Для планктонных сукторий рода *Staurophrya* Zacharias, 1893, для которых характерно симметричное расположение актинофоров (звездообразное тело), А.В. Янковский (1978) предложил особое семейство Staurophryidae Jankowski, 1978. Эта характеристика не соответствует уровню семейства и Staurophryidae сведено нами (Dovgal, 2002b) в синонимы Trichophryidae.

Таблица для определения родов семейства Trichophryidae

- | | |
|--------|--|
| 1 (4). | Тело сплющенное или полусферическое, прикреплено к субстрату. |
| 2 (3). | Прикрепление к субстрату нижней поверхностью тела. Пресноводные перифитонные виды, эктопаразиты сидячих инфузорий 1. <i>Trichophrya</i> Clap., Lachm. |
| 3 (2). | Прикрепление к субстрату (жаберному эпителию) специализированными щупальцами, расположенными на латеральной поверхности тела. Эктопаразиты пресноводных рыб 2. <i>Capriniana</i> Strand. |
| 4 (1). | Тело несплющенное, радиально-симметричное. Щупальца собраны в пучки на актинофорах. Пресноводные планктонные инфузории 3. <i>Staurophrya</i> Zach. |

1. Р О Д *TRICHOPHRYA* CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859

Trichophrya Claparede et Lachmann, 1859: 386; Collin, 1912: 379; Kahl, 1934: 217; Matthes et al., 1988: 44; Довгаль, 1996: 19; Aescht, 2001: 166; Dovgal, 2002b: 255; Янковский, 2007: 718; Lynn, 2008: 394; *Gajewskajophrya* Matthes et al., 1988: 179; Янковский, 2007: 695; *Actinobanchium* Jankowski, 1967b: 35; *Testudinicola* Jankowski, 1978: 496; Янковский, 1981: 111; 2007: 722.

Суктории с уплощенным или полусферическим, распластанным по субстрату, асимметричным телом, с относительно короткими, полукруглыми неветвящимися краевыми выростами — актинофорами. Макронуклеус вытянутый, иногда слабоветвистый, реже — округлый. Микронуклеусы многочисленные.

Типовой вид рода — *Trichophrya epistylidis* Claparede et Lachmann, 1859 (по монотипии).

Для представителей рода характерна высокая степень изменчивости. В частности, форма макронуклеуса может отражать его развитие в процессе метаморфоза.

Как указывалось, для сукторий с туникат А.В. Янковский (1978) предложил семейство Actinobanchiidae Jankowski, 1978 с номинативным родом *Actinobanchium* Jankowski, 1967 (типовой вид — *Trichophrya salparum* Entz, 1884). Характеристики типового вида соответствуют диагнозу трихофрий, поэтому название *Actinobanchium* сведено нами (Dovgal, 2002b) в синонимы *Trichophrya*.

Новый род *Gajewskajophrya* Matthes, Guhl et Haider, 1988 с типовым видом *Sphaerophrya melosirae* Gajewskaja, 1933 из оз. Байкал предложен (Matthes et al., 1988) для бесстебельчатых сукторий со щупальцами, собранными в пучки, и размножением делением клетки надвое.

Однако на самом деле способ размножения типового вида не был описан (Curds, 1986), а по морфологии вид отнесен нами (Dovgal, 2002b) к роду *Trichophrya*. Соответственно, родовое название *Gajewskajophrya* также является синонимом *Trichophrya*.

Род *Testudinicola* Jankowski, 1978 выделен (Янковский, 1978) для сукторий с черепах, для которых характерно отсутствие стебелька и продольных ребер кортекса, имеющих у видов близкого рода *Anarma* Goodrich et Jahn, 1943. Типовой вид рода — *Anarma brevis* Goodrich et Jahn, 1943 (по монотипии). Однако типовой вид рода перемещен в состав рода *Trichophrya* (Matthes et al., 1988). Соответственно, *Testudinicola* является младшим синонимом *Trichophrya*.

Таблица для определения видов рода *Trichophrya*

- | | | |
|--------|--|--|
| 1 (2). | Тело уплощенное. Макронуклеус разветвленный. Щупальца собраны в 4—10 пучков на небольших актинофорах. Эктопаразиты пресноводных инфузорий, прикреплены к стебелькам хозяев | 1. <i>T. epistylidis</i> Clap., Lachm. |
| 2 (1). | Тело полусферическое, несколько асимметричное. Макронуклеус неразветвленный, лентовидный. Щупальца собраны в 1—2 пучка, актинофоров нет. Комменсалы пресноводных черепах | 2. <i>T. brevis</i> (Goodr., Jahn). |

1. *TRICHOPHYRYA EPISTYLIDIS* CLAPAREDE ET LACHMANN,
1859 (рис. 109)

— *epistylidis* Claparede et Lachmann, 1859: 386 (*Trichophrya*); Collin, 1912: 380; Matthes et al., 1988: 45; Довгаль, 1996: 19; Dovgal, 2002b: 256; Янковский, 2007: 718.

Тело уплощенное, неправильной формы, прикреплено к субстрату нижней поверхностью. Макронуклеус разветвленный. Щупальца собраны в 4—10 пучков на актинофорах. Эктопаразит пресноводных перитрих, отмечено поселение вида в перифитоне.

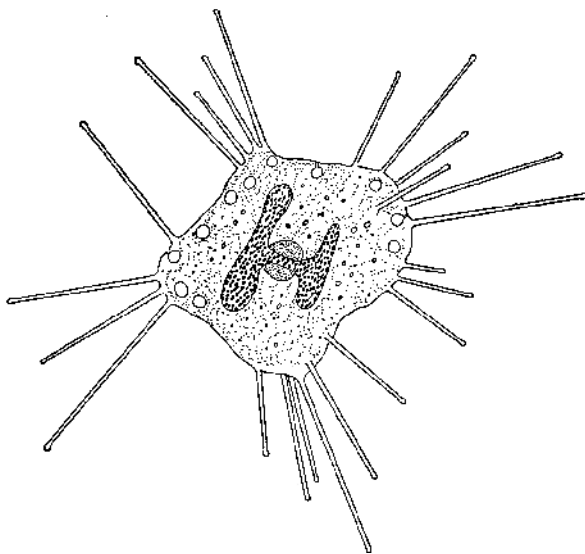


Рис. 109. *Trichophrya epistylidis* Claparede et Lachmann, 1859 (из R.R. Kudo, 1946)

Fig. 109. *Trichophrya epistylidis* Claparede et Lachmann, 1859 (from R.R. Kudo, 1946)

Размеры (мкм): ширина тела — 40—350, длина щупалец — до 200.

Хозяева. *Epistylis plicatilis*, *Zoothamnium alternans* Claparede et Lachmann, 1859.

Распространение. Вид описан из водоемов Франции.

В Украине найден Н.Н. Фадеевым (1929) в водоемах бассейна р. Северский Донец без указания хозяина или субстрата.

2. *TRICHOPHYRYA BREVIS* (GOODRICH ET JAHN, 1943)
(рис. 110)

— *brevis* Goodrich et Jahn, 1943: 248 (*Anarma*); Matthes et al., 1988: 55 (*Trichophrya*); Довгаль, 1996: 19; Dovgal, 2002b: 256; Янковский, 1978: 496 (*Testudinicola*); 1981: 111; 2007: 722.

Тело имеет форму неправильной полусферы. Щупальца собраны в 1—2 пучка. Актинифоры отсутствуют. Макронуклеус лентовидный. Размножение не наблюдалось. Вид обитает на водорослях с панциря пресноводных черепах.

Размеры (мкм): высота тела — 75, ширина тела — 125.

Распространение. Редкий вид. Описан с *Basicladia crassa* с черепах *Chrysemys picta bellii*, *C. scripta elegans* (Wied-Neuwied, 1839) и *Chelydra serpentina* в оз. Окободжии (шт. Айова, США) (типовое местонахождение).

В Украине найден нами на пластроне *Emys orbicularis* из р. Коломак у с. Верховлы Полтавской обл. (Довгаль, 1986).

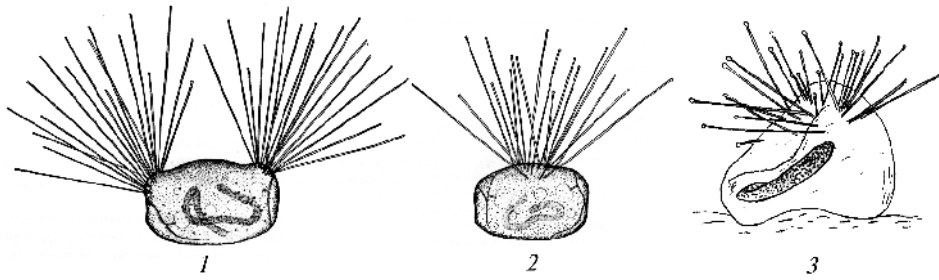


Рис. 110. *Trichophrya brevis* (Goodrich et Jahn, 1943):

1 — трофонт, вид спереди; 2 — трофонт, вид сбоку (по J.R. Goodrich, T.L. Jahn, 1943); 3 — трофонт с карапакса *Emis orbicularis* (оригинал; $\times 640$)

Fig. 110. *Trichophrya brevis* (Goodrich et Jahn, 1943):

1 — trophont, frontal view; 2 — trophont, lateral view (after J.R. Goodrich, T.L. Jahn, 1943); 3 — trophont from *Emis orbicularis* carapace (original; $\times 640$)

2. Р О Д *CAPRINIANA* STRAND, 1928

Capriniana Strand, 1928: 31; Янковский, 1973в: 30; 1981: 90; Aeschl, 2001: 37; Dovgal, 2002b: 219; Янковский, 2007: 717; Lynn, 2008: 395; *Caprinia* Mazzarelli, 1906: 205; *Phagobanchium* Jankowski, 1967b: 35; *Trichophrya* Довгаль, 1996: 19 (part.).

Суктории с овальным или вытянутым, грушевидным, слабоизогнутым телом. Щупальца булабовидные, утолщенные, сократимые (гофрированы при фиксации), собраны в один или несколько пучков. Также имеется группа специализированных укороченных щупалец с редуцированной аксонемой, с помощью которых осуществляется прикрепление к субстрату. Макронуклеус округлый, удлиненный. Микронуклеус один, локализован вблизи макронуклеуса. Размножение моноэндогеммией.

Типовой вид рода — *Caprinia aurantiaca* Mazzarelli, 1906, как младший синоним *Trichophrya piscium* Bütschli, 1889 (по монотипии).

А.В. Янковский (1967б) предложил для сукторий, паразитирующих на жабрах пресноводных рыб и не имеющих разветвленного (звездообразного) тела, новый род *Phagobanchium* Jankowski, 1967. Однако позднее (Янковский, 1981) этот автор установил, что для таких сукторий уже предложен отдельный род *Caprinia* Mazzarelli, 1906. А.В. Янковский (2007) также указал, что название *Phagobanchium* было опубликовано в тезисах и потому неважливо.

Также установлено (Strand, 1928), что родовое название *Caprinia* — младший омоним, и для рода было предложено замещающее название *Capriniana* Strand, 1928.

Ранее мы полагали, что морфологические особенности видов рода не выходят за рамки диагноза рода *Trichophrya*, и относили паразитов жабр пресноводных рыб к этому роду (Довгаль, 1996). Однако, как указывалось, эти суктории прикрепляются к жаберному эпителию рыб с помощью специализированных щупалец с редуцированной аксонемой (Batisse, 1994). Такая особенность является существенной характеристикой для рода, в связи с чем нами (Dovgal, 2002b) восстановлена валидность *Capriniana*.

1. *CAPRINIANA PISCIUM* (BÜTSCHLI, 1889) (рис. 111)

— *piscium* Bütschli, 1889: 1931, tab. LXXVIII, fig. 5 (*Trichophrya*); Collin, 1912: 380; Matthes et al., 1988: 50; Довгаль, 1996: 19; Янковский, 1981: 90 (*Capriniana*); Dovgal, 2002b: 256; *aurantiaca* Mazzarelli, 1906: 205 (*Caprinia*); Янковский, 1981: 90 (*Capriniana*) syn. n.; *catostomi* Heckmann, 1970: 3072 (*Trichophrya*) syn. n.; Янковский, 1981: 90 (*Capriniana*) syn. n.; *clarki* Heckmann, 1970: 3072 (*Trichophrya*) syn. n.; Янковский, 1981: 90 (*Capriniana*) syn. n.; *micropteri* Davis, 1942: 310 (*Trichophrya*); Янковский, 1981: 90 (*Capriniana*) syn. n.; *ictaluri* Davis, 1947: 21 (*Trichophrya*) syn. n.; Янковский, 1981: 90 (*Capriniana*) syn. n.; *intermedia* Prost, 1952: 380 (*Trichophrya*); Янковский, 1981: 90 (*Capriniana*) syn. n.; *sinensis* Chen, 1955: 150 (*Trichophrya*); Янковский, 1981: 90 (*Capriniana*) syn. n.; Янковский, 2007: 717 (*Capriniana*) syn. n.; *variformis* Li, 1985: 383 (*Trichophrya*) syn. n.; Dovgal, 2002b: 256 (*Capriniana*) syn. n.; Янковский, 2007: 717; *bivacuola* Li, 1993: 83 (*Trichophrya*) syn. n.; Dovgal, 2002b: 256 (*Capriniana*) syn. n.; Янковский, 2007: 717.

Суктории с телом неправильной формы, овальным или вытянутым, уплощенным, прикреплено к субстрату латеральной стороной. Щупальца дифференцированы на булавовидные, утолщенные с головкой (акроном) и специализированные прикрепительные, с редукцией аксонемы. Щупальца собраны в 1—3 пучка, часто имеется один латеральный пучок на стороне, противоположной субстрату. Актинофоров нет. Макронуклеус округлый, удлинненный. Микронуклеус один. Сократительная вакуоль обычно одна, расположена под верхним пучком щупалец, реже есть дополнительная, мелкая сократительная вакуоль. Бродяжка крупная, дисковидная с периферической цилиатурой в функционально задней части тела. Эктопаразит жабр пресноводных рыб.

Р а з м е р ы (мкм): длина тела — 40—112, ширина тела — 22—46, длина щупалец — 20—55, размеры макронуклеуса — 15—27 × 13—36.

Х о з я е в а: *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758), *Alosa* sp., *Leuciscus* sp., *Rutilus* sp., *Mylopharingodon* sp., *Ctenopharingodon* sp., *Abramis* sp., *Aristichthys* sp., *Hypophthalmichthys* sp., *Silurus* sp., *Ictalurus* sp., *I. punctatus* (Rafinesque, 1818), *Lucioperca* sp., *Perca* sp., *Micropterus* sp., *Salmo mykiss* (Walbaum, 1792), *S. salar* Linnaeus, 1758, *S. trutta* Linnaeus, 1758, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792), *Esox lucius* (Linnaeus, 1758), *Coregonus cylindraceus quadrilateralis* Richardson, 1823, *C. nasus* (Pallas, 1776), *C. lavaretus* (Linnaeus, 1758), *C. albula* (Linnaeus, 1758), *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758), *S. leucomaenis* (Pallas, 1814), *S. lepechini* (Gmelin, 1789), *Barbus capito* (Güldenstaedt, 1772), *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758), *Chondrostoma cyri* Kessler, 1877, *Thymallus thymallus* (Linnaeus,

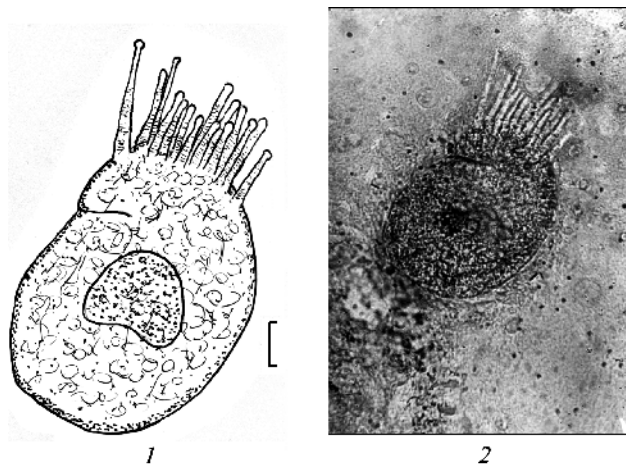


Рис. 111. *Capriniana piscium* (Bütschli, 1889) (оригинал): 1 — трофонт с жабр *Perca fluviatilis* (масштаб 10 мкм); 2 — трофонт в мазке с жабр *Perca fluviatilis* (×640)

Fig. 111. *Capriniana piscium* (Bütschli, 1889) (original): 1 — trophont from gill of *Perca fluviatilis* (scale bar 10 μm); 2 — trophont in smear of *Perca fluviatilis* gill (×640)

1758), *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758), *Lota lota* (Linnaeus, 1758), *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758), *Megalobrama amblycephala* (Yih, 1955).

О. Бючли (Bütschli, 1889) не дал точного диагноза вида, только в комментариях к роду *Trichophrya* указал, что вид сукторий с одним пучком щупалец найден Н. Либеркюном (N. Lieberkühn, без ссылки на публикацию) на жабрах некоторых пресноводных рыб, а в подписи к рисунку на табл. 78 привел видовое название «*Trichophrya* (?) *piscium* n. sp.».

Возможно, в связи со скудной информацией в первоописании этот полиморфный вид неоднократно описывался под разными названиями. В зависимости от морфологии жабр хозяев разных видов у *Capriniana piscium* могут варьировать форма тела, расположение и количество пучков щупалец, число сократительных вакуолей.

Эти названия А.В. Янковский (1981) указывает в качестве валидных, а в другой работе (Янковский, 2007) отмечает, что приведение формального списка видовых названий не означает их валидности. Два из таких названий — *Capriniana variformis* и *C. bivacuola* — представлены как валидные в нашей работе (Dovgal, 2002b).

По нашему мнению, отмеченные некоторыми авторами морфологические отличия являются проявлениями внутривидовой изменчивости, во многих случаях авторы описаний больше опирались на предполагаемую гостальную специфичность этой суктории, чем на морфологию, в большинстве их работ не упоминаются более старые описания вида, в том числе первоописание О. Бючли (Bütschli, 1889).

В связи с этим *Caprinia aurantiaca* Mazzarelli, 1906 syn. n., *Trichophrya catostomi* Heckmann, 1970 syn. n., *T. clarki* Heckmann, 1970 syn. n., *T. micropteri* Davis, 1942 syn. n., *T. ictaluri* Davis, 1947 syn. n., *T. intermedia* Prost, 1952 syn. n., *T. sinensis* Chen, 1955 syn. n., *T. variformis* Li, 1985, *T. bivacuola* Li, 1993, *Capriniana aurantiaca* sensu Янковский, 2007 syn. n., *C. catostomi* sensu Янковский, 2007 syn. n., *C. clarki* sensu Янковский, 2007 syn. n., *C. micropteri* sensu Янковский, 2007 syn. n., *C. ictaluri* sensu Янковский, 2007 syn. n., *C. intermedia* sensu Янковский, 2007 syn. n., *C. sinensis* sensu Янковский, 2007 syn. n., *C. variformis* sensu Dovgal, 2002b syn. n., *C. bivacuola* sensu Dovgal, 2002b syn. n. считаются нами младшими синонимами *C. piscium*.

Как указывает А.В. Янковский (2007), видовое название *Trichophrya salvelinus* Davis, 1942 (и, соответственно, *Capriniana salvelinus* sensu Янковский, 2007) Г. Девис (Davis, 1942) какому-либо виду не присваивал. Опубликование данного названия не сопровождалось диагнозом или изображением вида, поэтому оно, согласно положению Международного кодекса зоологической номенклатуры (Международный..., 2000), является непригодным.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный пресноводный вид. Отмечен в водоемах Европы, Азии, Северной Америки.

В Украине найден на *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758), *Perca fluviatilis* и *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) в Запорожском водохранилище (Анцыш-кина, 1975); на *Stenopharingodon idella* и *Hypophthalmichthys molitrix* (Richardson, 1845) в прудовых хозяйствах Львовской обл. (Кулаковская, Ивасик, 1967; Ивасик и др., 1969); на *P. fluviatilis* и *Stizostedion lucioperca* в Кременчугском водохранилище (Комарова, 1972, 1978, 1982); на *Rutilus rutilus* в бассейне Среднего Днепра (Костенко, 1967), а также без указания хозяев в р. Днепр (Исков, 1978), в водохранилище Приднепровской ГРЭС Днепропетровской обл. (Калюга, 1981), в Кременчугском водохранилище (Комарова, Костенко,

1975; Комарова, 1976), в бассейне Среднего Днепра (Костенко, 1969), в пресных водоемах Крыма (Мирошниченко, 1978) и в водоемах западных областей Украины (Ivasik, Kulakovskaja, 1967).

Нами найден на жабрах *Perca fluviatilis* в Киевском водохранилище.

3. Р О Д *STAUROPHRYA* ZACHARIAS, 1893

Staurophrya Zacharias, 1893: 18; Collin, 1912: 382; Matthes et al., 1988: 43; Довгаль, 1996: 20; Aescht, 2001: 152; Dovgal, 2002b: 256; Янковский, 2007: 720; Lynn, 2008: 394.

Планктонные суктории с симметричным сферическим телом. Булавовидные щупальца собраны в пучки, расположенные на полусферических актинофорах.

Типовой вид рода — *Staurophrya elegans* Zacharias, 1893 (по монотипии).

1. *STAUROPHRYA ELEGANS* ZACHARIAS, 1893

(рис. 112)

— *elegans* Zacharias, 1893: 18 (*Staurophrya*); Collin, 1912: 382; Matthes et al., 1988: 43; Довгаль, 1996: 20; Dovgal, 2002b: 256; Янковский, 2007: 720.

Суктории с симметричным телом. Щупальца длинные, собраны по 12—30 в пучки на шести полусферических актинофорах. Макронуклеус сферический. Сократительных вакуолей 1—2. Имеется стадия «парашюто-видной» или «шляпообразной» планктонной цисты с мелкими продольными ребрами. Пресноводные планктонные формы, обитатели олиготрофных озер.

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 60—65, длина щупалец — до 300, длина бродяжки — до 50.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан из озера в Германии, найден в водоемах Австрии, Германии, Швейцарии, в пещерном озере в Италии (Stella, Salvadog, 1953), в водоемах Балканского и Скандинавского п-ов, р. Волга и Рыбинском водохранилище (Россия) (Foissner et al., 1999), в США (Янковский, 2007).

В Украине найден в пруду г. Янов (сейчас пгт Ивано-Франково) Львовской обл. (Faszynski, 1910) и в бассейне р. Дунай (Полищук, Гарасевич, 1986).

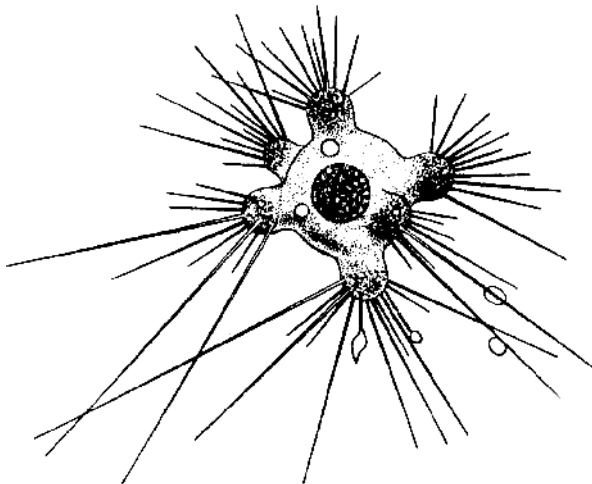


Рис. 112. *Staurophrya elegans* Zacharias, 1893 (по O. Zacharias, 1893)

Fig. 112. *Staurophrya elegans* Zacharias, 1893 (after O. Zacharias, 1893)

II. С Е М Е Й С Т В О DENDROSOMIDAE FRAIPONT, 1878

Dendrosomidés Fraipont, 1878c: 509; Dendrosomidae Collin, 1912: 379; Kahl, 1934: 217; Dovgal, 2002b: 257; Янковский, 2007: 719; Dendrosomina Bütschli, 1889: 1931; Dendrosomatidae Bick, 1972: 37; Янковский, 1973b: 174; Batisse, 1975b: 2123; Stylophryidae Jankowski, 1975a: 27; Янковский, 1978: 494.

Щупальцевые инфузории с разветвленным телом. Щупальца булавовидные, расположены группами или в пучках по всей поверхности тела либо по его выростам. Прикрепление к субстрату осуществляется нижней поверхностью тела или его базальным выростом. Макронуклеус разветвленный либо сферический. Пресноводные или солоноватоводные, перифитонные и планктонные виды или комменсалы беспозвоночных.

Типовой род — *Dendrosoma* Ehrenberg, 1838.

Сукторий с такими признаками впервые предложил выделить в отдельное семейство Ж. Фрайпон (Fraipont, 1878c), который использовал французские написания названий надродовых таксонов, в частности Dendrosomidés.

А.В. Янковский (2007) упоминает название семейства Dendrosomidae, указывая, что его граница с семейством Trichophryidae нечеткая. По мнению этого автора, семейства отличаются в основном морфологией актинофоров. У трихофриид актинофоры неразветвленные, у дендросомид разветвленные.

По нашему мнению, дендросомиды отличаются от трихофриид тем, что у них разветвленное клеточное тело, что сопровождается ветвлением макронуклеуса. Следует указать, что в диагнозе семейства А.В. Янковский (2007) также отмечает наличие ветвления не только актинофоров, но и тела.

У дендросомид ветвление отростков тела может проявляться в пределах внутривидовой изменчивости, т. е. признак непригоден для идентификации видов.

1. Р О Д *DENDROSOMA* EHRENBURG, 1838

Dendrosoma Ehrenberg, 1838: 152; Claparede, Lachmann, 1859: 80; Collin, 1912: 383; Matthes et al., 1988: 57; Довгаль, 1996: 19; Aescht, 2001: 57; Dovgal, 2002b: 258; Lynn, 2008: 393; *Lernaeophrya* Perez, 1903: 98; *Baikalophrya* Swarczewsky, 1928: 355; *Baikalodendron* Swarczewsky, 1928: 367.

Тело трофонта разветвленное, распластано по субстрату. Пучки щупалец расположены на актинофорах. Макронуклеус разветвленный. В зависимости от типа субстрата форма тела изменяется от распластанной по субстрату, со слабо поднятыми актинофорами (на плоских поверхностях, например стеклах обрастания) до сложноразветвленной, с высоко поднятыми актинофорами (на конечностях хозяев-носителей). Почкование полиэндогеммией.

Типовой вид рода — *Dendrosoma radians* Ehrenberg, 1838 (по монотипии).

От солоноватоводных гидроидов описана суктория (Perez, 1903) с разветвленным телом, отнесенная к новому роду и виду *Lernaeophrya capitata* Perez, 1903. Характерным признаком рода является наличие у его представителей многочисленных коротких актинофоров. Однако у типового вида рода *Dendrosoma* также могут быть актинофоры разной длины, поэтому длина актинофоров не является родовым признаком. Количество же актинофоров — это видовой признак. Исходя из этого название *Lernaeophrya* Perez, 1903 сведено нами (Dovgal, 2002b) в синонимы *Dendrosoma*.

Род *Baikalophrya* Swarczewsky, 1928 предложен Б. Сварчевским (Swarczewsky, 1928a) для байкальских денросомид с уплощенным, распластным по субстрату телом, по периферии которого расположены несколько актино-

форов, несущих щупальца. Типовой вид рода — *Baikalophrya acanthogammari* Swarczewsky, 1928.

Следует отметить, что виды рода очень близки к типовому виду рода *Dendrosoma*, которому присуща высокая степень изменчивости, связанная с типом и конфигурацией субстрата. Соответственно, такие формы являются проявлением индивидуальной изменчивости. Родовое название *Baikalophrya* сведено в синонимы *Dendrosoma* (Dovgal, 2002b).

Характерной особенностью рода *Baikalodendron* Swarczewsky, 1928 его автор (Swarzewsky, 1928a) считает наличие высоких разветвленных выростов тела — актинофоров. По мнению Б. Сварчевского, эта особенность сближает его род с родом *Dendrosoma* Ehrenberg, 1838, у представителей которого, как он полагает, тоже высокие актинофоры. Типовой вид рода — *Baikalodendron augustatum* Swarczewsky, 1928 (по монотипии).

Однако Б. Сварчевский не учитывал, что у дендросом имеются как разветвленные, так и неразветвленные актинофоры. Такие формы неоднократно отмечались в наших материалах. Следовательно, подобные различия, по-видимому, представляют собой случай внутривидовой изменчивости. На этом основании название *Baikalodendron* сведено нами (Dovgal, 2002b) в синонимы *Dendrosoma*, а название *B. augustatum* — в синонимы *D. radians*.

В фауне Украины найден только типовой вид.

1. *DENDROSOMA RADIANS* EHRENBURG, 1838 (рис. 113)

— *radians* Ehrenberg, 1838: 316 (*Dendrosoma*); Claparede, Lachmann, 1859: 68; Collin, 1912: 384; Matthes et al., 1988: 57; Довгаль, 1996: 20; Dovgal, 2002b: 258; *astaci* Stein, 1859: 93 (*Dendrosoma*); Matthes et al., 1988: 47 (*Trichophrya*); *gammari* Penard, 1920: 190 (*Dendrosoma*); Янковский, 1981: 85 (*Baikalophrya*).

Суктории с распластаным по субстрату, разветвленным телом, с несколькими (до 10) актинофорами, обычно поднятыми вверх от субстрата. У полностью развитых трофонтов актинофоры могут ветвиться. На актинофорах часто имеется мукозный слой с прилипшими частицами детрита. Макронуклеус

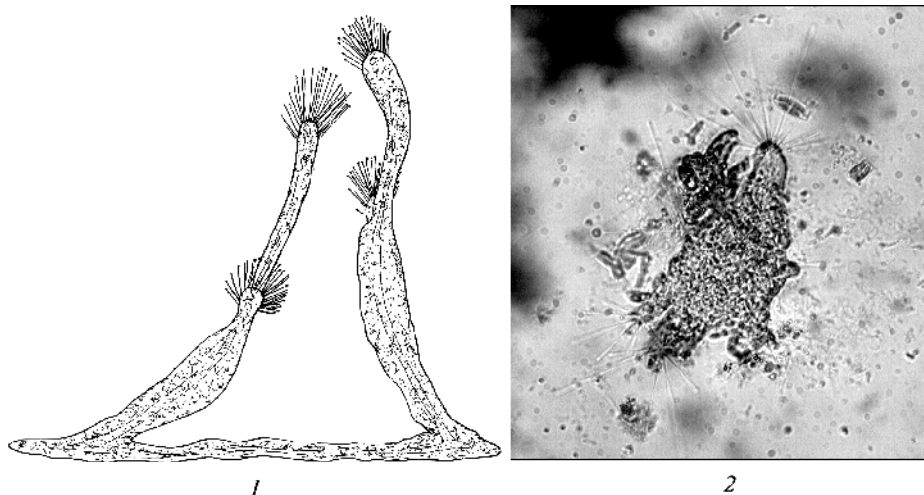


Рис. 113. *Dendrosoma radians* Ehrenberg, 1838 (оригинал; $\times 640$):
1 — экземпляр с ноги личинки стрекозы; 2 — ювенильный трофонт со стекла обростания

Fig. 113. *Dendrosoma radians* Ehrenberg, 1838 (original; $\times 640$):
1 — individual from the leg of dragonfly larva; 2 — juvenile trophont from the glass slide

разветвленный, его ветви могут заходить внутрь актинофоров. Почкование полиэндогеммией. Пресноводный перифитонный вид, неспецифичный комменсал водных ракообразных и насекомых.

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 150—2000 (до 5000, по литературным данным), длина актинофоров — 30—140, длина щупалец — 10—30.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный вид. Найден в водоемах Европы (Франция, Германия, Швейцария, Великобритания, Россия) и Северной Америки (США).

В Украине найден в бассейне р. Северский Донец (Фадеев, 1929; Кравченко, 1969).

Нами в Украине найден на стеклах обрастания в р. Десна у с. Пирново Вышгородского р-на Киевской обл., в р. Днепр и пруду в Феофании в окрестностях г. Киев, в р. Горынь у с. Деражное Ровенской обл.; на *Aphelocheirus aestivalis* в р. Псел у с. Каменное Сумской обл.; на *Ranatra linearis* в оз. Любязь у с. Любязь Волынской обл.; на *Asellus aquaticus* в р. Турья у с. Доротище Волынской обл.; на ногах личинок *Agrion* sp. в р. Припять у с. Большие Сороки Киевской обл.; на *Gammarus lacustris* Sars, 1863 в озере в пойме р. Северский Донец у с. Морозовка Харьковской обл.; на *Dikerogammarus villosus* в р. Днестр у с. Летяче.

III. С Е М Е Й С Т В О PSEUDOGEEMMIDAE JANKOWSKI, 1978

Pseudogemmidae Jankowski, 1978: 494; Янковский, 1981: 97; Довгаль, 1996: 13; Dovgal, 2002b: 259; Янковский, 2007: 714; Lynn, 2008: 393.

Суктории с палочковидными щупальцами. Раковина тектиновая, тонкая. Прикрепление к субстрату (телу хозяина) осуществляется с помощью одного или нескольких щупалец, лишенных гаптоцист. Макронуклеус сферический или эллипсоидный. Почкование моноэндогеммией. Эктопаразиты морских и пресноводных инфузорий (сукторий и фолликулин). Типовой род — *Pseudogemma* Collin, 1909. В фауне Украины найдены представители только типового рода.

Впервые название семейства *Pseudogemmidae* использовал А.В. Янковский (1973в), но без диагноза и каких-либо комментариев. В связи с этим датой опубликования названия лучше принять 1978 г.

1. Р О Д PSEUDOGEEMMA COLLIN, 1909

Pseudogemma Collin, 1909a: 36; 1912: 360; Kahl, 1934: 216; Янковский, 1981: 97; Matthes et al., 1988: 81; Довгаль, 1996: 13; Aescht, 2001: 136; Dovgal, 2002b: 259; Янковский, 2007: 714; Lynn, 2008: 393; *Urnulla* Kormos, Kormos 1958: 165.

Суктории с веретенообразным, сферическим или мешковидным телом, с тонкой раковиной, плотно прилегающей к телу. Щупальце одиночное, короткое, палочковидное, с его помощью осуществляется прикрепление к субстрату (кутикуле хозяев) и питание. Стебелек отсутствует. Эктопаразиты инфузорий, отмечен патогенез — высокая интенсивность инвазии приводит к прекращению питания и гибели хозяина.

Типовой вид рода — *Pseudogemma fraiponti* Collin, 1909 (по монотипии).

В диагнозе рода (Collin, 1912; Kahl, 1934) указано, что питание осуществляется стебельком (авторы не видели аксонему щупальца). Это ошибочное утверждение.

Таблица для определения видов рода *Pseudogemma*

- 1 (2). В клеточное тело хозяина погружено только щупальце 1. *P. pachystyla* Collin.
 2 (1). В клеточное тело хозяина погружено от 1/2 до 2/3 тела 2. *P. keppeni* Collin.

1. *PSEUDOGEEMMA PACHYSTYLA* COLLIN, 1912 (рис. 114)

— *pachystyla* Collin, 1912: 13 (*Pseudogemma*); Kahl, 1934: 216; Matthes et al., 1988: 81; Довгаль, 1996: 14; Dovgal, 2002b: 259; *tuberosa* Кеппен 1888a: 48 (*Acineta*) (part.).

Раковина неплотно прилегает к телу. Щупальце толстое, обычно полностью погружено в клеточное тело хозяина. Трофонт локализован на апикальной поверхности тела хозяина возле устья раковины. Эктопаразит сукторий.

Размеры (мкм): высота тела — 20—30, ширина тела — 12—25, длина щупальца — 2,0—3,5, размер бродяжки — 15 × 9.

Хозяева. *Acineta tuberosa* — типовой хозяин, *Acinetides gruberi*.

Распространение. Редкий вид. Впервые отмечен Н.А. Кеппеном (1888a) в Черном море вблизи г. Одесса как «эмбрион *Acineta tuberosa*». Также этот автор приводит рисунок псевдогеммы с внутренним почкованием, указывая, что это «образование внутренних почек у неопределенного вида ацинет» (Кеппен, 1888a, с. 79). Вид ацинет впоследствии определен нами (Довгаль, 1996) как *Acinetides gruberi*.

По материалам из окрестностей г. Сет (Франция) (типичное местонахождение) *Pseudogemma pachystyla* описан Б. Колла (Collin, 1912) как самостоятельный вид сукторий.

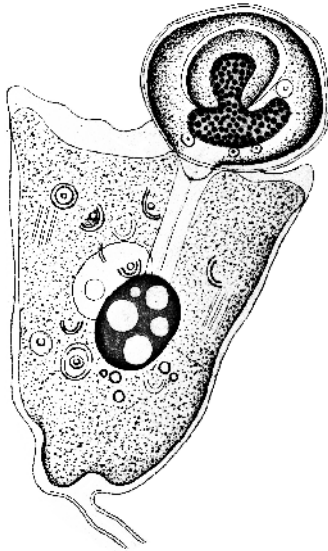


Рис. 114. *Pseudogemma pachystyla* Collin, 1912 на *Acinetides gruberi* Curds, 1985 (по Н.А. Кеппен, 1888a)

Fig. 114. *Pseudogemma pachystyla* Collin, 1912 at *Acinetides gruberi* Curds, 1985 (after Н.А. Кеппен, 1888a)

2. *PSEUDOGEEMMA KEPPENI* COLLIN, 1912 (рис. 115)

— *keppeni* Collin, 1912: 362 (*Pseudogemma*); Kahl, 1934: 216; Довгаль, 1996: 13; Dovgal, 2002b: 259.

Суктории с асимметричным телом, которое расположено на апикальной поверхности тела хозяина и погружено в него до 1/2 или на 2/3. Морфология щупальца и размножение не изучены. Размеры неизвестны. Эктопаразит сукторий-ацинетид.

Хозяин. *Acineta compressa* — типовой хозяин.

Распространение. Вид описан Б. Колла (Collin, 1912) по рисунку Н.А. Кеппена (1888a), в работе которого не указано точное местонахождение. Н.А. Кеппен считал этого паразита «эмбрионом *Acineta pappilifera*», сейчас вид известен как *A. compressa*, которую этот автор наблюдал в Черном море вблизи г. Одесса и в р. Днепр у г. Киев. Редкий вид, после Н.А. Кеппена найден и повторно изучен не был.

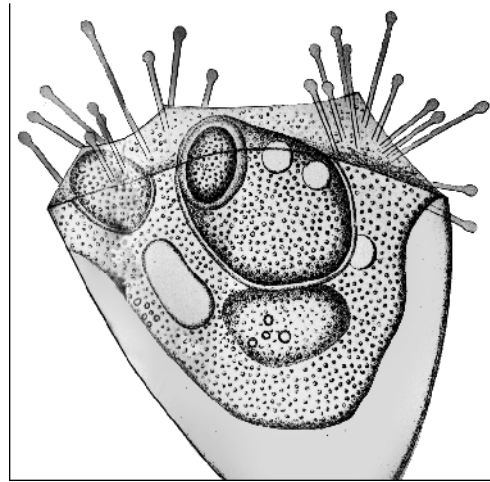


Рис. 115. *Pseudogemma keppeni* Collin, 1912 на *Acineta compressa* (по Н.А. Кеппен, 1888а)

Fig. 115. *Pseudogemma keppeni* Collin, 1912 at *Acineta compressa* (after Н.А. Кеппен, 1888а)

IV. СЕМЕЙСТВО SOLENOPHRYIDAE JANKOWSKI, 1981

Solenophryidae Jankowski, 1981: 114; Dovgal, 2002b: 258; Lynn, 2008: 393; *Mucophryidae* Jankowski, 1978: 494.

Суктории, лишенные стебелька, с тектиновой, мукозной или комбинированной раковиной. Прикрепление к субстрату осуществляется нижней поверхностью тела. Щупальца булавовидные. Макронуклеус округлый. Перифитонные и планктонные пресноводные и солоноватоводные формы. Типовой род — *Solenophrya* Claparede et Lachmann, 1859.

А.В. Янковский (1978) предложил объединить планктонных сукторий с массивной мукозной раковиной (гелиотекой) в особое семейство. По нашему мнению, одного этого признака недостаточно для выделения таксона высшего ранга. Название соответствующего семейства — *Mucophryidae* Jankowski, 1978 — сведено нами (Dovgal, 2002b) в синонимы *Solenophryidae*.

В фауне Украины найден представитель только типового рода.

1. РОД *SOLENOPHRYA* CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859

Solenophrya Claparede et Lachmann, 1859: 389; Collin, 1912: 356; Matthes et al., 1988: 81; Aesch, 2001: 148; Dovgal, 2002b: 259; Lynn, 2008: 394; *Cyclophrya* Янковский, 1981: 114.

Суктории с полусферическим, округлым или мешковидным телом. Стебелек отсутствует, прикрепление к субстрату осуществляется нижней поверхностью тела. Имеется тектиновая, мукозная или чаще комбинированная раковина. Щупальца булавовидные, обычно собраны в пучки или равномерно распределены по поверхности тела.

Типовой вид рода — *Solenophrya crassa* Claparede et Lachmann, 1859 (по монотипии). В фауне Украины найден только типовой вид.

1. *SOLENOPHRYA CRASSA* CLAPAREDE ET LACHMANN, 1859 (рис. 116)

— *crassa* Claparede et Lachmann, 1859: 389 (*Solenophrya*); Collin, 1912: 356; Matthes et al., 1988: 82; Dovgal, 2002b: 259; *magna* Янковский, 1981: 114 (*Cyclophrya*).

Суктории с широким, уплощенным, овальным телом, расположенным на дне широкой, невысокой раковины. Щупальца булавовидные, собраны в несколько пучков. Стебелек отсутствует, прикрепление к субстрату осуществ-

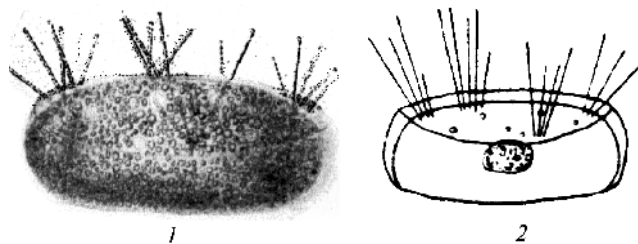


Рис. 116. *Solenophrya crassa* Claparede et Lachmann, 1859:
1 — по E. Claparede, J. Lachmann, 1859; 2 — по F. Holm, 1925

Fig. 116. *Solenophrya crassa* Claparede et Lachmann, 1859:
1 — after E. Claparede, J. Lachmann, 1859; 2 — after F. Holm, 1925

вляется нижней поверхностью тела. Макронуклеус округлый (Holm, 1925). Пресноводный перифитонный вид.

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела — 160.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан с ряски (*Lemna minor*) из пруда в г. Берлин (Германия) (типовое местонахождение). Отмечен в пресных водоемах Германии и Швейцарии.

В Украине найден в Хаджибейском и Куяльницком лиманах Одесской обл. (Бучинский, 1895, 1897) и в окрестностях г. Киев (Добровлянский, 1914).

III. О Т Р Я Д ENDOSPHERIIDA JANKOWSKI, 1978

Endosphaeriida Jankowski, 1978: 494; Довгаль, 1996: 15; Dovgal, 2002b: 259.

Инфузории, лишённые щупалец, стебелька и раковины. Тело обычно сферическое, реже — мешковидное. Питание — через поверхность тела, вероятно, пиноцитозом. Размножение моно- и полиэндогеммией. Бродяжки сферические или эллипсоидные, с небольшим количеством (2—3) поперечных кинет и перфораториумом (органеллой прикрепления и проникновения в тело хозяина). Сократительных вакуолей 1—2. Пресноводные и морские эндопаразиты инфузорий и турбеллярий.

I. С Е М Е Й С Т В О ENDOSPHERIIDAE JANKOWSKI, 1978

Endosphaeriidae Jankowski, 1978: 494; Довгаль, 1996: 15; Dovgal, 2002b: 259; Янковский, 2007: 715; Lynn, 2008: 393.

С признаками отряда. Типовой род — *Endosphaera* Engelmann, 1876.

Впервые название семейства упомянуто в статье А.В. Янковского (1973в), но без диагноза и комментария.

1. Р О Д ENDOSPHERA ENGELMANN, 1876

Endosphaera Engelmann, 1876: 601; Collin, 1912: 363; Kahl, 1934: 216; Matthes et al., 1988: 62; Довгаль, 1996: 20; Aescht, 2001: 66; Dovgal, 2002b: 259; Янковский, 2007: 715; Lynn, 2008: 393.

Суктории со сферическим или мешковидным телом. Щупальца отсутствуют. Макронуклеус центральный, сферический. Почкование моноэндогеммией. Бродяжки в виде укороченного цилиндра с 2—3 поперечными реснич-

ными кинетами и перфораториумом разной степени развития (см. рис. 4, 7). Внутриклеточные паразиты инфузорий. Типовой вид рода — *Endosphaera engelmanni* Entz, 1896 (указан нами, Dovgal, 2002b).

Видовые различия у трофонтов эндосфер слабо выражены, следует обращать внимание на способ почкования (одиночное или множественное), количество сократительных вакуолей у трофонтов, морфологию цилиатуры и перфораториума у бродяжек.

А.В. Янковский (2007) указывает, что род описан по виду, которому Х. Энгельманн (Engelmann, 1876) не дал научного названия, несмотря на это название *Endosphaera* признается валидным. Следует отметить, что это соответствует ст. 67.2.2 Международного кодекса зоологической номенклатуры (Международный..., 2000), так как описанный позже типовой вид *E. engelmanni* является первым определенно включенным в состав рода *Endosphaera*, а род был установлен до 1931 г.

А.В. Янковский (1981) предложил для эндосфериид с множественным почкованием новый род — *Parendosphaera* Jankowski, 1981 — с типовым видом *E. multifilis* Gönner, 1935, паразитирующем в сукториях-трихофриидах и дендросомидах. В обзорной работе этого автора (Янковский, 2007) статус рода понижен до ранга подрода рода *Endosphaera*. Однако род *Parendosphaera* не принимается нами (Dovgal, 2002b).

1. *ENDOSPHERA ENGELMANNI* ENTZ, 1896 (рис. 117)

— *engelmanni* Entz, 1896: 71 (*Endosphaera*); Collin, 1912: 13; Kahl, 1934: 216; Matthes et al., 1988: 62; Довгаль, 1996: 20; Dovgal, 2002b: 259; Янковский, 2007: 715.

Суктории, лишенные щупалец, со сферическим телом и центральным округлым макронуклеусом. Почкование моноэндогеммией. Сократительная вакуоль одна. Бродяжка в виде короткого цилиндра с закругленными основаниями, почти сферическая, симметричная, с тремя экваториальными кинетами и слабо развитым перфораториумом. Паразит перитрих, по-видимому, непатогенный.

Р а з м е р ы (мкм): диаметр тела трофонта — 44—54.

Х о з я е в а. *Vorticella microstoma* Ehrenberg, 1830 — типовой хозяин; *Trichodina pediculus* (Müller, 1786), *T. labrorum* Chatton, 1910, *T. sphaeroidesi* Padnos et Nigrelli, 1942, *T. halli* Padnos et Nigrelli, 1942, *T. multidentis* Laird, 1953, *T. myicola* Uzman et Stickney, 1954, *Semitrichodina meridionalis* (Dogiel, 1940), *Opisthonecta henneguyi* Faure-Fremiet, 1906, *Zoothamnium arbuscula* Ehrenberg, 1839, *Vorticella* sp., *Tokophrya quadripartita*, *Opercularia protecta* Penard, 1921.

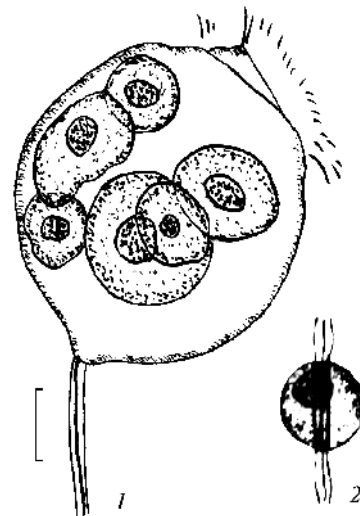


Рис. 117. *Endosphaera engelmanni* Entz, 1896:

1 — шесть трофонтов в *Vorticella* sp. (оригинал; масштаб 10 мкм); 2 — бродяжка (из R.R. Kudo, 1946)

Fig. 117. *Endosphaera engelmanni* Entz, 1896:

1 — six specimens within the *Vorticella* sp. cell (original; scale bar 10 μm); 2 — swarmer (from R.R. Kudo, 1946)

В Украине, возможно, типовой вид рода найден Н.А. Кеппеном (1888б) в *Tokophrya quadripartita* без указания места находки и определения вида. У Н.А. Кеппена кратко описаны трофонты и бродяжки эндосфер. У трофонтонтов этот автор отмечал наличие одной сократительной вакуоли, у бродяжек не наблюдал перфораториума, что соответствует диагнозу *Endosphaera engelmanni*. Однако, по мнению А.В. Янковского (2007), в сукториях паразитирует другой вид эндосфер.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нами вид найден в Украине в клетках *Vorticella* sp. в р. Южный Буг у с. Селище Винницкой обл., в пойменном озере на левом берегу р. Псел возле устья р. Ольшанка, в р. Днепр в окрестностях г. Киев, в реке у с. Городец Житомирской обл., во временном водоеме на правом берегу р. Сейм у с. Устье Черниговской обл., в *Opercularia protecta* в пруду Феофании в окрестностях г. Киев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекперов И.Х., Манаров А.А.* Модифицированный метод импрегнации и его преимущества // Зоол. журн. — 1995. — **74**, вып. 2. — С. 139—143.
- Андрусова Ю.И. (Andrusova Yu.I.)* Об инфузориях Керченской бухты // Тр. СПб о-ва естествоиспытателей. — 1886. — **17**, № 1. — С. 236—259.
- Анохин Ю.Л.* Экологические особенности симбионтов планктонных ракообразных // Гидробиологические исследования на Украине в XI пятилетке: Тез. докл. пятой конф. Укр. филиала Всесоюз. гидробиол. о-ва. — Киев: Ин-т гидробиологии АН УССР, 1987. — С. 81—82.
- Анцышкіна Л.М.* Паразитофауна рыб Запорожского водохранилища // Паразиты и паразитозы животных и человека. — Киев: Наук. думка, 1975. — С. 7—14.
- Афонькин С.Ю.* Межклеточное самораспознавание у простейших // Итоги науки и техники. Серия «Зоология беспозвоночных». — 1991. — Вып. 9. — С. 160.
- Банина Н.Н.* Тип Инфузории // Фауна аэротенков (Атлас). — Л.: Наука, 1984. — С. 136—186.
- Барделе Х.Ф.* Ультраструктура *Dendrocometes paradoxus* (Suctoria) // Успехи протозоологии: Тез. докл. III Международ. конгр. протозологов. — Л.: Наука, 1969. — С. 59—60.
- Бошко Е.Г.* К изучению фауны инфузорий длиннопалого речного рака бассейна реки Днепр // IX конф. Укр. о-ва паразитологов. — Киев: Наук. думка, 1980. — С. 91—92.
- Бошко Е.Г.* Симбиоз длиннопалого речного рака *Astacus leptodactylus* Esch. Киевского водохранилища // IV съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва: Тез. докл. симп. гидропаразитологов. — К.: Наук. думка, 1981. — С. 8—9.
- Бошко Е.Г.* К изучению фауны простейших — паразитов и эпibiонтов длиннопалого речного рака *Astacus leptodactylus* Eschsch. водоемов Украины // III съезд Всесоюз. о-ва протозологов «Современные проблемы протозоологии»: Материалы. — Вильнюс, 1982. — С. 55.
- Бошко Е.Г.* Паразиты и комменсалы речных раков водоемов Украины // IV съезд Всесоюз. симп. «Паразиты и болезни водных беспозвоночных»: Тез. докл. — М., 1986а. — С. 20—22.
- Бошко Е.Г.* Локализация симбионтов речных раков на теле хозяина // X конф. Укр. о-ва паразитологов: Материалы. — Киев: Наук. думка, 1986б. — Ч. 1. — С. 85.
- Бошко Е.Г.* Изменения фауны симбионтов речных раков, связанные с возрастом хозяина // X конф. Укр. о-ва паразитологов: Материалы. — Киев: Наук. думка, 1986в. — Ч. 1. — С. 86.
- Бошко Е.Г.* Фаунистический комплекс беспозвоночных организмов, населяющих речных раков в водоемах Украины // Паразиты и другие симбионты водных беспозвоночных и рыб. — Киев: Наук. думка, 1987. — С. 22—36.
- Бошко Е.Г., Довгаль И.В.* Сидячие инфузории (Ciliophora) // Карадаг: Гидробиологические исследования: Сборник науч. тр., посвящ. 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. — Симферополь: СОНАТ, 2004. — Кн. 2. — С. 313—316.
- Брайко В.Д., Далекая Л.Б.* Роль бродяжек инфузорий ценоза обрастаний в планктоне и особенности их экологии // Изв. АН СССР. Сер. биол. — 1984. — № 6. — С. 880—886.
- Бучинский П.Н.* Простейшие организмы Хаджибейского и Куяльницкого лиманов // Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей. — 1895. — **20**, вып. 1. — С. 137—148.

- Бучинский П.Н. Фауна одесских лиманов // Там же. — 1897. — **21**, вып. 2. — С. 1—85.
- Галаджиев М.А. Материалы к фауне Protozoa пресных вод окрестностей Севастополя // Тр. Крым. н.-и. ин-та. — 1927. — **1**, № 2. — С. 106—117.
- Гассовский Г.Н. К фауне инфузорий Кольского залива и его окрестностей // Тр. Императ. Петроград. о-ва естествоиспытателей. — 1916. — **45**, № 4. — С. 139—215.
- Гассовский Г.Н. (*Gassowski G.N.*) К микрофауне кишечника лошади // Тр. Петроград. о-ва естествоиспытателей. — 1919. — **49**, № 2. — С. 20—69.
- Гасовський Г.М. Практичне значення інфузорій та історія їх дослідження на Україні // Зб. праць Зоол. музею АН УРСР. — 1960. — **29**. — С. 58—89.
- Гельмбольдт М.В., Довгаль И.В. Новые находки сукторий (Ciliophora, Suctorea) на клещах (*Asağı, Halasagidae*) с украинского побережья Черного моря // Вестн. зоологии. — 2005. — Отд. вып. № 19, ч. 1. — С. 85—86.
- Герасимова З.П., Серавин Л.Н. Эктоплазматическая фибриллярная система инфузорий и ее значение для филогении этих простейших // Зоол. журн. — 1976. — **55**, вып. 5. — С. 645—656.
- Герасимова З.П. План строения инфузорий (Ciliophora) // Там же. — 1989. — **68**, № 4. — С. 5—17.
- Горбенко Ю.А. Экология морских микроорганизмов перифитона. — Киев: Наук. думка, 1977. — 252 с.
- Дагаева В.А. Инфузории Соляного озера Круглой бухты близ Севастополя // Тр. Севастоп. биол. станции АН СССР. — 1930. — **11**. — С. 31—46.
- Двойнос Г.М., Кутимов В.А. О паразитических инфузориях лошадей — продуцентов сывороток // II Всесоюз. съезд протозоологов: Материалы. — Киев: Наук. думка, 1976. — Ч. 2. — С. 27.
- Двойнос Г.М., Гальперина О.Н., Крылов Н.П. Инфузории кишечника дикой лошади (*Equus przewalskii*) и кулана (*Equus hemionus*) // X конф. Укр. о-ва паразитологов: Материалы. — Киев: Наук. думка, 1986. — С. 176.
- Двойнос Г.М., Гальперина О.Н. Трофические связи в сообществе инфузорий толстого кишечника лошади // IV съезд Всесоюз. о-ва протозоологов «Современные проблемы протозоологии»: Тез. докл. и сообщ. — Л.: Наука, 1987. — С. 197—198.
- Двойнос Г.М., Тимошенко О.Н. К характеристике сообщества инфузорий кишечника лошади Пржевальского (*Equus przewalskii*) // XI конф. Укр. о-ва паразитологов: Тез. докл. — Киев, 1993. — С. 35—36.
- Двойнос Г.М., Тимошенко О.Н., Харченко В.А. К проблеме формирования эндосимбионтных сообществ у лошадиных // Паразитология в Україні. — К.: Ін-т зоології ім. І.І. Шмальгаузена, 1996. — С. 32—34.
- Добровлянський В.В. Список пресноводних простейших окрестностей г. Киева // Тр. Днепров. биол. станции. — 1914. — **1**. — С. 35—47.
- Довгаль И.В. (*Dovgal I.V.*) *Acineta nitocrae* sp. n. (Ciliophora, Suctoria) — комменсал *Nitocra hibernica* // Вестн. зоологии. — 1984. — **18**, № 4. — С. 75—76.
- Довгаль И.В., Пиндрус А.Н. Обнаружение *Arcosoma dicorniger* (Hsiung) (Ciliophora, Suctoria) на Украине // Там же. — 1985. — **19**, № 5. — С. 7.
- Довгаль И.В. (*Dovgal I.V.*) *Lecanophryella paraleptastaci* gen. et sp. n. (Vermigenia, Lecanophryidae) — новый род и вид сосущих инфузорий // Зоол. журн. — 1985. — **64**, вып. 8. — С. 1256—1259.
- Довгаль И.В. Редкие и малоизвестные сосущие инфузории фауны СССР // Вестн. зоологии. — 1986. — **20**, № 3. — С. 77.
- Довгаль И.В. Щупальцевые инфузории (Ciliophora, Suctoria) восточной части Украинского Полесья // Там же. — 1987. — **21**, № 4. — С. 3—8.
- Довгаль И.В. Состояние изученности фауны щупальцевых инфузорий (Ciliophora, Suctoria) Украинской ССР. — М., 1988. — 35 с. — Деп. в ВИНТИ 22.04.88 г., № 3135—В88.
- Довгаль И.В. Влияние проточности на колонизацию щупальцевыми инфузориями (Ciliophora, Suctoria) стекол обрастания // Гидробиол. журн. — 1990. — **26**, № 2. — С. 37—41.
- Довгаль И.В. Особенности биоценотического распределения щупальцевых инфузорий в водоемах правобережного Полесья Украины // Вестн. зоологии. — 1991. — **25**, № 4. — С. 54—57.
- Довгаль И.В. (*Dovgal I.V.*) Новые виды щупальцевых инфузорий из водоемов Украины // Там же. — 1993а. — **27**, № 1. — С. 34—37.

- Довгаль И.В. *Tokophrya niphari* (Ciliophora, Suctoria) — второе обнаружение троглобионтной суктории и переписание вида // Там же. — 1993б. — 27, № 3. — С. 74—76.
- Довгаль И.В. Щупальцевые инфузории (Ciliophora, Suctoria) Восточных Карпат и прилегающих территорий // Конф. «Фауна Східних Карпат: Сучасний стан і охорона»: Матеріали. — Ужгород, 1993в. — С. 267—270.
- Довгаль И.В. Сезонные изменения в фаунистических комплексах пресноводных щупальцевых инфузорий (Ciliophora, Suctoria) в водоемах Украины // Вестн. зоологии. — 1994. — 28, № 1. — С. 53—58.
- Довгаль И.В., Кочин В.А. Адаптации прикрепленных простейших к факторам, связанным с проточностью // Там же. — 1995. — 29, № 4. — С. 19—24.
- Довгаль И.В. (Dovgal I.V.) Определитель щупальцевых инфузорий (Ciliophora, Suctoria) фауны Украины // Там же. — 1996. — Отд. вып. № 2. — 42 с.
- Довгаль И.В. Происхождение и эволюция прикрепительных органелл у инфузорий (Ciliophora) // Там же. — 1998. — 32, № 1—2. — С. 18—29.
- Довгаль И.В. (Dovgal I.V.) Новый вид рода *Soracineta* (Acinetida, Acinetidae) и переписание рода // Зоол. журн. — 1999. — 78, вып. 1. — С. 112—114.
- Довгаль И.В. Морфологические и онтогенетические изменения у простейших при переходе к прикрепленному образу жизни // Журн. общ. биологии. — 2000. — 61, № 3. — С. 290—304.
- Довгаль И.В. Новая находка *Acineta euchaetae* и замечания по таксономии вида // Вестн. зоологии. — 2002. — 36, № 6. — С. 73—76.
- Довгаль И.В., Константинович Л.А. Находка *Acineta ornata* Sand, 1899 (Ciliophora, Suctorea) в очистных сооружениях и переписание вида // Там же. — 2006. — 40, № 4. — С. 367—369.
- Довгаль И.В., Шадрин Н.В., Гапонова Л.П. Новые находки галобионтных инфузорий (Ciliophora) // Там же. — 2006а. — 40, № 5. — С. 462.
- Довгаль И.В., Жариков В.В., Быкова С.В. Систематическая ревизия рода *Setodiscophrya* Jankowski, 1981 (Ciliophora, Suctorea) // Там же. — 2006б. — 40, № 6. — С. 497—504.
- Довгаль И.В., Лозовский В.Л. (Dovgal I.V., Lozowski V.L.) *Limnoricus ponticus* sp. n. — новый вид щупальцевых инфузорий (Ciliophora, Suctorea) с гарпактикоид рода *Tisbe* Lilljeborg, 1853 // Там же. — 2008. — 42, № 2. — С. 167—170.
- Довгаль И.В. Суктории (класс Suctorea) — наиболее экологически разнообразная группа инфузорий // IV Междунар. симп. «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем»: Тез. докл. — Тольятти: Кассандра, 2011. — С. 24.
- Долгопольская М.А. Экспериментальное изучение процесса обрастания в море (Предварительное сообщение о первом годе исследований) // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1954. — 7. — С. 157—173.
- Долгопольская М.А., Брайко В.Д. Значение организмов обрастания в продуктивности прибрежных районов Черного моря // Биологическая продуктивность южных морей. — Киев: Наук. думка, 1974. — С. 81—91.
- Дуплаков С.Н. Исследование процесса обрастания в Глубоком озере // Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере. — 1925. — 6, вып. 2—3. — С. 20—33.
- Дуплаков С.Н. Материалы к изучению перифитона // Тр. лимнол. станции в Косино. — 1933. — Вып. 16. — С. 9—136.
- Жариков В.В. Участие простейших в обрастании стекол в Черном море // Вестн. Ленинград. ун-та. — 1980. — № 15. — С. 21—28.
- Жариков В.В. К экологии *Metacineta mystacina* и *Heliophrya collini* в обрастании оз. Севан // Гидробиол. журн. — 1987. — 23, № 4. — С. 19—22.
- Жариков В.В., Быкова С.В., Довгаль И.В. Новые находки видов рода *Peridiscophrya* Nozawa, 1938 (Ciliophora, Suctorea) и замечания по таксономии рода // Вестн. зоологии. — 2005. — 39, № 4. — С. 3—8.
- Жуков Б.Ф. Атлас пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев (биология, экология и систематика). — Рыбинск: Ин-т биологии внутренних вод РАН, 1993. — 160 с.
- Иванцев В.В. Систематический анализ симбиофауны двусторчатых моллюсков сем. Unionidae некоторых водоемов Украины // Паразиты и другие симбионты водных беспозвоночных и рыб: Сб. науч. тр. — Киев: Наук. думка, 1987. — С. 36—46.
- Ивасик В.М., Кулаковская О.П., Ворона Н.И. Обмен паразитами между растительноядными рыбами и карпом в прудах западных областей Украины // Гидробиол. журн. — 1969. — 5, № 5. — С. 100—103.

Исков М.П. Итоги изучения паразитофауны рыб Днепра до зарегулирования его стока плотинами гидроэлектростанций // Проблемы гидропаразитологии. — Киев: Наук. думка, 1978. — С. 34—44.

Истомина Л.П., Кириченко А.Г., Ракитин Е.Г. О видовом составе простейших и водорослей активного ила сточной воды, очищенной в аэротенках // Гидробиол. журн. — 1973. — 9, № 5. — С. 43—48.

Калюга Н.В. Паразиты и болезни рыб в тепловодных хозяйствах на Приднепровской ГРЭС и меры их профилактики // IV съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва: Тез. докл. симп. гидропаразитологов. — Киев: Наук. думка, 1981. — С. 19—20.

Кеппен Н.А. (Kerpen N.A.) Наблюдения над щупальцевыми инфузориями (*Tentaculifera*) // Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей. — 1888а. — 13, вып. 2. — С. 1—79.

Кеппен Н.А. Заметка об эмбриональных шарах *Podophrya quadripartita* // Там же. — 1888б. — 13, вып. 2. — С. 205—207.

Комарова Т.И. Паразитофауна молоді окуневих риб верхів'я Кременчуцького водоймища // Паразити, паразитози та шляхи їх ліквідації. — К.: Наук. думка, 1972. — С. 104—113.

Комарова Т.И., Костенко С.М. Сезонная динамика основных паразитов молоді рыб Кременчугского водохранилища // VIII науч. конф. паразитологов УССР «Проблемы паразитологии»: Материалы. — Киев: Наук. думка, 1975. — Ч. 1. — С. 244—245.

Комарова Т.И. Формирование паразитофауны личинок и мальков некоторых рыб Кременчугского водохранилища // Гидробиол. журн. — 1976. — 12, № 1. — С. 85—89.

Комарова Т.И. Эколого-фаунистический анализ паразитов молоді рыб Кременчугского водохранилища // Проблемы гидропаразитологии. — Киев: Наук. думка, 1978. — С. 77—87.

Комарова Т.И. Паразиты молоді рыб Кременчугского водохранилища и их влияние на организм хозяина. — Киев: Наук. думка, 1982. — 224 с.

Корнилова О.А. Фауна эндопаразитических инфузорий туркменского кулана в заповедниках разных географических зон СССР / Ленинград. гос. пед. ин-т им. А.И. Герцена. — Л., 1987. — 9 с. — Деп. в ВИНТИ, № 3755—В87.

Корнилова О.А. Определитель инфузорий кишечника лошадиных. — Омск: Полиграфист, 2003а. — 38 с.

Корнилова О.А. Фауна инфузорий кишечника кулана. — СПб: Тесса, 2003б. — 216 с.

Корнилова О.А. История изучения эндобионтных инфузорий млекопитающих. — СПб: Тесса, 2004. — 352 с.

Костенко С.М. К изучению паразитических инфузорий (семейства Scyphidiidae и Dendrosomidae) рыб среднего Днепра // Пятая науч. конф. молодых специалистов: Тез. докл. — Киев: Наук. думка, 1967. — С. 29—30.

Костенко С.М. Экология паразитических инфузорий рыб среднего Днепра // Успехи протозоологии. — Л.: Наука, 1969. — С. 285—286.

Кравченко В.М. О фауне инфузорий водоемов бассейна Северского Донца // Вестн. зоологии. — 1969. — 3, № 3. — С. 69—75.

Крашенніков С.М. Матеріали до фауни Protozoa оз. Заспи та найближчих до цього озера стоячих водозборів (колиш. оз. Домаха) // Зап. Київ. вет.-зоотехн. ін-ту. — 1925. — № 3. — С. 38—42.

Кришталь О.П. Канівський біогеографічний заповідник // Зб. праць Канів. біогеограф. заповідника. — 1947. — 1, вып. 1. — С. 1—152.

Кулаковская О.П., Ивасик В.М. Паразитофауна растительноядных рыб в прудах Львовской обл. УССР // Паразитология. — 1967. — 1, № 4. — С. 325—328.

Курандина Д.П. К изучению паразитов и симбионтов членистоногих Киевского водохранилища // IV съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва: Тез. докл. симп. гидропаразитологов. — Киев: Наук. думка, 1981. — С. 27—28.

Курандина Д.П. Простейшие — паразиты и симбионты ракообразных днепровских водохранилищ // IV съезд Всесоюз. о-ва паразитологов «Современные проблемы протозоологии»: Тез. докл. и сообщ. — Л.: Наука, 1987. — С. 210.

Курилов А.В. Инфузории планктона прибрежной зоны и лиманов северо-западной части Черного моря. — Saarbrücken: LAP, 2010. — 252 с.

Мамаева Н.В. Инфузории бассейна Волги. — Л.: Наука, 1979. — 149 с.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. — 4-е изд. — СПб: ЗИН РАН, 2000. — 221 с.

Мережковский К.С. (*Mereschkowsky C.*) Этюды над простейшими животными севера России // Тр. Императ. Петроград. о-ва естествоиспытателей. — 1877. — 8, № 3. — С. 203—385.

- Мережковский К.С. (Mereschkowsky C.)* Материалы для фауны инфузорий Черного моря // Там же. — 1880. — **11**, № 1. — С. 1—13.
- Микрюков К.А.* Ультратонкая организация ловчих щупалец-аксоподий суктории *Ephelota gemtipara* (Suctoria, Ephelotidae) из Белого моря // Зоол. журн. — 1997. — **76**, вып. 3. — С. 269—274.
- Мирошниченко А.И.* Аборигенные и пришлые представители паразитофауны рыб Крыма // I Всесоюз. съезд паразитологов: Тез. докл. — Киев: Наук. думка, 1978. — Ч. 3. — С. 100—102.
- Мовчан В.А., Протасов А.А.* Простейшие (Protozoa) в перифитоне водоема-охладителя Чернобыльской АЭС // Гидробиол. журн. — 1986. — **22**, № 3. — С. 100—103.
- Мошу А.Я., Тромбицкий И.Д.* Трихофриоз молоди канального сома в Молдавии // Изв. АН Молд. ССР. Сер. биол. и хим. наук. — 1988. — № 6. — С. 70—71.
- Мыльников А.П.* Ультраструктура и биология некоторых представителей отряда Srigomonadida (Protozoa) // Зоол. журн. — 1991. — **70**, вып. 7. — С. 5—15.
- Мыльников А.П., Мыльникова З.М., Цветков А.И.* Особенности ультраструктуры хищного жгутиконосца *Katablepharis* sp. // Цитология. — 1998. — **40**, № 7. — С. 706—712.
- Мыльникова З.М.* Динамика численности инфузорий в обрастаниях Рыбинского водохранилища в 1979 г. // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. — Л.: Наука, 1982. — С. 15—22.
- Найденова Н.Н., Мордвинова Т.Н.* Паразиты и комменсалы прибрежных ракообразных Черного моря // Симпозиум по паразитологии и патологии морских организмов: Тез. докл. сов. участников. — Л.: Наука, 1981. — С. 61—69.
- Парталы Е.М.* Видовой состав оброста пластин в районе г. Жданова // Биоповреждения материалов и защита от них. — М.: Наука, 1978. — С. 102—105.
- Парталы Е.М.* Сосущие инфузории морского обрастания // Гидробиол. журн. — 1979. — **15**, № 3. — С. 94—95.
- Парталы Е.М.* Сезонные изменения видовой, трофической и морфологической структуры эпибонтов на гидроидном полипе *Perigonimus megas* Kinne // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. — Л.: Наука, 1980. — С. 78—85.
- Парталы Е.М.* Обрастание в Азовском море. — Мариуполь: Рената, 2003. — 378 с.
- Переяславцева С.М.* Protozoa Черного моря. — Одесса: Тип. Одес. вестн., 1886. — 16 с.
- Полищук В.В., Гарасевич И.Г.* Биогеографические аспекты изучения водоемов бассейна Дуная в пределах СССР. — Киев: Наук. думка, 1986. — 212 с.
- Полищук В.В.* Гидрофауна понизья Дуная в межах України. — К.: Наук. думка, 1974. — 420 с.
- Серавин Л.Н., Герасимова З.П. (Seravin L.N., Gerassimova Z.P.)* Новая макросистема инфузорий // Вестн. Ленингр. ун-та. — 1977. — № 3. — С. 29—38.
- Совинский В.К.* Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемой с точки зрения самостоятельной зоогеографической провинции // Зап. Киев. о-ва естествоиспытателей. — 1904. — **17**. — С. 1—216.
- Степанов П.Т.* Фауна Вейсова озера // Тр. о-ва испытателей природы при Харьк. ун-те. — 1885. — **19**. — С. 1—31.
- Стрелков А.А. (Strelkow A.A.)* Паразитические инфузории из кишечника непарнокопытных семейства Equidae // Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та. — 1939. — **17**, вып. 7. — С. 1—262.
- Ташкэ К.* Введение в количественную цитогистологическую морфологию. — Бухарест: Изд-во Академии Социалист. республики Румынии, 1980. — 191 с.
- Титар В.М.* Паразиты рыб // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1989. — С. 210—237.
- Уголев А.М.* Концепция универсальных функциональных блоков. Эволюционные аспекты // Тр. Санкт-Петербург. о-ва естествоиспытателей. — 1994. — **90**, № 1. — С. 97—107.
- Фадеев Н.Н.* Каталог водных животных, найденных в бассейне р. Донца и прилежащих местностях за период работ с 1917 по 1929 г. // Тр. Харк. товар. досл. природы. — 1929. — **52**. — С. 7—32.
- Фокин С.И.* Тип Ciliophora Doflein, 1901 — Инфузории. Общая часть // Протисты: Руководство по зоологии / Под ред. А.Ф. Алимова. — СПб: Наука, 2007. — С. 371—414.
- Ценковский Л.С.* О низших водорослях и инфузориях // Журн. Мин-ва народ. просвещения. — 1856а. — **90**, № 6. — С. 177—234.
- Ценковский Л.С.* О низших водорослях и инфузориях // Там же. — 1856б. — **91**, № 7. — С. 35—70.

- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. — М.: Наука, 1980. — 278 с.
- Янковский А.В. (*Jankowski A.V.*) Патология инфузорий. 2. Жизненные циклы Suctoria, паразитирующих в *Urostyla* и *Paramecium* // Цитология. — 1963. — 5, № 4. — С. 428—439.
- Янковский А.В. (*Jankowski A.V.*) Новая система ресничных простейших (Ciliophora) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1967а. — 43. — С. 3—52.
- Янковский А.В. (*Jankowski A.V.*) Новые роды щупальцевых инфузорий (Suctoria) // V конф. молодых ученых Молдавии: Материалы. — Кишинев, 1967б. — С. 35—36.
- Янковский А.В. Повторение филогенеза в онтогенезе инфузорий // Проблемы эволюции. — Новосибирск: Наука, 1972. — Т. 2. — С. 95—123.
- Янковский А.В. Таксономический очерк класса Suctoria Cl. et L., 1858 // Отчетная научная сессия по итогам работ 1972 года: Тез. докл. — Л.: Наука, 1973а. — С. 30—31.
- Янковский А.В. Подкласс Chonotricha. — Л.: Наука, 1973б. — 353 с. — (Фауна СССР. Инфузории. Т. 2, вып. 1).
- Янковский А.В. (*Jankowski A.V.*) Ревизия системы подтипа Ciliophora Doflein, 1901 // Зоол. журн. — 1973в. — 52, вып. 2. — С. 165—175.
- Янковский А.В. (*Jankowski A.V.*) Конспект новой системы подтипа Ciliophora Doflein, 1901 // Отчетная научная сессия по итогам работ 1974 г. — Л.: Наука, 1975а. — С. 26—27.
- Янковский А.В. Новый метод приготовления глицериновых препаратов // Вестн. зоологии. — 1975б. — 9, № 3. — С. 80—81.
- Янковский А.В. (*Jankowski A.V.*) Филогения и дивергенция щупальцевых простейших // Докл. АН СССР. — 1978. — 242, № 2. — С. 493—496.
- Янковский А.В. Конспект новой системы типа Ciliophora // Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. — Л.: Наука, 1980. — С. 103—121 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 94).
- Янковский А.В. (*Jankowski A.V.*) Новые виды, роды и семейства щупальцевых инфузорий (класс Suctoria) // Эволюция и филогения одноклеточных животных. — Л.: Наука, 1981. — С. 80—115 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 107).
- Янковский А.В. (*Jankowski A.V.*) Новые роды симбионтных простейших фауны Байкала // Новое о фауне Байкала. — Новосибирск: Наука, 1982. — С. 25—32 (Тр. Лимнол. ин-та Сиб. отд-ния АН СССР).
- Янковский А.В. Жизненные циклы и систематика родов групп *Scyphidia*, *Heteropolaria*, *Zoothamnium* и *Cothurnia* (класс Peritricha) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1985. — 129. — С. 74—100.
- Янковский А.В. (*Jankowski A.V.*) Новые и малоизученные роды ресничных простейших (тип Ciliophora) // Систематика простейших и их филогенетические связи с низшими эукариотами. — Л.: Наука, 1986а. — С. 72—88 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 144).
- Янковский А.В. (*Jankowski A.V.*) Новые роды симбионтных простейших в подтипах Ciliata и Suctoria // X конф. Укр. о-ва паразитологов: Материалы: В 2 ч. — Киев: Наук. думка, 1986б. — Ч. 2. — С. 389.
- Янковский А.В. Дополнения к каталогу родов щупальцевых простейших (Suctoria) // IV съезд Всесоюз. о-ва паразитологов «Современные проблемы протозоологии»: Тез. докл. и сообщ. — Л.: Наука, 1987. — С. 18—19.
- Янковский А.В. Новые родовые комбинации для некоторых видов Ciliophora // V Всесоюз. съезд протозологов: Тез. докл.; Цитология. — 1992. — 34, № 4. — С. 171.
- Янковский А.В. (*Jankowski A.V.*) *Mistarcon parasiticus* — эктопаразит перитрих озера Байкал и статус рода *Manuelophrya* (Ciliophora: Suctoria) // Паразитология. — 1997. — 31, № 4. — С. 321—326.
- Янковский А.В. (*Jankowski A.V.*) Тип Ciliophora Doflein, 1901 — Инфузории. Систематический обзор // Протисты: Руководство по зоологии / Под ред. А.Ф. Алимova. — СПб: Наука, 2007. — С. 415—993.
- Aescht E. Catalogue of the generic names of ciliates (Protozoa, Ciliophora) // Denisia. — 2001. — 1. — P. 1—350.
- Alardo-Lubel A., Mayén-Estrada R., Reyes-Santos M. Listados faunísticos de México. 11. Registro actualizado de ciliados. — Mexico: UNAM, 2006. — 97 p.
- Alder J. An account of three new species of animalcules // The annals and magazine of natural history. — 1851. — 7, N 41. — 2th serie. — P. 426—427.
- Allgen C.A. Über eine neue, epizoisch auf einer *Desmodora* (Nematodes) lebende Art der Gattung *Thecacinetia* Collin, *Thecacinetia donsi* n. sp. aus der Strand-region bei Tarva (Norwegen) // Det. kongelige Norske Vid. Selsk. — 1935. — 8. — S. 51—53.
- Allgen C.A. Über zwei neue subantarktische Suctorien // Arch. Zool. — 1949. — 42, N 2. — S. 1—3.

- Allgen C.A.* Die Suctorien der schwedischen Sudpolar-Expedition (1901–1903) // Zool. Anz. — 1955. — **154**, N 1–2. — S. 36–38.
- Augustin H., Foissner W.* Morphologie einiger Ciliaten (Protozoa: Ciliophora) aus dem Belebtschlamm // Lauterbornia. — 1989. — **1**. — S. 38–59.
- Augustin H., Foissner W.* Morphologie und Ökologie einiger Ciliaten (Protozoa, Ciliophora) aus dem Belebtschlamm // Arch. Protistenk. — 1992. — **141**. — P. 243–283.
- Badcock J.* Notes of Acinetina // J. Roy. Microscop. Soc. — 1880. — **3**, N 2. — P. 561–563.
- Baker H.* Employment for the microscope. — London: R. Dodslay, 1753. — 442 p.
- Balbani G.* Note sur un cas de parasitisme improprement pris pour un mode de reproduction des Infusoires Cilies // Compte rendu hebdomadaire des seances et memoires de la societe de biologie. Paris. — 1860. — **51**. — P. 319–322.
- Bameul F.* Note sur deux *Discophrya* phorétiques (Protozoa, Suctorina) trouvés sur des *Hydraena* (Insecta, Coleoptera, Hydraenidae) en Espagne et en France // Bull. Soc. linn. Bordeaux. — 1991. — **19**, N 2. — P. 97–102.
- Bardele C.F., Grell K.G.* Elektronenmikroskopische Beobachtungen zur Nahrungsaufnahme bei dem Suctor *Acineta tuberosa* Ehrenberg // Zeitschr. Zelf. — 1967. — **80**. — S. 108–123.
- Bardele C.F.* *Acineta tuberosa*. 1. Der Einbau des adulten Suctoires // Arch. Protistenk. — 1968. — **110**, N 4. — S. 403–421.
- Bardele C.F.* Budding and metamorphosis in *Acineta tuberosa*. An electron microscopic study on morphogenesis in Suctorina // J. Protozool. — 1970. — **17**, N 1. — P. 51–70.
- Bardele C.F.* A microtubule model for ingestion and transport in the suctorian tentacle // Z. Zellforsch. — 1972. — **126**. — S. 116–137.
- Bardele C.F.* Transport of materials in the suctorian tentacle // Trans. Cell. Level. Symp. Soc. Exp. Biol. — N 28. — London: Cambridge Univ. Press, 1974. — P. 191–208.
- Bartsch I., Panesar A.R.* Die Meersmilbe *Caspihalacarus hyrcanus* in der Donau bei Wien, ein ponto-kaspisches Relikt // Natur und Museum. — 2000. — **130**. — P. 258–263.
- Bartsch I., Dovgal I.V.* A hydrothermal vent mite (Halacaridae, Acari) with a new *Corynophrya* species (Suctorina, Ciliophora), description of the suctorian and its distribution on the halacarid mite // Eur. J. Protist. — 2010. — **46**, N 3. — P. 196–203.
- Batisse A.* Les appendices prehenseurs d'*Ephelota gemmipara* Hertwig // Comp. Rend. Acad. Sci. — 1965. — **261**, N 25. — P. 5629–5632.
- Batisse A.* L'ultrastructure des tentacules suceurs d'*Ephelota gemmipara* Hertwig // Comp. Rend. Acad. Sci. Ser. D. — 1966a. — **262**, N 7. — P. 771–774.
- Batisse A.* Ultrastructure de la loge et du style chez *Acineta tuberosa* Ehrenberg et *Paracineta homari* Sand // Protistologica. — 1966b. — **2**, N 3. — P. 29–41.
- Batisse A.* Le developpement des phialocystes chez les acinetiens // Comp. Rend. Acad. Sci. — 1967. — **265**. — P. 972–974.
- Batisse A.* Quelques aspects de l'Ultrastructure de *Pseudogemma pachystyla* Collin // Protistologica. — 1968. — **4**, fasc 2. — P. 271–282.
- Batisse A.* Premieres observations sur l'ultrastructure de *Trematosoma boqueti* (Guilcher), Batisse (Ciliata, Suctorida) // Ibid. — 1972. — **8**, N 4. — P. 477–495.
- Batisse A.* Proposition pour une nouvelle systematique des Acinetiens (Ciliophora, Kinetofragminophora, Suctorida) // Comp. Rend. Acad. Sci. — 1975a. — **D280**. — N 15. — P. 1797–1800.
- Batisse A.* Proposition pour une nouvelle systematique des Acinetiens (Ciliophora, Kinetofragminophora, Suctorida) // Ibid. — 1975b. — **D280**. — N 18. — P. 2121–2124.
- Batisse A.* Acinetiens nouveaux ou mal connus des cotes mediterraneennes francaises. 3. *Dentacinetides collini* sp. n. (Suctorina, Ophryodendrina) // Vie. Millieu. — 1992. — **42**, N 3–4. — P. 295–306.
- Batisse A.* Sous-classe des Suctorina Claparede et Lachmann, 1858. Traite de Zoologie. Anatomie, Systematique, Biologie. Tome 2. Infusoires cilies. Fascicule 2. Systematique. — Paris; Milan; Barcelone: Masson, 1994. — P. 493–563.
- Benwitz G.* Entwicklung der Haptocysten von *Ephelota* (Suctorina, Ciliata) // Protistologica. — 1982. — **18**, N 4. — P. 459–472.
- Berezcky M.C.* Interspecific relationship of some Suctorina species in the Danube // Arch. Protistenk. — 1990. — **138**, N 3. — P. 251–255.
- Bick H.* Ciliated Protozoa: An illustrated Guide to the species used as biological indicators in freshwater biology. — Geneva: World health organization, 1972. — 198 p.

- Bory de Saint-Vincent J.* Microscopiques // Histoire naturelle des Zoophites ou Animaux Rayonnes. Enciclopedia methodique. — Paris: Agasse, 1824a. — 138 (2). — P. 515—543.
- Bory de Saint-Vincent J.* *Volverella* // Histoire naturelle des Zoophites ou Animaux Rayonnes. Enciclopedia methodique. — Paris: Agasse, 1824b. — 138 (2). — P. 781—782.
- Bovee E.C.* New episodic suctorians (Protozoa) of the smooth softshell turtle, *Trionyx muticus*, in northeastern Kansas // Trans. Kans. Acad. Sci. — 1981. — **84**. — P. 98—104.
- Bower S.M., Meyer G.R.* *Stegotricha enterikos* gen. nov., sp. nov. (class Phyllopharyngea, order Rhynchodida), a parasitic ciliate in the digestive gland of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*), and its distribution in British Columbia // Can. J. Zool. — 1993. — **71**, N 10. — P. 2005—2017.
- Brocher F.* Importance des phénomènes capillaires dans la biologie aquatique // Rev. suisse zool. — 1909. — **17**, N 1. — P. 91—112.
- Buck E.* Ueber die Ungestielte Varietät der *Podophrya fixa* Ehr. (Pod. libera Pty.) // Bericht über die Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt am Main. — 1884. — S. 298—314.
- Bütschli O.* Protozoa // Bronn. Klasse und Ordnungen der Tierreich. Bd. 1. Abt. 3. Infusoria und System der Radiolaria. — Leipzig, 1889. — S. 1585—2035.
- Canella M.F.* Studi e ricerche sui Tentaculiferi nel quadro della Biologia generale // Ann. Univ. Ferrara (N. S.). Sez. III. Biol. Anom. — 1957. — **1**, N 4. — P. 259—716.
- Chatton E., Lwoff A.* Sur le sucoir des Infusoires Thigmotriches Rhynchoides. Les deux familles des Hypocomidæ Bütschli et des Ancistrocomidæ n. fam. Les deux nouveaux genres *Heterocoma* et *Parahypocoma* // Comp. Rend. Acad. Sci. — 1939. — **209**. — P. 429—433.
- Chatton E., Lwoff A.* Recherches sur les Cilies Thigmotriches // Arch. zool. exp. et gen. — 1949. — **86**. — P. 169—253.
- Chen C.L.* The protozoan parasites form the four species of Chinese pond fishes: *Ctenopharyngodon idellus*, *Mylopharyngodon piceus*, *Aristichthys molitrix* and *Hypophthalmichthys molitrix* // Acta hydrobiol. Sinica. — 1955. — **2**. — P. 123—164.
- Chen X., Song W., Warren A. et al.* Redefinitions of two marine suctorians ciliates, *Ephelota gemmipara* (Hertwig, 1876) Bütschli, 1889 and *E. crustaceorum* Haller, 1880 (Ciliophora, Suctorina), with a brief description of the asexual reproduction process in *E. gemmipara* // Acta protozool. — 2008. — **47**. — P. 113—124.
- Claparede E., Lachmann J.* Etudes sur les infusoires et les rhizopodes // Memoires de l'Institut National Genevois. — 1859. — **6**. — P. 261—482.
- Colgin-Bukovsan L.A.* The processes of conjugation in the suctorian, *Tokophrya lemnae* // Arch. Protistenk. — 1977. — **119**, N 3. — P. 247—263.
- Colgin-Bukovsan L.A.* Life cycles and conditions for conjugation in the suctorian *Tokophrya lemnae* // Ibid. — 1979. — **121**, N 3. — P. 223—237.
- Colgin-Bukovsan L.A.* Mating type inheritance in the suctorian, *Tokophrya quadripartita* // Ibid. — 1986. — **131**, N 1—2. — P. 121—128.
- Collin B.* Sur la symétrie et l'orientation morphologique des embryons d'acinetiens // Arch. zool. exp. et gen. — 1909a. — **2**. — P. 34—60.
- Collin B.* Diagnoses préliminaires d'Acinetiens nouveaux ou mal connus // Comp. Rend. Acad. Sci. — 1909b. — **149**. — P. 1094—1095.
- Collin B.* Etudes monographiques sur les Acinetiens. 1. Recherches expérimentales sur l'étendue des variations les facteurs tératogènes // Arch. zool. exp. et gen. — 1911. — **8**. — P. 421—497.
- Collin B.* Etudes monographiques sur les Acinetiens. 2. Morphologie, physiologie, systématique // Ibid. — 1912. — **51**. — P. 1—457.
- Corliss J.O.* The problem of homonyms among generic names of ciliated protozoa, with proposal of several new names // J. Protozool. — 1960. — **7**, N 3. — P. 269—278.
- Corliss J.O.* A revised classification of the phylum Protozoa // Ibid. — 1964. — **11**. — P. 7—20.
- Corliss J.O.* The ciliated protozoa: Characterization, classification and guide to the literature. — 2nd ed. — Oxford etc.: Pergamon Press, 1979. — 455 p.
- Curds C.R.* British and other freshwater Ciliated Protozoa. Pt 1: Ciliophora — Kinetofragminophora. Keys and notes for the identification of the free-living genera / D.M. Kermack, S.K. Barnes. Synopses of the British Fauna Series No. 22. The Linnean Society of London. — London etc., 1982. — 387 p.
- Curds C.R.* A revision of Suctorina (Ciliophora, Kinetofragminophora). 1. *Acineta* and its morphological relatives // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. — 1985a. — **48**, N 2. — P. 75—129.
- Curds C.R.* A revision of Suctorina (Ciliophora, Kinetofragminophora). 2. An addendum to *Acineta* // Ibid. — 1985b. — **49**, N 2. — P. 163—165.

- Curds C.R.* A revision of Suctoria (Ciliophora, Kinetofragminofora). 3. *Tokophrya* and its morphological relatives // *Ibid.* — 1985c. — **49**, N 2. — P. 167–193.
- Curds C.R.* A revision of Suctoria (Ciliophora, Kinetofragminofora). 4. *Podophrya* and its morphological relatives // *Ibid.* — 1986. — **50**, N 2. — P. 59–91.
- Curds C.R.* A revision of Suctoria (Ciliophora, Kinetofragminofora). 5. The *Paracineta* and *Corynophrya* problem // *Ibid.* — 1987. — **52**, N 2. — P. 71–106.
- Daday E.* Ein kleinre Beitrag zur Kenntnis der Infusorien-Fauna des Golfen von Neapel // *Mitt. Zool. Stat. Neapel.* — 1886. — **6**. — P. 481–498.
- Dangeard P.A.* Observatien sur les Acinetiens // *Le botaniste.* 2 ser. — 1890. — **1**. — P. 14–29.
- Davis H.S.* A suctorian parasite of the smallmouth blackbass, with remarks on other suctorian parasites of fishes // *Trans. Amer. Microsc. Soc.* — 1942. — **56**, N 4. — P. 309–327.
- Davis H.S.* Studies on the freshwater fishes // *Fish. Bull. Fish and Wildlife Service.* — 1947. — **41**. — P. 1–29.
- Dingfelder J.H.* Die Ciliaten vorubergehender Gewasser // *Arch. Protistenk.* — 1962. — **105**, N 4. — S. 509–658.
- Dons C.* Neue und wenig bekannte Protozoen // *Kongelige norske Videnskabers Selskab Skrifter.* — 1927. — **7**. — P. 1–17.
- Dovgal I.V., Starobogatov Ya.I.* *Acineta* Ehrenberg, [1834] and *Tokophrya* Bütschli, 1889 (Ciliophora, Suctoria): proposed conservation; *Acineta tuberosa* Ehrenberg, [1834] and *Podophrya quadripartita* Claparede & Lachmann, 1859 (currently *Tokophrya quadripartita*): proposed conservation of the specific names // *Bull. Zool. Nomenclature.* — 1993. — **50**, N 3. — P. 103–106.
- Dovgal I.V., Kochin V.A.* Fluid boundary layer as an adaptive zone for sessile protists // *Журн. общ. биологии.* — 1997. — **58**, № 2. — С. 67–74.
- Dovgal I.V., Grigorovich I.A.* The new records of suctorians (Ciliophora, Suctoria) on malacostacans // *Вестн. зоологии.* — 2000. — **34**, № 6. — С. 36.
- Dovgal I.V., Grigorovich I.A.* *Spirochona americana* sp. n. (Ciliophora, Chonotrichia): a new North American freshwater chonotrich species from the amphipod *Gammarus lacustris* // *Там же.* — 2001. — **35**, № 5. — С. 77–80.
- Dovgal I.V.* The germ similarity in ontogeny of ciliates (Ciliophora) // *Там же.* — 2002a. — **36**, № 2. — С. 3–9.
- Dovgal I.V.* Evolution, phylogeny and classification of Suctorea Claparede et Lachmann, 1858 // *Protistology.* — 2002b. — **2**, N 4. — P. 194–270.
- Dovgal I.V.* *Andrusoviella* gen. n. (Ciliophora, Suctorea) — a new substituting name instead *Andrusovia* Dovgal, 2002: the debugging of possible homonymy // *Вестн. зоологии.* — 2005. — **39**, № 6. — С. 36.
- Dovgal I., Chatterjee T., Ingole B.* An overview of suctorian ciliates (Ciliophora, Suctorea) as epibionts of halacarid mites (Acari, Halacaridae) // *Zootaxa.* — 2008a. — N 1810. — P. 60–68.
- Dovgal I., Chatterjee T., Ingole B., Nanajkar M.* First report of *Limnoricus ponticus* Dovgal and Lozowskiy (Ciliophora, Suctorea) as epibionts on *Pycnophyes* (Kinorhyncha) from Indian Ocean with key to species of the genus *Limnoricus* // *Cah. Biol. Mar.* — 2008b. — **49**, N 4. — P. 381–385.
- Dovgal I., Chatterjee T., Subba Rao D.V. et al.* New records of *Praethacacineta halacari* (Suctorea: Ciliophora) from Taiwan, Tanzania and Canada // *Mar. Biodiv. Rec.* — 2009a. — **2**, N 136. — P. 1–3.
- Dovgal I., Chatterjee T., Ingole B.* New records of *Thecacineta cothurnioides* and *Trematosoma rotunda* (Ciliophora, Suctorea) as epibionts on nematodes from Indian Ocean // *Protistology.* — 2009b. — **6**, N 1. — P. 19–23.
- Dovgal I.V., Vargovitsh R.S.* Troglobiont suctorian and apostome ciliates (Ciliophora): an overview // *Natura Monten.* — 2010. — **9**, N 3. — P. 265–274.
- Dovgal I.V., Zawal A., Pesic V.* New finds of *Tokophrya wenzeli* (Ciliophora, Suctorea), a commensal of water mites (Acari, Hydrachnidia), and the redescription of the species // *Вестн. зоологии.* — 2012. — **46**, № 1. — С. 69–72.
- Dovgal I.V., Pesic V.* Suctorian ciliates (Ciliophora, Suctorea) as epibionts of a stream-dwelling aquatic beetles (Coleoptera) and water mites (Acari: Hydrachnidia) in the southwestern Palaearctic region // *Zootaxa.* — 2012. — N 3166. — P. 34–40.
- Dovgal I.V., Kramarenko S.S.* The estimation of the sessile microorganism numbers by means of evaluation of relative abundances of their migratory stages // *Natura Monten.* — 2012. — **11**, N 3. — P. 555–561.
- Dragesco J., Blanc-Brude R., Skreb I.* Morphologie et biologie d'un tentaculifere peu connu: *Heliophrya ercharði* (Rieder) Matthes // *Bull. Microsc. Appl.* — 1955. — **5**, N 9–10. — P. 105–112.

- Dujardin F.* Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires comprenant la physiologie et la classification de ces animaux. — Paris: Libraire Encyclopedique de Roret, 1841. — 684 p.
- Dumas E.* Faune de centre. Les microzoaires ou infusories proprement dits. — Moulins: Les Imprimeries Rennies, 1937. — Vol. 3. — 77 p.
- Dunthorn M., Lipps J.H., Stoeck T.* Reassessment of the putative ciliate fossils *Eotintinnopsis*, *Wujiangella* and *Yonyangella* from the Neoproterozoic Doushantuo formation in China // *Acta Protozool.* — 2010. — **49**. — P. 139–144.
- Ehrenberg C.G.* Über die Entwicklung und Lebensbauer der Infusionsthierchen; nebst ferneren Beiträgen zu einer Vergleichung ihrer organischer Systeme // *Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften.* — Berlin, 1832. — S. 1–154.
- Ehrenberg C.G.* Dritter Beitrag zur Erkenntnis grosser Organisation in der Richtung des Kleinsten Raumes // *Ibid.* — Berlin, 1834. — S. 145–336.
- Ehrenberg C.G.* Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur. — Leipzig: Leopold Voss Verlag, 1838. — Bd. 1. — 612 S.
- Ehrenberg C.G.* Das grössere Infusorienwerk // *Ber. Verh. K. Preuss. Acad. Wiss. Berlin.* — 1840. — S. 197–219.
- Eismond O.* Zur Frage über den Saugmechanismus bei Suctorien // *Zool. Anz.* — 1890. — **13**. — S. 721–723.
- Engelmann T.W.* Über Entwicklung und Fortpflanzung der Infusorien // *Morph. Jahrb.* — 1876. — **1**. — S. 573–635.
- Engelmann T.W.* Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Infusorien // *Z. wiss. Zool.* — 1862. — **11**, N 4. — S. 347–393.
- Entz G.* Beiträge zur Kenntnis der Infusorien // *Ibid.* — 1883. — **38**. — S. 167–189.
- Entz G.* Fauna regni Hungariae. Animalium hungariae hucusque cognitorum enumeratio systematica. 6. Protozoa // *Reg. Soc. Sci. nat. Hung.* — 1896. — S. 59–84.
- Entz G.* Nehány Patagoniani veglenigrol // *Matemetikai es Termeszettudományi Ertesito.* — 1902. — **20**. — P. 442–469.
- Ettl M.* The ciliate community (Protozoa: Ciliophora) of a municipal activated sludge plant: interaction between species and environmental factors // *Protozool. Monographs.* — 2001. — **1**. — P. 1–62.
- Evans R.L., Cuthbertson K.S.R., McCrohan C.R., Butler R.D.* Intracellular calcium transients in suctorian protozoa (*Trichophrya* spp.): correlation with spontaneous tentacle contractions // *Cell Calcium.* — 1995. — **18**. — P. 51–63.
- Faszynski J.* Badania fauny planktonowej stawa Janowskiego w roku 1909 z uwzględnieniem fauny przybrzeżnej // *Kosmos.* — 1910. — **35**, N 10–12. — P. 941–993.
- Faure-Fremiet E.* *Podophrya parasitica* nov. sp. // *Bull. Biol. France et Belgique.* — 1945. — **79**, N 2–3. — P. 85–97.
- Faure-Fremiet E., Guilcher I.* Les affinités des infusoires acinetiens et la ciliature de leurs formes vagiles // *Bull. Soc. Zool. France.* — 1947. — **72**, N 4–5. — P. 12–16.
- Fernandez-Leborans G., Chatterjee T., Grego M.* New records of epibiont ciliates (Ciliophora) on Harpacticoida (Copepoda, Crustacea) from the bay of Piran (gulf of Trieste, Northern Adriatic) // *Cah. Biol. Mar.* — 2012. — **53**, N 1. — P. 53–63.
- Foissner W.* Taxonomic and nomenclatural revision of Sladeczek's list of ciliates (Protozoa: Ciliophora) as indicators of water quality // *Hydrobiologia.* — 1988. — **166**, N 1. — P. 1–64.
- Foissner W.* Evaluating water quality using protozoa and saprobity indexes // *Protocols in protozoology* / Eds D. Lee, A.T. Soldo. — Lawrence: Society of Protozoologists, 1992a. — B 11.1–B 11.20.
- Foissner W.* The silver carbonate methods // *Protocols in protozoology* / Eds D. Lee, A.T. Soldo. — Lawrence: Society of Protozoologists, 1992b. — C-4.1–4.8.
- Foissner W.* Protargol methods // *Protocols in protozoology* / Eds D. Lee, A.T. Soldo. — Lawrence: Society of Protozoologists, 1992c. — C-6.1–6.8.
- Foissner W.* Basic light and scanning electron microscopic methods for taxonomic studies of ciliated protozoa // *Eur. J. Protistol.* — 1991. — **27**. — P. 313–330.
- Foissner W., Berger H., Blatterer H., Köhmann F.* Taxonomische und Ökologische Revision der Ciliaten des Saprobien-systems. — Band 4: Gymnostomatea, *Loxodes*, Suctorina. Informationsberichte des Bayer. — München: Landesamtes für Wasserwirtschaft, 1995. — H. 1. — 540 S.
- Foissner W.* An updated compilation of world soil ciliates (Protozoa, Ciliophora), with ecological notes, new records, and descriptions of new species // *Eur. J. Protistol.* — 1998. — **34**. — P. 195–235.

- Foissner W., Berger H., Schaumburg J.* Identification and ecology of limnetic plankton ciliates. — Munich: Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft, 1999. — 793 p.
- Foissner W., Foissner I.* Fine structure and systematic position of *Enchelyomorpha vermicularis* (Smith, 1899) Kahl, 1930, an anaerobic ciliate (Protozoa, Ciliophora) from domestic sewage // Acta protozool. — 1995. — **34**. — P. 21–34.
- Fox D.P., Hill B.C., Spoon D.M., Chapman G.B.* Transmission and scanning electron microscopy of the evaginative budding process in *Heliophrya* sp. (Ciliata, Suctoria) // J. Protozool. — 1988. — **35**, N 1. — P. 4–12.
- Fraipont J.* Recherches sur les Acinetiens de la cote d'Ostende. P. 1 // Bull. Acad. roy. sci. lettres beaux arts Belg. — 1877. — **44**. — P. 770–814.
- Fraipont J.* Recherches sur les Acinetiens de la cote d'Ostende. P. 2 // Ibid. — 1878a. — **45**. — P. 247–287.
- Fraipont J.* Recherches sur les Acinetiens de la cote d'Ostende. P. 3 // Ibid. — 1878b. — **45**. — P. 287–297.
- Fraipont J.* Recherches sur les Acinetiens de la cote d'Ostende. P. 4 // Ibid. — 1878c. — **45**. — P. 475–516.
- Fric A., Vavra V.* Untersuchungen über die Fauna der Gewässer Böhmens. 4. Die Thierwelt des Unterprocmitzer und Gatterschlagler Teiches als Resultat der arbeiten an der Übertragbaren Zoologischer Station // Arch. natur. Landesdurchforsch. Bohmen. — 1894. — **9**, N 2. — S. 3–124.
- Fukui T., Morishita I.* About suctoria in activated sludge // Tansui-Seibutsu (Freshwater Organisms). — 1962. — **8**. — P. 3–7.
- Gajewskaja N.S.* Morphologie und Systematik der Infusorien des Baikalsee // Zoologica. — 1933. — **32**, N 1–5. — S. 1–298.
- Ghosh E.* Two new suctoria from sewer water // J. R. Microsc. Soc. London. — 1929. — **3**, N 49. — P. 222–223.
- Gönnert R.* Über Systematik, Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Parasiten einiger Dendrosomidae nebst Beschreibung zweier neuer Suktorien // Arch. Protistenk. — 1935. — **86**, N 1. — S. 113–154.
- Goodrich J.R., Jahn T.L.* Epizoic Suctoria (Protozoa) from turtles // Trans. Amer. Microsc. Soc. — 1943. — **62**. — P. 245–253.
- Grell K.G.* Parasiten und Rauber von *Ephelota gemmipara* (Suctoria) // Institut für den Wissenschaftlichen film. — 1967. — S. 117–126.
- Grell K.G., Meister A.* Die Ultrastruktur von *Acinetopsis rara* Robin (Suctoria). 1. Tentakeln und Nahrungsaufnahme // Protistologica. — 1982. — **18**, N 1. — S. 67–84.
- Grell K.G., Meister A.* Beiträge zur Ultrastruktur der Konjugation von *Ephelota gemmipara* R. Hertwig (Suctoria) // Ibid. — 1984. — **20**, N 1. — S. 65–68.
- Grell K.G., Benwitz G.* Die Ultrastruktur von *Ephelota gemmipara* Hertwig und *E. plana* Wailes (Suctoria): ein Vergleich. 1. Die adulte form // Ibid. — 1984. — **20**, N 2. — S. 205–233.
- Grigorovich I.A., Dovgal I.V., MacIsaac H.J., Monchenko V.I.* *Acineta nitocrae*: a new epizoic on the non-indigenous harpacticoid copepods, *Nitocra hibernica* and *N. incerta*, in the Laurentian Great Lakes // Arch. Hydrobiol. — 2001. — **152**, N 1. — P. 161–176.
- Gruber A.* Die Protozoa des Hafens von Genue // Nova Acta der Kls. Leop.-Carol // Deutschen Akademie der Naturforscher. — 1884. — **46**, N 1. — S. 473–539.
- Guhl W.* Beiträge zur Systematik, Biologie und Morphologie der Epistylidae (Ciliata, Peritricha) // Arch. Protistenk. — 1979. — **121**. — S. 417–483.
- Guhl W.* Beitrag zur Kenntnis der Ciliatenfauna verschiedener Belebtschlamm mit besonderer Berücksichtigung der Früherkennung von Blah- und Schwimmschlamm-Bildung an der Variabilität peritricher Ciliaten // Ibid. — 1985. — **129**. — S. 203–238.
- Guilcher I.* *Discophrya piriformis* n. sp. et son mode de bourgeonnement // C. R. Acad. Sci. Paris. — 1947. — **225**. — P. 72–74.
- Guilcher I.* Affinités structurales des bourgeons migrants d'infusoires acinetiens // Ibid. — 1948a. — **226**. — P. 958–960.
- Guilcher I.* Morphogenese chez l'Acinetien *Ephelota gemmipara* Hertw. // Bull. Soc. Zool. France. — 1948b. — **73**, N 1. — P. 24–27.
- Guilcher I.* Morphogenese et morphologie comparee chez les cilies gemmipares: Chonotriches et Tentaculifères // Ann. Biol. — 1950a. — **26**. — P. 465–478.
- Guilcher I.* Sur quelques Acinetiens nouveaux ectoparasites de copepodes Harpacticides // Arch. zool. exp. et gen. — 1950b. — **87**, N 1. — P. 24–30.
- Guilcher I.* Contribution à l'étude des Cilies Gemmipares, Chonotriches et Tentaculifères // Ann. Sci. Nat. (Zool.). 11^e ser. — 1951. — **13**, N 1. — P. 33–132.

- Haeckel E.* Generelle Morfologie der Organismen. 2. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. — Berlin: G. Reimer, 1866. — 622 S.
- Haller G.* Beiträge zur Kenntnis der «Laemodipodes filiformes» // Zeitschr. wiss. Zool. — 1880. — **33**. — S. 350—422.
- Hamilton J.M., Jahn T.L.* *Squalorophrya stenostyla*, a new species of Suctorea (Protozoa, Ciliophora) // Trans. Amer. Microsc. Soc. — 1947. — **67**, N 2. — P. 206—207.
- Hartog M.A.* On an undescribed Acinetan (*Podophrya infundibulifera*) // Proc. Manchester Liter. and Philosoph. Soc. — 1880. — **19**. — P. 41—42.
- Hartog M.A.* Notes on Suctoria. 1. Preliminary note on the «*Acineta ferrum-equinum*» of Zenker // Arch. Protistenk. — 1902. — **1**. — P. 372—374.
- Hauser M.* Fein-Struktur von *Paracineta limbata* // Z. Zellforsch. — 1970. — **106**. — S. 584—614.
- Hauser M.* The intranuclear mitosis of the ciliates *Paracineta limbata* and *Ichthyophytirus multifilis*. 1. Electron microscope observations on pre-metaphase stages // Chromosoma. — 1972. — **36**. — P. 158—175.
- Hauser M., van Eys H.* Microtubules and associated microfilaments in the tentacles of suctorian *Heliophrya ercharidi* Matthes // J. Cell Sci. — 1976. — **20**, N 3. — P. 589—617.
- Hausmann K.* Extrusive organelles in protists // Int. Rev. Cytol. — 1978. — **52**. — P. 197—276.
- Hausmann K., Hülsmann N.* Ultrastructural and functional aspects of static and motile systems in two taxa of the Alveolata: Dinoflagellata and Ciliata // Protistology. — 2010. — **6**, N 3. — P. 139—146.
- Heckmann R.A.* Comparative morphology and host-parasite studies of *Thichophrya clarki* (n. sp.) on cutthroat trout (*Salmo clarki*) // Diss. Abstr. — 1970. — **31B**. — P. 3072.
- Hentschel E.* Biologische Untersuchungen über den tierischen und pflanzlichen Bewuchs im Hamburger Hafen // Hamburg Zool. Museum Mitteilungen. — 1916. — **33**. — S. 22—71.
- Hertwig R.* Über *Podophrya gemmipara* nebst Bemerkungen zum Bau und zur systematischen Stellung der Acineten // Morpholog. Jahrbuch. — 1876. — **1**, N 1. — S. 20—82.
- Hickson S.J.* The Infusoria of Corticata Heterocariota // A Treatise on Zoology. 1, 2. Introduction and Protozoa. — London: Black, 1903. — P. 361—426.
- Hickson S.J., Wadsworth J.T.* *Dendrosoma radians* Ehrb. // Quart. J. Microsc. Sci. (N. S.). — 1909. — **54**. — P. 141—183.
- Hitchen E.T., Butler R.D.* Ultrastructural studies of the commensal suctorian *Choanophrya infundibulifera* Hartog. 1. Tentacles structure, movement and feeding // Z. Zellforsch. — 1973a. — **144**, N 1. — P. 37—57.
- Hitchen E.T., Butler R.D.* Ultrastructural studies of the commensal suctorian, *Choanophrya infundibulifera* Hartog. 2. Tentacle morphogenesis // Ibid. — 1973b. — **144**, N 1. — P. 59—73.
- Holm F.* Über die Suctorien in der Elbe bei Hamburg und ihre Lebensbedingungen // Arch. Hydrobiol. Suppl. — 1925. — **4**, N 3/4. — S. 389—440.
- Holt E.W.Z.* Additions to the Invertebrate Fauna of St. Andrew's Bay // Ann. Natur. History. Ser. 6. — 1891. — **8**, N 44. — P. 182—184.
- Holt P.A., Corliss J.O.* Pattern variability in microtubular arrays associated with the tentacles of *Actinobolina* (Ciliata: Gymnostomatida) // J. Cell Biol. — 1973. — **58**. — P. 213—219.
- Hsiung T.S.* Suctoria of the large intestine of the horse: *Allantosoma intestinalis* Gass., *A. dicorniger*, sp. nov., and *A. brevicorniger*, sp. nov. // Iowa State Coll. J. Sci. — 1928. — **3**, N 1. — P. 101—103.
- Hsiung T.S.* Some new ciliates from the large intestine of the horse // Trans. Amer. Microsc. Soc. — 1930a. — **49**, N 1. — P. 34—41.
- Hsiung T.S.* A monograph on the Protozoa of the large intestine of the horse // Iowa State Coll. J. Sci. — 1930b. — **5**, N 4. — P. 359—423.
- Hull R.P.* The morphology and life cycle of *Solenophrya micraster* Penard, 1914 // J. Protozool. — 1954. — **1**. — P. 93—104.
- Hull R.P.* Protozoology. — New York: Prenrige-Hall Inc., 1956. — 682 p.
- Hull R.P.* Studies on suctorian Protozoa: The mechanism of ingestion of prey cytoplasm // J. Protozool. — 1961. — **8**, N 4. — P. 351—359.
- Huxley T.H.* A manual of the anatomy of invertebrated animals. — New York: Appleton and co., 1878. — 596 p.
- Ingole B., Singh R., Sautya S. et al.* Report of epibiont *Thecacineta calix* (Ciliophora, Suctorea) on deep sea *Desmodora* (Nematoda) from the Andaman Sea, Indian Ocean // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. Biodiversity Records. — 2009. — N 6447. — P. 1—4.

- Ivasik V., Kulakovskaja O.* Parasiti biljojednih riba na nekim ribnjacarstvima zapadne oblasti Ukrajine // Ribar. Jugosl. — 1967. — 22, N 5. — P. 134—135.
- Jurand A., Bomford R.* The fine structure of the parasitic suctorian *Podophrya paramecium* // J. Microsc. (Gr. Brit.). — 1965. — 4. — P. 509—522.
- Kahl A.* Urtiere oder Protozoa I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). 1. Allgemeiner Teil und Prostomata // Tierwelt Deut. — 1930. — 18. — S. 1—180.
- Kahl A.* Über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Suctorien zu den Prostomen Infusorien // Arch. Protistenk. — 1931. — 73. — S. 423—481.
- Kahl A.* Suctoria // Grimpe G. und Wagler E: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. — 1934. — Lief 26, 11, N 5. — S. 184—226.
- Keiser A.* Die sessilen peritrichen Infusorien und Suctorien von Basel und Umgeburg // Rev. suisse zool. — 1921. — 28. — S. 221—341.
- Kellicott D.S.* Observations on some freshwater infusoria. With description of a few species regarded as new // Proc. Amer. Microsc. Soc. — 1885. — 8. — P. 38—47.
- Kellicott D.S.* Notice of some freshwater infusoria, with remarks on collecting and preserving these delicate animals // The Microscope. — 1887. — 7. — P. 226—233.
- Kent W.S.* A manual of the Infusoria, including a description of all known Flagellata, Ciliated and Tentaculiferous Protozoa // British and foreign, and an account of the organization and affinities of the sponges. — London, 1880. — Vol. 1. — P. 1—472.
- Kent W.S.* A manual of the Infusoria, including a description of all known Flagellata, Ciliated and Tentaculiferous Protozoa // British and foreign, and an account of the organization and affinities of the sponges. — London, 1881. — Vol. 2. — P. 473—913.
- Kent W.S.* A manual of the Infusoria, including a description of all known Flagellata, Ciliated and Tentaculiferous Protozoa // British and foreign, and an account of the organization and affinities of the sponges. — London, 1882. — Vol. 3. — P. 1—51.
- Kitching J.A.* Observation on the mechanism of feeding in the suctorian *Podophrya* // J. Exp. Biol. — 1952. — 29, N 2. — P. 255—266.
- Kobayashi T., Nakano N., Muto T., Endo Y.* Grows characteristics of *Ephelota gigantea*: a pest to seaweed culture along the Northeastern coast of Japan // Acta protozool. — 2011. — 50. — P. 339—343.
- Koch G.* Zwei Acineten auf *Plumularia setacea* Ellis. — Jena: Hermann Dabis, 1876. — S. 1—15.
- Konstantynenko L.A., Dovgal I.V.* The nutrition rates in peritrichous ciliates (Ciliophora, Peritrichia) under conditions of the treatment facilities of Zhytomir (Ukraine) // Natura Monten. — 2009. — 8, N 2. — P. 51—61.
- Kormos J.A.* A *Prodiscophrya collini* (Root) ivari ketalakudaga es konjugacioja // Allatt. Kozl. — 1935a. — 32, N 3—4. — P. 152—168.
- Kormos J.A.* Adatok a Suctoriusok fejlodesenek ismeretchez // Matematikai es termesztudományi értesito. — 1935b. — 53. — P. 522—541.
- Kormos J.A.* Fejlodestani vizsoga latok a Szivokasokon (Suctoria). — Budapest: A magyar tudomanios Akad. kiadase, 1938a. — P. 1—95.
- Kormos J.A.* A szivorkasok (Suctoria) szivcsouveinek szerke zete es mukodese // Allatt. Kozl. — 1938b. — 35. — P. 130—153.
- Kormos J.A., Kormos K.* Die entwicklungsgeschichtlichen Grundlagen des Systems der Suctorien. I. // Acta zool. Acad. sci. hung. — 1957. — 3, N 1—2. — S. 147—162.
- Kormos J.A., Kormos K.* Über die *Pseudogemma*-Frage // Ibid. — 1958. — 4, N 1—2. — S. 157—166.
- Kormos K.* Die Biologie von *Urnula*. *Urnula turpissima* n. sp. // Ibid. — 1958. — 4, N 1—2. — S. 167—189.
- Kormos J.* Remarks on members of the suctorian family Discophryidae. 2. *Cyclophrya katharinae* n. sp. // J. Protozool. (Suppl.). Abstract. — 1960. — 7, N 86. — P. 22.
- Kornilova O.A.* *Strelkowella urunbasiensis* gen. et sp. n. (Suctoria, Allantosomatidae) from the hindgut of the yakut horse // Вестн. зоологии. — 2004. — 38, № 6. — С. 69—73.
- Kornilova O.A.* New life for old collections of ciliates // Protistology. — 2007. — 5, N 1. — P. 44.
- Kudo R.R.* Protozoology. — 3th ed. — Thomas: Springfield, 1946. — 778 p.
- Lachmann J.* Neue Infusorien // Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der Preussischen Rheinlande und Westfalens. — 1859. — 16. — S. 91—94.

- Lanners H.* The ultrastructure of the attachment of the suctor *Heliophrya erhardi* to the substrate: homologies to other suctorians // Protistologica. — 1978. — **14**, N 4. — P. 467–474.
- Lankester R.E.* Zoological articles contributed to the «Encyclopaedia Britannica». — Edinburgh; New York: A. and C. Black; C. Scribner's sons, 1891. — 195 p.
- Lee R.E., Kurgens P.* Relationship between the flagellates and the ciliates // Microbiol. Revs. — 1992. — **56**. — P. 529–542.
- Lee R.E., Kurgens P., Mylnikov A.P.* Feeding apparatus of the colourless flagellate *Katablepharis* (Cryptophyceae) // J. Phycol. — 1991. — **27**. — P. 725–733.
- Li C.W., Chen J.Y., Lipps J.H. et al.* Ciliated protozoans from the Precambrian Doushantuo formations, Wengsen, South China // Geol. Soc. Spec. Publ. — 2007. — **286**. — P. 151–156.
- Li L.* Studies on a new species of *Trichophrya* (Suctorina), *Trichophrya variformis* sp. nov. from the gills of *Ctenopharyngodon idellus* // Acta hydrobiol. Sinica. — 1985. — **9**, N 4. — P. 383–388.
- Li L.* Studies on a new suctorian species, *Trichophrya bivacuola* sp. nov. parasitized on *Megalobrama amblycephala* // Ibid. — 1993. — **17**, N 1. — P. 83–87.
- Lom J., Kozloff E.* The ultrastructure of *Phalacrocleptes verruciformis* an unciliated ciliate parasiting the polychaete *Schizobranchia insignis* // J. Cell Biol. — 1967. — **33**. — P. 355–364.
- Lom J., Kozloff E.* Observations on the ultrastructure of the suctorial tube of ancistrocomid ciliates // Folia parasitol. — 1968. — **15**, N 4. — P. 291–308.
- Lom J., Kozloff E.* Ultrastructure of the cortical regions of ancistrocomid ciliates // Protistologica. — 1969. — **5**, N 2. — P. 173–192.
- Lopez-Ochoterena E.* Mexican ciliated protozoa. 3. *Hypophrya fasciculata* gen. nov. sp. nov. (Ciliata, Suctorida) // J. Protozool. — 1964. — **11**, N 2. — P. 222–224.
- Lynn D.H.* Fine structural specializations and evolution of carnivory in *Bresslaia* (Ciliophora: Colpodida) // Trans. Amer. Microsc. Soc. — 1979. — **98**. — P. 353–368.
- Lynn D.H., Foissner W.* The feet of *Pseudochlamydonellopsis plurivacuolata* (Ciliophora, Cyrtophorida) and a brief review of tentacle-like structures of ciliates // Eur. J. Protist. — 1994. — **30**. — P. 423–430.
- Lynn D.* The ciliated protozoa. Characterization, classification and guide to the literature. — Springer, 2008. — 605 p.
- Maccagno T.* Sulla morfologia di *Stylocometes digitatus* Stein, acinete asellicola // Bull. Mus. Zool. Anat. comp. Torino. — 1934. — **44**. — P. 327–334.
- Mariño-Pérez R., Mayén-Estrada R., Dovgal I.V.* *Periacineta mexicana* n. sp. (Ciliophora, Suctorina, Discophryida), epizoic on mexican backswimmers of the genus *Buena* (Insecta, Hemiptera, Notonectidae) // J. Eukaryot. Microbiol. — 2010. — **57**, N 5. — P. 435–443.
- Mariño-Pérez R., Dovgal I.V., Mayén-Estrada R.* New records of suctorians (Ciliophora: Suctorina) as epibionts of aquatic true bugs (Hemiptera: Prosorrhyncha: Nepomorpha) from two regions: Mexico and Eastern Europe // Zootaxa. — 2011a. — N 2798. — P. 48–60.
- Mariño-Pérez R., Mayén-Estrada R., Macip-Ríos R., Dovgal I.V.* Morphometric variations of *Discophrya elongata* (Ciliophora, Suctorea) attached to two different species of aquatic true bugs (Hemiptera: Prosorrhyncha: Nepomorpha) // Вестн. зоологии. — 2011b. — **45**, № 5. — С. 421–427.
- Maskell W.M.* New freshwater Infusoria of Wellington district // Trans. New Zealand Ins. — 1886. — **19**. — P. 49–61.
- Maskell W.M.* New freshwater Infusoria of Wellington district // Ibid. — 1887. — **20**. — P. 3–19.
- Matthes D.* Suktorienstudien. 1. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Discophrya* Lachmann // Arch. Protistenk. — 1954a. — **99**, N 4. — S. 187–226.
- Matthes D.* Suktorienstudien. 2. Über obligatorisch symphorionte *Discophrya*-Arten // Zool. Anz. — 1954b. — **152**, N 5–6. — S. 105–121.
- Matthes D.* Suktorienstudien. 3. *Discophrya lichtensteinii* (Claparede & Lachmann, 1858) Collin 1912, ein an Halipliden und Dytisciden gebundenes Suktoria // Ibid. — 1954c. — **152**, N 9–10. — S. 252–262.
- Matthes D.* Suktorienstudien. 4. Neue obligatorisch symphorionte mit Wasserkafern vergesellschaftete *Discophrya*-Arten // Ibid. — 1954d. — **153**, N 3–4. — S. 76–88.
- Matthes D.* Suktorienstudien. 6. Die Gattung *Heliophrya* Saedeleer & Tellier, 1929 // Arch. Protistenk. — 1954e. — **100**, N 1. — S. 143–152.
- Matthes D.* Suktorienstudien. 7. *Discophrya buckei* (Kent), eine formenreiche Art der Linguifera-Gruppe // Zool. Anz. — 1954f. — **153**, N 9–10. — S. 242–250.
- Matthes D.* Suktorienstudien. 8. *Thecacinetia calix* (Schroder, 1907) (Thecacinetidae nov. fam.) und ihre Fortpflanzung durch Vermoid-Schwärmer // Arch. Protistenk. — 1956. — **101**, N 4. — S. 477–528.

- Matthes D., Stiebler G.* Susswassersuktorien auf Arachniden // *Ibid.* — 1970. — **112**, N 1—2. — S. 65—70.
- Matthes D.* Beitrag zur Kenntnis von *Sylocometes digitatus* (Stein, 1859) 1867 // *Zool. Anz.* — 1972. — **189**, N 5—6. — S. 357—367.
- Matthes D., Guhl W.* Sessile Ciliaten der Flusskrebse // *Protistologica.* — 1973. — **9**, N 4. — S. 459—470.
- Matthes D., Plachter H.* Suctorien der Gattung *Discophrya* als Symphorionten von *Helophorus* und *Ochthebius* als Traeger symbiontischer Bakterien // *Ibid.* — 1975. — **11**, N 1. — S. 5—14.
- Matthes D.* Sesshafte Wimpertiere. — Leipzig: A Ziemsen Verlag, 1982. — 120 S.
- Matthes D., Rebhan H.* *Tokophrya manueli* n. sp., ein neues Suktor aus Main-Donau-Kanal // *Arch. Protistenk.* — 1983. — **127**, N 4. — S. 383—386.
- Matthes D., Guhl W., Haider G.* Suctoria und Urceolaridae // *Protozoenfauna.* — Stuttgart etc.: Gustav Fisher Verlag, 1988. — Bd. 7/1. — 309 S.
- Maupas E.* Sur l'organisation et le passage al'etat mobile de la *Podophrya fixa* // *Arch. zool. exp. et gen.* — 1876. — **5**. — P. 401—428.
- Maupas E.* Contribution a l'etude des Acinetiens // *Ibid.* — 1881. — **1**, N 9. — P. 299—368.
- Mayer P.* Protozoa // *Zool. Jahrb.* — 1902. — S. 1—16.
- Mazzarelli G.* *Caprina aurantiaca* n. gen n. sp. di Ciliato della famiglia delle Urceolariidae, parassita delle branchie degli agoni // *Rivista mensile di Pesca, Milano.* — 1906. — **8**. — P. 205—208.
- Mereschkowsky C.* On some new or little-known Infusoria // *Ann. Mag. Nat. Hist.* — 1881. — **7**. — P. 209—219.
- Mereschkowsky C.* Les Suctocilies, nouveau groupe d'Infusoria, intermediaires les Cilies et les Acinetiens // *Comp. Rend. Acad. Sci.* — 1882. — **95**. — P. 1232—1234.
- Mereschkowsky C.* Sur les Infusoires Suctocilies // *Ibid.* — 1883. — **96**. — P. 276—279.
- Mecznikow E.* Uber die Gattung *Sphaerophrya* // *Arch. Anat., Physiol. und wiss. Med.* — 1864. — N 2. — S. 258—261.
- Mignot J.P., Puytorac P.* Ultrastructure corticale de l'Acinetien *Discophrya pyriformis* Guilcher aux sreses embryonnaire et adulte // *C. R. Acad. Sci. Paris.* — 1968. — **266**. — P. 497—499.
- Millechia L.L., Rudzinska M.A.* The permanence of the infraciliature in Suctoria: an electron microscopic study of pattern formation in *Tokophrya infusionum* // *J. Protozool.* — 1972. — **19**, N 3. — P. 473—483.
- Moawad T.I.S.* *Flectacineta* (Ciliophora: Suctoria) from Egypt: New records and new species // *Ital. J. Zool.* — 2010. — **77**, N 2. — P. 149—158.
- Moebius K.* Bruchstücke einer Infusorien Fauna der Kieler bucht // *Arch. Naturgesch.* — 1888. — **54**. — S. 81—116.
- Mogensen M.M., Butles R.D.* Cytological studies of *Trichophrya rotunda* (Hentschel) // *J. Protozool.* — 1984. — **31**, N 1. — P. 101—111.
- Mogensen M.M., Butler R.D.* Electrically induced tentacle contraction in the suctorian protozoon *Trichophrya collini* // *Protoplasma.* — 1989. — **148**, N 1. — P. 33—40.
- Motas C.* Contribution a la connaissance des Hydracariens francais particulierement du Sud-Est de la France // *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble.* — 1928. — **20**. — P. 49—164.
- Müller O.F.* Vermium terrestrium et fluviatilium, seu animalium infusorium, helminticorum et testaceorum, non marinorum, succincta historia. — Heineck et Faber, Havniae et Lipsiae, 1773. — 135 p.
- Müller O.F.* Animalcula Infusoria fluviatilia et marina quae detexite etc. — Havniae et Lipsiae, 1786. — 367 p.
- Nerad T.A., Daggett P.-M.* Cultivation of suctorians // *Protocols in protozoology* / Eds D. Lee, A.T. Soldo. — Lawrence: Society of Protozoologists, 1992. — A.45.1—45.3.
- Nozawa K.* Some new freshwater Suctoria // *Ann. zool. japon.* — 1938. — **17**, N 3. — P. 247—259.
- Nozawa K.* Two new species of the fresh-water Suctorians, *Pottsia* and *Metacineta* // *Ibid.* — 1939. — **18**, N 1. — P. 58—64.
- Nozawa K.* Some notes on a suctorian *Tokophrya quadripartita* (Claparede et Lachmann) // *Ibid.* — 1941. — **20**. — P. 146—150.
- Nusbaum-Hilarowicz J.* Spis wymoczkow (Infusoria) znalezionych przez Dra. W.-L. Wietrzykowskiego w wodach Stacji biologicznej w Drosdowicach pod Grodkiem Jagiellonskim podczas

- wiosny w r. 1914 // Rozpr. Wiodom. Museum Dzieduzyskich. — 1915. — 2, N 1—2. — P. 102—106.
- Nutting C.* Description of supposed new species of Acinetan // Amer. Natur. — 1888. — 22. — P. 13—17.
- Opinion* 1778. *Acineta* Ehrenberg, [1834] and *Tokophrya* Bütschli, 1889 (Ciliophora, Suctoria): conserved, and *Acineta tuberosa* Ehrenberg, [1834] and *Podophrya quadripartita* Claparede & Lachmenn, 1859 (currently *Tokophrya quadripartita*): specific names conserved // Bull. Zool. Nomenclature. — 1994. — 51, N 3. — P. 268—270.
- Oppenheim R.M.H.* Oerdieren — Protozoa. Zuiginfusoriën — Suctoria. — Amsterdam, 1957. — 20 p.
- Oppenheim R.M.* Oerdieren — Protozoa. Zuiginfusorien — Suctoria. — Amsterdam: Bewerkt door A.G. Vorstman, 1976. — 40 p.
- Ostroumoff A.* Liste detous les Protozoaires de la Mer Noire // Congress Int. Zool. Moscou. — 1893. — 2. — P. 154—158.
- Pallas P.S.* Elechus Zoophytorum sistens generum adumbrationes generaliores et specierum cognitarum succinctas descriptiones. — Hagae: Petrum van Cleef, 1766. — 451 p.
- Parona C.* Delle Acinetine in generale ed in di particolare una nuova forma (*Acineta dibdalteria* n. sp.) // Boll. sci., Pavia. — 1881. — 3. — P. 79—85.
- Patterson D.J.* Protozoa: Evolution and Systematics // Progress in Protozoology. Proc. IX Int. Congress of Protozool. — 1994. — P. 1—14.
- Paulin J.J., Corliss J.O.* Ultrastructural and other observation which suggest suctorian affinities for the taxonomically enigmatic ciliate *Cyathodinium* // J. Protozool. — 1969. — 16. — P. 216—223.
- Paulin J.J.* General comments on fixation of Protozoa for transmission electron microscopy // Protocols in protozoology / Eds D. Lee, A.T. Soldo. — Lawrence: Society of Protozoologists, 1992a. — C-16.1—16.2.
- Paulin J.J.* Preparation of cells for scanning electron microscopy // Protocols in protozoology / Eds D. Lee, A.T. Soldo. — Lawrence: Society of Protozoologists, 1992b. — C-19.1—19.3.
- Penard E.* Sur quelques Tentaculifères muscicoles // Arch. Protistenk. — 1914. — 34. — P. 277—294.
- Penard E.* Etudes sur les Infusoires tentaculifères // Memoires de la Societe de Physique ev d'Histoire Naturene de Geneve. — 1920. — 39, N 4. — P. 131—229.
- Perez C.* Sur un Acinetien nouveau *Lernaephrya capitata* n. g. n. sp. trouve sur le *Cordylophora lacustris* // C. R. Soc. Biol. Paris. — 1903. — 55. — P. 98—100.
- Perty M.* Zur Kenntnuss kleister Lebensformen nach Bau, Funktionen, Systematik, mit Specialverzeichniss der in der Schweiz beobachteten. — Bern: Jent et Reinert, 1852. — 228 S.
- Plachter H.* Licht — und rastelektronen-mikroskopische Untersuchung des Schwarmers von *Discophrya guilcheræ* Matthes 1954 (Suctoria, Ciliata) // Arch. Protistenk. — 1979. — 121, N 4. — S. 372—380.
- Plate L.* Untersuchungen einiger an den Kiemenblättern des *Gammarus pulex* lebenden Ektoparasiten // Zeitschr. wiss. zool. — 1886. — 43. — S. 175—241.
- Plate L.* Studien über Protozoen // Zool. Jahrb. — 1888. — 3. — S. 135—200.
- Precht H.* Epizoen der Kieler Bucht // Nova Acta Leopoldina Halle. N.F. — 1935. — 3, N 15. — S. 405—474.
- Pritchard A.* A history of infusorial animalcules, living and fossils. — London: Whittaker and co., 1852. — 704 p.
- Pritchard A.* History of the Infusoria. — 4th ed. — London: Whittaker and co., 1861. — 968 p.
- Prost M.* Badania nad pierwotniakami pasozytnymi skrzeli ryb. 1. *Trichophrya intermedia* sp. n. na skrzelach narybku lososia // Ann. Univ. Mariae Curia-Skladowska. Sectio C. Biologia. — 1952. — 6, N 12. — P. 379—386.
- Puytorac P. de, Batisse A., Deroux G. et al.* Proposition d'une nouvelle classification du phylum des protozoaires Ciliophora Doflein, 1901 // C. R. Acad. Sci. Ser. 3. — 1993. — 316, N 8. — P. 716—720.
- Puytorac P. de* (Ed.). Traite de Zoologie. Anatomie, systematique, biologie. Tome 2. Infusoires cilies. Fascicule 2. Systematique. — Paris etc.: Masson, 1994a. — 880 p.
- Puytorac P. de.* Sous-classe des Rhynchodia Chatton et Lwoff, 1939 // Traite de Zoologie. Anatomie, Systematique, Biologie. Tome 2. Infusoires cilies. Fascicule 2. Systematique. — Paris etc.: Masson, 1994b. — P. 475—492.
- Raabe Z.* Zarys protozoologii. — Warszawa: Panstwowe wydawnictwo naukowe, 1964. — 281 p.

- Rieder J. Beitrag zur Kenntnis der Süßwasser-Suctorien und Revision der Schweizer Suctorien-Fauna // Rev. suisse zool. — 1936a. — **43**, N 2. — S. 359–395.
- Rieder J. Biologische und ökologische Untersuchungen an Süßwasser-Suctorien // Arch. Naturgesch. (N. F.). — 1936b. — **5**. — S. 137–214.
- Rieder J. Critical revision of the literature and new communications of the genus *Metacineta* Butschli (Protozoa; Suctoria) with proposal of a consequential taxonomy // Arch. Protistenk. — 1985. — **130**, N 3. — S. 201–287.
- Rieder J. Bekannte und neue Befunde betreffend die Gattungen *Cyclophrya* und *Heliophrya* (Protozoa, Suctoria) // Arch. Hydrobiol. (Suppl.). — 1988. — **81**, N 1. — S. 69–101.
- Riley J.L., Katz L.A. Wide spread distribution of extensive chromosomal fragmentation in ciliates // Mol. Biol. and Evol. — 2001. — **18**. — P. 1372–1377.
- Rudzinska M.A., Porter K.R. Submicroscopic morphology of structures involved in the feeding of *Tokophrya infusionum* // Proc. Soc. Protozool. — 1953. — **4**. — P. 9.
- Rudzinska M.A. Internalization of macromolecules from the medium in Suctoria // J. Cell Biol. — 1980. — **84**. — P. 172–183.
- Rudzinska M.A. The fine structure and function of the tentacle in *Tokophrya infusionum* // Ibid. — 1965. — **25**. — P. 459–477.
- Rudzinska M.A. The influence of food on the reproduction rate and longevity of a suctorian (*Tokophrya infusionum*) // Proc. Amer. Soc. Protozool. — 1950. — **1**. — P. 3.
- Rudzinska M.A. Ultrastructural localisation of acid phosphatase in feeding *Tokophrya infusionum* // J. Protozool. — 1972. — **19**, N 4. — P. 618–629.
- Saedeleer H. de, Tellier L. *Heliophrya collini* gen. n., sp. n., acinetien d'eau douce // Ann. Soc. roy zool. belg. — 1930. — **60**. — P. 12–15.
- Sand R. Les Acinetiens // Ann. Soc. Belg. Microsc. — 1895. — **19**. — P. 121–187.
- Sand R. Etude monographique sur la groupe des Infusoires tentaculifères // Ibid. — 1899. — **24**. — P. 57–189.
- Sand R. Etude monographique sur la groupe des Infusoires tentaculifères. — Bruxelles: Alfred Castaigne, 1901. — 441 p.
- Santhakumari V. Two new species of suctorians. *Acineta satyanandani* sp. nov. and *Paracineta karunokarani* sp. nov. on ostracods // Indian J. Fish. — 1986. — **33**, N 4. — P. 471–475.
- Šatkauskienė I., Vosyliūtė R. Microfauna of moss (Bryophyta: Bryopsida) from four regions of Lithuania // Acta Zool. lithuanica. — 2010. — **20**, N 3. — P. 225–231.
- Schewiakoff W. Ueber einige ecto- und endoparasitische Protozoen der Cyclopiden // Bull. Soc. Natur. Moscou. — 1893. — **1**. — S. 1–29.
- Schneider A. Fragments sur les Infusoires // Tablettes Zool. Poitiers. — 1886. — **1**. — P. 82–87.
- Schnepf E., Deichgräber G. «Myzocytosis», a kind of endocytosis with implications to compartmentation in endosymbiosis. Observations in *Paulsenella* (Dinophyta) // Naturwissenschaften. — 1984. — **71**, N 4. — P. 218–219.
- Schroder O. Die Infusorien der Deutschen sudpolar — Expedition // Ergebnisse der Deutschen Sudpolar Expedition 1901–1903. — 1907. — **9**. — S. 349–360.
- Schultz E. Beiträge zur Kenntnis marinen Suctorien. 1 // Zool. Anz. — 1931. — **96**. — S. 95–99.
- Schultz E. Beiträge zur Kenntnis marinen Suctorien. 5 // Ibid. — 1933. — **103**. — S. 327–329.
- Seravin L.N., Matveeva Z.P. Ultrastructure of the corical fibrillar systems of the marine ciliate *Helicoprordron gigas* Kahl, 1936 (Holotricha, Gymnostomatida) // Acta protozool. — 1971. — **9**. — P. 263–272.
- Seravin L., Gerassimova Z. A new macrosystem of ciliates // Ibid. — 1978. — **17**, N 3. — P. 399–418.
- Small E.B., Lynn D.H. Phylum Ciliophora Doflein, 1901 // An illustrated guide to the Protozoa / Eds J.J. Lee, S.H. Hutner, E.C. Bovee. — Kansas: Society of Protozoologists, 1985. — P. 393–575.
- Smith J.C. Notices on some undescribed infusoria, from the infusorial fauna of Louisiana // Trans. Amer. Microsc. Soc. — 1899. — **20**. — P. 51–56.
- Snoeyenbos-West O.L.O., Cole J., Campbell A. et al. Molecular phylogeny of phyllopharyngean ciliates and their group I introns // J. Eukaryot. Microbiol. — 2004. — **51**, N 4. — P. 441–450.
- Spero H.J. Phagotrophy in *Gymnodinium fungiforme* (Pyrrophyta): the peduncle as an organelle of ingestion // J. Phycol. — 1982. — **18**, N 3. — P. 356–360.

- Spoon D.M., Chapman G.B., Cheng R.S., Zane S.F.* Observation on the behaviour and feeding mechanisms of the suctorian *Heliophrya erhardi* (Rieder) Matthes preying on *Paramecium* // Trans. Amer. Microsc. Soc. — 1976. — **95**, N 3. — P. 443—462.
- Stankovic A., Borsuk P., Koper M., Weglenski P.* Studies on *Ephelota* sp., an epizotic suctorian found on Antarctic krill // Polar Biol. — 2002. — **25**, N 11. — P. 827—832.
- Stein F.* Untersuchungen über die Entwicklung der Infusorien // Arch. Naturgesch. — 1849. — **1**. — S. 92—148.
- Stein F.* Neue Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte und des feineren Baues der Infusionsthiere // Z. wiss. Zool. — 1852. — **3**. — S. 475—509.
- Stein F.* Die Infusionstiere auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht. — Leipzig: W. Engelmann, 1854. — 265 S.
- Stein F.* Der Organismus der Infusionstiere nach eigenen Forschungen in systematischer Reihenfolge bearbeitet. I. Abtheilung. Allgemeiner Theil und Naturgeschichte der hypotrischen Infusionsthiere. — Leipzig: W. Engelmann, 1859. — 206 S.
- Stein F.* Ueber der Eintheilung der Holotrichen Infusionsthiere nebst einigen neuen Gattungen und Arten aus dieser Ordnung // Sitzungsberichte der Königlichen Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften. — 1860. — S. 56—62.
- Stein F.* Der Organismus der Infusionstiere. — Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1867. — Bd. 2. — 355 S.
- Stella E., Salvadori F.B.* La fauna acquatica della grotta «di punta degli Stretti» (Monte Agrentario) // Atcho. Zool. Ital. — 1953. — **38**. — P. 441—483.
- Stevenson R.J.* Effects of current and conditions simulating autogenically changing microhabitats on benthic diatom immigration // Ecology. — 1983. — **64**, N 6. — P. 1514—1524.
- Stokes A.C.* Notices of new fresh-water Infusoria. 4 // Amer. Monthly Microsc. J. — 1885a. — **6**. — P. 183—190.
- Stokes A.C.* Some new Infusoria from American fresh waters // Ann. Mag. Nat. Hist. — 1885b. — **15**. — P. 437—449.
- Stokes A.C.* Notices of new fresh-water Infusoria // Proc. Amer. Phil. Soc. Philadelphia. — 1886. — **23**, N 124. — P. 562—568.
- Stokes A.C.* Notices of new fresh-water Infusoria // Ibid. — 1887. — **24**, N 126. — P. 244—255.
- Stokes A.C.* Notices of new fresh-water Infusoria // Ibid. — 1890. — **28**, N 132. — P. 74—80.
- Stokes A.C.* Notices of presumably undescribed Infusoria // Ibid. — 1894. — **33**. — P. 338—345.
- Strand E.* Miscellanea nomenclatorica zoologica et palaeontologica // Arch. Naturgesch. Berlin. — 1928. — **92**, N 8. — P. 30—69.
- Strouhal H.* Die in der Höhlen von Warmbod Villach, Karnten, festgestellten Tiere // Folia zool. hydrobiol. (Riga). — 1939. — **9**, N 2. — S. 247—290.
- Sundermann C.A., Paulin J.J.* Ultrastructural features of *Allantosoma intestinalis*, a suctorian ciliate isolated from the large intestine of the horse // J. Protozol. — 1981. — **28**, N 4. — P. 400—405.
- Sundermann C.A., Paulin J.J., Dickerson H.W.* Recognition of prey by Suctoria: The role of cilia // Ibid. — 1986. — **33**, N 4. — P. 473—475.
- Swarzewsky B.* Über die Knospbildung bei *Acineta gelatinosa* Buck. // Biol. Centralblatt. — 1908. — **28**, N 13. — S. 441—445.
- Swarzewsky B.* Sur Kenntnis der Baikalphrotistenfauna. Dia an der Baikalgammariden lebeden Infusorien. 1—6. 1. Dendrosomidae // Arch. Protistenk. — 1928a. — **61**. — S. 349—378.
- Swarzewsky B.* Sur Kenntnis der Baikalphrotistenfauna. Dia an der Baikalgammariden lebeden Infusorien. 1—6. 2. Dendrocometidae // Ibid. — 1928b. — **62**, N 1. — S. 41—79.
- Swarzewsky B.* Sur Kenntnis der Baikalphrotistenfauna. Dia an der Baikalgammariden lebeden Infusorien. 1—6. 3. Discophryidae // Ibid. — 1928c. — **63**, N 1—2. — S. 1—17.
- Swarzewsky B.* Sur Kenntnis der Baikalphrotistenfauna. Dia an der Baikalgammariden lebeden Infusorien. 1—6. 4. Acinetidae // Ibid. — 1929. — **63**, N 3. — S. 362—449.
- Van Hoven W., Gilchrist F.M.C., Stenson M.O.* Six new ciliated protozoan species of Trichostomatida, Entodiniomorphida and Suctorida from the intestine of wild african rhinoceroses // Acta protozool. — 1998. — **37**, N 2. — P. 113—124.
- Wailes G.H.* Canadian Pacific fauna. I. Protozoa. 1f. Ciliata. 1g. Suctoria. — Toronto: Univ. Toronto Press, 1943. — 46 p.
- Wang C.C., Nie Da Shu.* A survey of the marine protozoa of Amoy, Nanking Science soc. of China // Contrib. Biol. labor. Sci. Soc. China. Zool. ser. — 1932. — **8**, N 9. — P. 285—385.

- Weisse J.F.* Verzeichnis von 155 in St. Peterbourg beobachteten Infusorienarten // Bull. Ac. St. Petersburg. Cl. Phys.-math. — 1847. — **5**, N 15. — S. 226—230.
- Wessenberg H., Antipa G.* Capture and ingestion of *Paramecium* by *Didinium nasutum* // J. Protozool. — 1970. — **17**, N 2. — P. 250—270.
- Wietrzykowski W.L.* Nowy gatunek wymoczka *Discophrya copernicana* (n. sp.) z grupy Suctoria // Kosmos. — 1914. — **39**, N 7—12. — P. 666—669.
- Wright T.* Description of new Protozoa // Edinburg New Philosoph. J. New ser. — 1858. — **7**. — P. 276—281.
- Wrzesniowsky A.* Uber Infusorien and Beitrage zur Naturgeschichte der Infusorien // Z. wiss. Zool. — 1877. — **29**. — S. 267—323.
- Wu L., Feng W.S., Chen X.-R., Shen Y.-F.* Descriptions of five species of suctorid ciliate Protozoa first recorded in Chinese freshwater (Ciliophora, Kinetophragminophora, Suctorida) // Acta Zootax. Sinica. — 2006. — **31**, N 2. — P. 311—316.
- Yagiu R.* On the genus *Ephelota* (Ciliophora, Suctoria) from the coasts of Izu peninsula and Nijjima. — Tokyo: Hoikusha Publ. Comp., 1980. — 33 p.
- Zacharias O.* Faunistische und Biologische Beobachtungen am Gr. Ploner See // Forsch. Ber. Stat. Plon. — 1893. — **1**. — S. 1—52.
- Zenker W.* Beitrage zur Naturgeschichte der Infusorien // Arch. Mikrobiol. Anat. — 1866. — **2**. — S. 332—348.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ¹

- Abramis* 216
Acanthocyclops 202
americanus 202
gigas 202
vernalis 202
viridis 202
Acilius 130, 131, 138, 142, 147
canaliculatus 130
sulcatus 130, 131, 142
Acineta 11, 14–16, 19, 21, 24, 25, 29–31, 34, 36–38, 41, 45, 63, 71, 73, 74, 86–90, 92, 94–100, 102, 117–119, 124, 127, 129, 131, 136, 137, 142–145, 149, 152–155, 165, 169, 170–189, 192, 193, 197, 198, 201–203, 209, 222, 223
acuminata 86
alata 87
angularis 86
asiaci 127
benesaepta 185
bocqueti 192
branchicola 178, 179, 181, 182
calix 118
collini 174–176
complanata 192, 193
complatana 189, 192, 193
compressa 14, 24, 37, 41, 45, 172, 174, 175, 176, 222, 223
constricta 187
cothurnata 124, 129
crassipes 209
crenata 99, 100, 118, 119
cucullus 174, 176
cuspidata 89, 90
cyclopus 201
cylindrica 131
dibdaltheria 189
digitata 165
divisa 96
euchaetae 41
flava 174, 176
flexilis 86
flos 86
fluviatilis 36, 171, 174, 177
foetida 15, 171, 173, 178, 179, 184, 185
gammari 171, 180
gelatinosa 30, 31, 71–74, 202
globator 86, 87
grandis 15, 16, 172, 180, 181
harpacticicola 171, 181
hyphydri 136, 137
inclusa 102
infundibuliformis 187, 188
infusionum 202
karamani 92
lacustris 145
laomedae 172, 173
lemnarum 203
ligulata 153, 154
linguifera 16, 152, 153, 154
livadiana 95, 97, 98
lyngbyi 63
macrocaulis 89
maxima 174, 176
mystacina 86, 87
mystacina var. *longipes* 87
neapolitana 97
nieuportensis 184, 185
nitocrae 34, 171, 182
notonectae 144, 149
operculariae 142, 143, 153
ornata 171, 172, 183, 184
papillifera 14, 15, 174–176, 177
pappilifera 171, 174, 175, 222
paratuberosa 145
patula 14, 94, 96
periacinetoides 145
phryganidarum 203
poculum 172, 173, 184, 185
quadriloba 197
quadripartita 197
saifulae 95, 99, 100
semiorbis 87, 88
simplex 184, 185
stagnaliitis 86
sulcata 171, 172, 185, 186
tuberosa 11, 14, 15, 24, 29, 38, 41, 170–172, 174, 176, 178, 179, 184–186, 188, 198, 222
tuberosa f. *brevipes* 173
tuberosa var. *cucullus* 174, 176
tuberosa var. *foetida* 178
tubularia 173
urceolata 154, 155
wrzesniowskii 136–138
 Acinetidae 68
 Acinetaria 68
Acinetella 170, 171, 174
papillifera 174
 Acinetida 59, 63, 64, 168, 169
 Acinetidae 64, 169, 187, 191
Acinetides 42, 145, 154, 155, 170, 186–189, 222
gruberi 187, 188, 222
infundibuliformis 42, 187, 188, 189
lacustris 145
urceolata 154
varians 187
 Acinetina 11, 169
 Acinetinen 169
Acinetoides 12
 Acinetopsidae 64
Acinetopsis 26, 58, 59
rara 26
Actinobolina 48

¹ Жирным шрифтом отмечены страницы с рисунками приведенных видов.

- Actinobanchiidae 212, 213
Actinobanchium 213
Actinocyathula 21, 94, 99, 100
crenata 99, 100
Actinophrya 11
pedicellata 11
Actinophrys 70, 71
difformis 71
pedicellata 71
sol 71
Agabus 126, 130, 135, 138
Agrion 161, 176, 178, 204, 221
Alderia 84, 88, 94, 97, 98, 107, 108, 109
apiculosa 108, 109
ovata 97, 98
pyriformis 88, 98
Allantosoma 17, 22, 43, 78, 79
biseriale 43, 80
brevicorniger 17, 21, 82
cucumis 43, 79, **80**
dicorniger 81
intestinalis 17, 43, 78, **79**
lineare 17, 82
 Allantosomatida 69
 Allantosomatidae 41, 64, 70, 78
Allantoxena 78, 80
biseriale **80**
Alosa 216
Ambrysus 137
Anabaena 195
Anacaena 134
limbata 134
Anarma 213, 214
brevis 213, 214
Andrusovia 115
marina 115
Andrusoviella 14, 62, 63, 114, 115
marina 14, **115**
Anisarcon 144, 149
notonectae 149
Anodonta 130, 190
cygnea 130, 190
Anthacineta 186—188
infundibuliformis 188
Aphelocheirus 125, 133, 134, 221
aestivalis 133, 134, 221
Aphrodite 99
aculeata 99
Arcacineta 74, 75
Arcodiscophrya 144, 145
heraldica 144, 145
Arcosoma 43, 78, 81, 82
brevicorniger 43, 81, **82**
dicorniger 43, 81, **82**
lineare 43, 81, 82, **83**
Argyroneta 133, 147, 204
aquatica 133, 147, 204
Aristichthys 216
Armiacineta 194, 195
seticola 195
Arrenulus 207
globator 207
stecki 207
Asellacineta 84, 85, 90
rossica 85, 90
Asellicola 165
digitata 165
Asellus 88, 91, 166, 178, 199, 204, 221
aquaticus 88, 91, 166, 178, 199, 204, 221
hilgendorffii 91, 166
middendorfi 91
Askenasia 44
elegans 44
Astacus 127, 174, 179, 199
astacus 127, 199
fluviatilis 127
leptodactylus 127, 174, 179, 199
torrentium 127
Asterifer 22, 36, 114
faurei 22, **36**
 Asteriferidae 114
 Asteriferina 113, 114
 Astrosomatida 210
Autacineta 170, 171

Baikalodendron 219, 220
augustatum 220
Baikalophrya 219, 220
acanthogammari 220
gammari 220
Barbus 216
capito 216
Basycladia 191, 206, 214
crassa 191, 206, 214
Basitokophrya 194, 195
Beckmania 84, 85
baikalensis 85
 Beckmaniidae 84
Berosus 142, 143, 150, 151
Bithynia 133, 147, 208, 209
tentaculata 208, 209
Bodo 45, 52
caudatus 45
Brachinotus 174
sexdentatus 174
Brachyonus 173, 197, 198
tuberosus 173, 197, 198
Brychius 137, 150

Caligus 113
rapax 113
Calix 144, 149
notonectae 149
Cambarus 127
affinis 127
Campanella 200
umbellaria 200
Canellana 170
Canthocamptus 183
staphylinus 183
Caprinia 215—217
aurantiaca 215—217
Capriniana 16, 22, 26, 39, 43, 212, 215
aurantiaca 216, 217
bivacuola 216, 217
catostomi 216, 217
clarki 216, 217
ictaluri 216, 217
intermedia 216, 217
micropteri 216, 217
piscium 16, 22, 26, 39, 43, **216**, 217
salvelinus 217
sinensis 216, 217
variformis 216, 217
 Caprinianidae 212
 Caracatharinidae 143, 144
Carchesium 104, 200
aselli 200
polypinum 200
Carcinus 174, 179
maenas 179
mediterranneus 174
Caspihalacarus 103, 186
hyrcanus 186
 Catharinidae 143, 144
 Caviidae 68
Ceranium 174, 177
Ceratophyllum 88, 133, 159, 176—178, 199, 204
demersum 88, 133, 159, 176—178, 199, 204
Ceratotherium 79, 81
simum 79, 81
Cercopagis 174
pengoi 174
Chaetogammarus 164
ischus 164
Chelydra 191, 206, 214
serpentina 191, 206, 214
Chenophrya 36
wuchangensis 36
Chilodonella 44
Chilomonas 44
paramecium 44
Choanophrya 21, 24, 26, 58, 209, 210
infundibulifera 21, 24, 26, 209, **210**
 Choanophryidae 64, 169, 209
Chondrostoma 216
cyri 216
Chrysemis 191, 206, 214
picta bellii 191, 206, 214
scripta elegans 214
 Ciliata 12, 14, 48
 Ciliophora 5, 6, 46, 47, 49, 50, 59, 60
 Ciliostomatophora 61
Cladophora 99
Cletocamptus 182
retrogressus 182
Cletodes 119

- longicaudatus* 119
Coelambus 130, 137
impressopunctatus 137
Coenagrion 177, 178
Coleps 44
hirtus 44
Colpidium 44
campylum 44
srtiatum 44
Colymbetes 142
fuscus 142
Cometodendridae 64
Cometodendron 58
Conchacineta 94, 97, 98, 189, 190, 192, 193
complatana 193
ovata 97, 98
Contectiana 132
contecta 132
Copidognathus 40, 103, 186
brachystomus 103
fabriciusi 186
nautili 40
Cordylophora 174, 206
caspia 174, 206
Coregonus 216
albula 216
lavaterus 216
nasus 216
cylindraceus quadrilateralis 216
Corixa 149
Coronodiscophrya 123, 124
Coronodiscophryidae 122
Corynophrya 40, 62, 63, 99, 115
abissalis 40, 63
crenata 99
lyngbyi 62
marina 115
Corynophryidae 62–64
Cothurnia 84, 86, 174
havniensis 174
mystacina 84, 86
Crangon 179
crangon 179
Craspedophrya 157–160
erhardi 160
rotunda 158
rotunda f. *minima* 157, 159, 160
rotunda var. *sinuosa* 158
rotunda var. *typica* 158, 159
Crossacineta 170, 171, 183, 184
ornata 183
Cryptophryidae 169, 170
Ctenopharingodon 216, 217
idella 217
Cyathodiniida 58, 64, 68
Cyathodiniidae 41, 64
Cyathodinium 22, 28, 29, 47
conicum 29
Cyathodiscophrya 123, 124, 133, 135
gessneri 133
laccobii 135
Cyathodiscophryidae 122
Cybister 130, 137, 142, 155
lateralimarginalis 142, 155
Cyclidium 44
Cyclophrya 21, 23, 25, 38, 45, 155–157, 160, 161, 211, 223
erhardi 160
katharinae 160, 161
magna 23, 25, 38, 45, 155, 156, 160, 161, 211, 223
Cyclophryidae 155, 156, 157
Cyclops 200, 202, 210
albidus 210
furcifer 202
insignis 202
quadricornis 202
strenuus 202, 210
vicinus 202
viridis 210
Cypridina 121
mediterranea 121
Cythereis 186
tuberculata 186
Dactylochlamis 48, 49
piscoformis 48
Dactylostomatidae 64
Deltacineta 100
seticola 100
Dendrocometes 16, 21, 23, 24, 35, 51, 162–164
paradoxus 16, 23, 24, 35, 51, 162, 163, 164
Dendrocometida 59, 64, 121, 161
Dendrocometidae 64, 162
Dendrocometides 162, 163
priscus 162, 163
Dendrocometina 161, 162
Dendrophrya 109
gemmipara 109
Dendrosoma 11, 16, 19, 20, 25, 44, 92, 219, 220
astaci 220
capitata 92
gammari 220
radians 11, 16, 19, 20, 25, 44, 92, 93, 219, 220
Dendrosomatida 210, 211
Dendrosomatidae 211, 219
Dendrosomatina 210, 219
Dendrosomidae 64, 211, 219
Dendrosomides 219
Dendrosomides 21, 28, 29
paguri 29
Dendrosomidida 113, 114
Dendrosomididae 64
Dendrosomina 219
Dentacineta 114
Dentacinetidae 63, 64, 114, 115
Diacyclops 202
bicuspidatus bicuspidatus 202
Diaptomus 210
Didiniidae 49
Didinium 52
nasutum 52
Digitophrya 165
Dikerogammarus 199, 221
villosus 199, 221
Diogenes 174, 179
pugilator 174, 179
Discacineta 84, 85, 89
micraster 89
Discephelota 107
Discophrya 14–16, 19–21, 23, 28, 34, 35, 44, 115, 122–145, 148, 149, 151, 154, 155, 194, 209
acilii 129, 131
astaci 16, 125, 127
brachystyla 136
buckei 145, 154
copernicana 15, 28, 125, 128
cothurnata 14, 125, 129, 131, 133, 142, 143, 209
cyathostyla 124
cybistericola 136, 137
cybistri 124, 125, 129, 130, 131
cylindrica 125, 131
deplanata 141
elongata 35, 44, 125, 131, 132, 133
elongata var. *scyphostyla* 124, 131, 132
erlangensis 142
ferrumequinum 124–126
ferrum-equinum 126
ferrum-equinum var. *graciliscens* 126
gessneri 125, 133, 134
guilcheriae 128
helmidis 125, 134
helophori 125, 135
hydroi 139, 140
inclinata 127
laccobii 125, 135, 136
laccophili 148
lata 129
lichtensteinii 20, 34, 44, 125, 136–138
linguifera 154
marina 115
minuta 131, 133
molesta 154, 155
notonectae 149
ochthebii 23, 125, 138
prismatica 124
scyphostyla 131, 132
spatulata 131–133
speciosa 123, 126
stammeri 151
steinii 142, 143
wrzesniowskii 136
Discophryida 59, 121, 122, 155

- Discophryidae 62, 64, 122, 123
Discophryina 121
Donsia 170, 171, 185
sulcata 185
Dystricha 68
Dytiscus 65, 130, 137, 142, 143
circumflexus 137, 142, 143
dimidiatus 142
latissimus 142
marginalis 142
semisulcatus 142
- Elatodiscophrya* 40, 144, 151, 152
stammeri 40, 151, **152**
Elodea 89, 159
canadensis 89, 159
Emys 191, 214, 215
orbicularis 191, 214, 215
Enchelyomorpha 15, 22, 27, 30, 41, 46, 49, 166–168
vermicularis 15, 22, 27, 30, 41, 46, 167, **168**
Enchelyomorphidae 64, 164, 166, 167
Enchelys 44, 167
pupa 44
vermicularis 167
Endogenea 168
Endogenia 12, 59, 61, 63, 64, 68, 168
Endogenida 168
Endosphaera 12, 19, 24, 29, 45, 63, 224–226
engelmanni 12, **225**, 226
multifilis 225
terebrans **29**
Endosphaeriida 59, 64, 169, 224
Endosphaeriidae 64, 224
Enochrus 128, 136
ochropterus 128
quadripunctatus 136
testaceus 128
Entotropida 60
Ephelota 14, 15, 21, 22, 24–26, 29, 39, 41, 107–113
apiculosa 108–110
coronata 15, 108, 110, **111**, 112, 113
crustaceorum 15, 108–110, **112**
dalielly 108, 111, **113**
gempipara 14, 15, 21, 22, 24, **29**, 41, 108, **109**, 110
gigantea 39
Ephelotida 59, 64, 69, 107
Ephelotidae 64, 107
Ephelotina 107
Epidiscophrya 123, 124, 131, 132
scyphostyla 131
spatulata 131
- Epiplasmata 50, 61
Epistylis 92, 105, 200, 214
anastatica 200
bimarginata 92
digitalis 200
flavicans 200
niagarae 105
plicatilis 92, 105, 214
Epitokophrya 194, 197
quadripartita 197
Equidae 68, 78
Equus 79–83
caballus 79–83
hemionus onager 79–82
przewalskii 80–82
Erastophrya 36, 37
chattoni 36, **37**
Erastophryidae 64
Eriglenus 130
undulatus 130
Eriphia 179
verrucosa 179
Esox 216
lucius 216
Eucyclops 200, 202, 203
serrulatus 200, 202, 203
Eudendrium 110
tenellum 110
Euglena 44
Eulimnogammarus 164
hyacinthinus 164
Eupagurus 99
cuanensis 99
Euphausia 111
superba 111
Euplotes 44
Evaginogenea 121
Evaginogenia 59, 61, 64, 69, 121, 191, 211
Evaginogenida 155
Exogenea 62, 69
Exogenia 12, 59, 61, 62, 64, 68, 69
Exogenina 69
Exotropida 60
Eylais 208
saratowi 208
- Faltacineta* 94, 96
Ferodiscophrya 123, 124, 129
cothurnata 129
ferrum-equinum 126
Fitonacineta 144, 145, 154
compressa 145
lacustris 145
periacinetoides 145
tenuis 145
urceolata 154
Flectacineta 94, 95, 97–99
amicronucleata 97–99
dadayi 97
- livadiana* 97
multimicronucleata 97–99
Forelia 208
variegator 208
- Gajewskajophrya* 213
Gammarus 163, 164, 174, 178–180, 205, 221
ambulans 163
balcanicus 163, 164, 205
fossarum 163
kischineffensis 163, 164
lacustris 163, 164, 221
ochridensis 163
olivii 179
pulex 163, 180
roeseli 163, 164
subtipicus 179
Glaucoma 44
Gobio 217
gobio 217
Graphoderes 130, 137, 142, 143
cinereus 142, 143
Graptemys 191
geographica 191
Graptodytes 130
Gymnocephalus 217
cernua 217
Gymnodinium 52
fungiforme 52
Gyrinus 148
aeratus 148
- Halacarellus* 119
Halacarus 119
Halecium 193
beanii 193
Haliphus 128, 137, 147, 150, 151
flavicollis 147, 150, 151
fluviatilis 128, 150, 151
ruficollis 150
Hallezia 144, 145
buckei 144, 145
Halteria 44
grandinella 44
Haplocaulus 104
walteri 104
Haptophrya 123
Heliophrya 20, 21, 44, 45, 155–160, 175
collini 157, 158
erhardi 156, 160
minima 44, 156, **157**, 159, **160**
riederi 159, 160
rotunda **20**, 44, **45**, 156–160
rotunda f. *irregularis* 158
rotunda f. *oligofascicularis* 158
sinuosa 158, 159
Heliophryida 121, 122, 211
Heliophryidae 64, 122, 155–157, 211
Helmis 134

- Helochares* 40, 128, 143, 152
lividus 152
obscurus 152
Helodes 128
Helophorus 135, 142
aquaticus 135, 142
grandis 135, 142
Hemicythere 186
villosa 186
Hemiophrya 107–109, 111–113
crustaceorum 112
dalielli 111, 113
gemmaipara 108, 109
microsoma 109
pusilla 109
Heptagenia 177, 178
Hesperocorixa 149
laevigata 149
Histiculus 44
histrion 44
Holocarum 119
Holotricha 12, 49
Hydaticus 130, 137, 138
seminiger 137, 138
Hydrachna 208
Hydraena 134, 135, 141
cordatregularis 141
morio 141
Hydrobius 126
fuscipes 126
Hydrochoreutes 208
krameri 208
Hydrophilus 126, 133, 140, 155
aterimus 133, 140, 155
piceus 126
Hydroporus 130, 135, 139, 150, 151
dorsalis 139, 150
palustris 150, 151
Hydropsyche 177, 178
Hydrous 65, 126, 128, 155
Hygrobates 208
diversiporus 208
longipalpis 208
Hygrotus 150, 151
versicolor 150, 151
Hyphydrus 130, 136–138, 148, 150, 151
bicolor 137
ovatus 130, 136–138, 147, 150, 151
Hypocoma 12, 45, 48, 49
acinetarum 45
Hypocomidae 48, 49
Hypophrya 194, 196
Hypophthalmichthys 216, 217
molitrix 217

Ictalurus 216
punctatus 216
Idotea 174, 177, 179
baltica basteri 174, 177, 179

Ilybius 130, 142, 150, 151
ater 130
fenestratus 142, 150, 151
fuliginosus 130
Infusoria 12, 14
Intramacronucleata 47, 62, 63
Inversogenaea 121

Jesogammarus 164

Kormosia 16, 106, 144, 148, 152, 153, 191, 155
linguifera 16, 106, 154, 155
Kystopus 74–76
parameciorum 76

Laccobius 136
bipunctatus 136
minutus 136
sinuatus 136
striatus 136
Laccophilus 148, 150, 151
hyalinus 150, 151
minutus 150, 151
Laomedea 173, 182
loveni 173
Latelmis 134
Leboransia 56
Lecanophrya 57, 116
Lecanophryella 116, 117
paraleptastaci 116, 117
Lecanophryidae 64, 114, 116
Legendrea 48, 49
bellerophon 48
Lemna 87, 90, 177, 224
minor 87, 224
trisolca 90
Leptoscyphus 99
grigoriewi 99
Lernaeophrya 219
capitata 219
Leuciscus 216
Leuckartiara 99
octona 99
Limnanthemum 159
nymphaeoides 159
Limnesia 207, 208
fulgida 207, 208
maculata 207
undulata 207
Limnius 134
Limnoricus 93, 100, 101
ceter 100
ponticus 100, 101
Lissacineta 102, 117, 119
allgeni 102
cothurnioides 119
Litacineta 117
Loricodendron 21
Loricophrya 41, 120
cypridinae 120
Lota 217
lota 217

Lucioperca 216
Luxophrya 23, 26, 93
limbata 23, 26
Luxophryidae 93
Lymnaea 181
stagnalis 181

Macrobiotus 45
macronyx 45
Macrocylops 202, 210
fuscus 202, 210
Macropipus 174
holstatus 174
Manuelophrya 103–105
hannae 104
parasitica 105
Manuelophryidae 64, 83, 103, 104, 106
Marinectida 210, 212
Marinectidae 210, 212
Megacyclops 210
viridis 210
Megalobrama 217
amblycephala 217
Megatricha 197
partita 197
Mesocyclops 202
leuckarti 202
Mesodinium 48, 49
Mesodiscophrya 139, 140, 141, 142, 143
deplanata 141
erlangensis 142
setarcon 142, 143
steinii 142
Metacineta 11, 14, 19, 24, 41, 42, 44, 45, 71, 84–87, 89, 90–93, 98
longipes 44, 85, 87, 88, 92, 93
longipes var. *alata* 88
longipes var. *septemfida* 87, 88
macrocaulis 85, 89
macrocaulis var. *flos* 89
macrocaulis var. *polyrugata* 89
micraster 41, 42, 44, 85, 89, 90
micraster var. *pedata* 89
micraster var. *pentagonalis* 89
mystacina 11, 14, 41, 45, 85, 86, 87, 88
mystacina f. *flexilis* 86
mystacina var. *bilateralis* 86
mystacina var. *brevipes* 86
mystacina var. *longipes* 87
mystacina var. *yoshii* 86
pentagonalis 89
rossica 85, 90, 91
septemfida 87, 88
Metacinetida 59, 64, 69, 83
Metacinetidae 64, 83, 84
Metacinetina 84
Metephelota 55
Micropterus 216
Microsetella 119

- rosea* 119
Micrurops 164
Miracineta 94, 95, 99
saifulae 99
Misacineta 123, 124, 129, 130
acilii 129
cybistri 129
Mistarcon 31, 104, 105
parasiticus 31, **105**
Mougeotia 87, 90, 159, 176—178, 204
Mucophrya 20, 24, 38, 41
pelagica **20**, 24, **38**, 41
Mucophryidae 223
Multifasciculatidae 122, 191
Multifasciculatum 122, 123, 131
elongatum 131
minus 131
Mylopharingodon 216
Myriophyllum 177, 178, 199, 204
spicatum 177, 178, 199, 204
Mytilus 174
galloprovincialis 174

Naucoris 147, 178, 204
cimicoides 147, 178, 204
Neotenea 61
Nepa 65, 137, 147, 161, 204
cinerea 137, 147, 161, 204
Niphargus 164, 205
puteanus 164
strouhali 205
Nipponarcon 94
Nitocra 183
hibernica 183
incerta 183
lacustris 183
Noracineta 186—188
infundibuliformis 188
Noterus 139, 159, 151
clavicornis 150, 151
crassicornis 139, 150, 151
Notonecta 149
glauca 149
Nuphar 88, 159
luteum 88, 159

Ochthebius 139, 141
minus 139, 141
Octonectes 180
immunis 180
Oligostomatida 168
Oncorhynchus 216
nerka 216
Opercularia 44, 104, 142, 225, 226
articulata 44, 142
protecta 104, 225, 226
Ophiurephelota 55

Ophryocephalida 107
Ophryocephalidae 107
Ophryocephalus 55
Ophryodendrida 62
Ophryodendridae 64
Ophryodendrina 113, 114
Ophryodendron 19, 22, 34, 36, 56
abietinum **36**
prenanti **34**
Opisthonecta 225
hemmeguyi 225
Orbopercularia 92, 124
nenningeri 92
Orchestia 179, 190
bottae 179, 190
Orconectes 127, 178
limosus 127, 178
Orcula 70, 71
trochus 71
Osmerus 217
eperlanus 217
Oxytricha 75

Pachygrapsus 99
marmoratus 99
Palaemon 174, 179
elegans 174, 179
Paludicella 88
Paracineta 14, 15, 23, 25, 34, 38, 56, 93—100, 112, 118, 119, 174, 187
crenata 15, 99, 100, 118, 119
dadayi 97, 98
divisa 96
karunakarani 112
livadiana 14, **34**, **95**—99
moebiusi 118, 119
neapolitana 97
patula **38**, 94, **96**, 174
pleuromammae 96
saifulae 96, 99, **100**
Paracinetida 83
Paracinetidae 64, 83, 93
Paradentacineta 117, 120
cypridinae 120
Paradiscophrya 123, 124, 127
astaci 127
Paraheliophrya 157, 160
Paraleptastacus 116
spinicauda triseta 116
Paramecium 11, 44, 45, 75, 76, 77
aurelia 44, 76, 77
bursaria 44, 76, 77
caudatum 45
Parapodophrya 48, 49
soliformis 48
Parasphaerophrya 74, 75
Parendosphaera 225
Petiada 49

mirabilis 49
Pelagacineta 190
Peltodytes 130, 137, 147, 150
caesus 130, 147, 150
Perca 216—218
fluviatilis 216—218
Periacineta 16, 20, 21, 35, 106, 107, 144—151, 154, 155, 180
argyronetae 145, 146
buckei 16, **35**, 106, 107, 145, **146**
gammari 180
gyrini 20, 145, **147**
helophori 145, 146
hydroi 145, 146
laccophili 145, **148**
linguifera 154
mexicana 20, **21**
molesta 150, 151, 154, 155
nepae 145, 146
notonectae 145, **149**
planorbis 145, 146
striata 106, 107, 145, **150**
tenuis 145
urceolata 154
Periacinetidae 24, 64, 122, 143, 144, 151, 191
Pericometes 165
digitatus 165
Peridiscophrya 131, 145, 152—154
buckei 145
cylindrica 131
japonica 152, 153
linguifera 154
Perigonimus 110, 174
megas 110, 174
Periocometes 165
Peritricha 70, 71
cometa 71
Phagobranchium 215
Phalacrocleptes 26, 55
verruciformis 55
Phalacrocleptida 55, 59, 64, 69
Phalacrocleptidae 64
Phoxinus 217
phoxinus 217
Phyllopharyngea 50, 61, 62
Physa 177
Piona 207
conglobata 207
obturbans 207
pusilla 207
variabilis 207
Pionospis 207
lutescens 207
Planorbarius 133
corneus 133
Platambus 130, 142
maculatus 130, 142
Platophrya 157, 158

- rotunda* 158
Plea 72, 130, 138, 139
leachi 72, 130, 138, 139
Pleuronema 44
Plicophrya 170, 171, 181, 185
benesaepa 185
harpacticicola 181
sulcata 185
Podocyathus 55
Podophrya 11, 14, 16, 21, 41, 44, 57, 63, 70–76, 84, 88, 97, 98, 107–110, 112, 115, 123, 124, 126, 127, 129, 131, 136, 139, 142–145, 153, 194, 196, 197, 200, 205, 206, 209
asiaci 124, 127
benedeni 109
bengalensis 71
brevipoda 71
buckei 144, 145, 153
carchesii 194, 200
compressa 145
cothurnata 129
crustaceorum 112
cyclopus 201
cylindrica 131
diaptomi 194
elongata 131
fallax 71, **72**
ferrumequinum 123
ferrum-equinum 126, 209
fixa 11, 44, **71**, 73, 203
fixa var. *algeriensis* 73
flexilis 196, 200, 210
gelatinosa 74
gemmipara 108, 109, 110
inclinata 127
infundibulifera 209
libera 44, 71, **73**
lichtensteinii 123, 136
magna 76
marina 63, 115
mollis 14, 203
niphargi 205, 206
ovata 97, 98
parameciorum 76, 77
parameciorum caedax 76, 77
parameciorum incurcella 76, 77
phryganidarum 203
pusilla 76, 109
pyriformis 88, 98
quadripartita 194, 197
sandi 16, 71, **74**
sol 77
steinii 139, 142, 143
variabile 71
Podophryida 55, 59, 60, 64, 69, 70
Podophryidae 64, 70
Podophryina 69
Polystomata 68
Pontogammarus 179, 206
maeoticus 179, 206
Potamogeton 88, 155, 159, 177, 199, 204
crispus 155
lucens 155, 159, 204
perfoliatus 177, 199
Potamonectes 137
elegans 137
Poittsia 105
parasitica 105
Pottsioles 59, 104, 105
hannae 104
parasiticus 105
Praethecacineteta 61, 102, 103, 119
cothurnioides 119
halacari 102, **103**
Praethecacinetidae 61, 64, 83, 102
Proasellus 166
banyulensis 166
coxalis 166
Proboscidea 68, 78
Prodiscophrya 19, 23, 57
solaris 23
Prodiscophryidae 64
Proluxophrya 94
Prostomata 48
Protzia 137
Pseudogemma 14, 15, 24, 39, 45, 59, 104, 106, 221, 222, 223
fraiponti 221
hannae 104
keppeni 14, 15, 222, **223**
pachystyla 14, **222**
Pseudogemmida 210
Pseudogemmidae 64, 103, 211, 221
Pseudogemmides 34, 103, 105–107
globosa **34**, 106, **107**
parasiticus 105
Pseudoprorodon 49
Pycnophyses 101
Ranatra 65, 132, 133, 137, 138, 146, 155, 178, 221
linearis 132, 133, 137, 138, 146, 147, 155, 178, 221
Ranunculus 178
coenosus 178
Rhabdophrya 131, 133
sp. 1 131, 133
sp. 2 131, 133
Rhabdophryidae 64
Rhantus 130, 135, 142
bistriatus 130
exoletus 130, 135
notatus 130
punctatus 142
Rhyncheta 26, 59
cyclopus 26
Rhynchetidae 64
Rhynchodia 12
Rhynchodida 48, 49
Rhynchophryidae 64
Rhyncerotidae 68, 78
Rhynchosuctoria 49
Riccia 133, 199, 204
Riftus 59
Rimacineta 192
falcata 192
Riolus 134
Rutilus 216, 217
rutilus 217
Salmo 216
mykiss 216
salar 216
trutta 216
Salvelinus 216
alpinus 216
lepechini 216
leucomaenis 216
Sargassephelota 107
Semiacineta 186, 187
Semitrichodina 225
meridionalis 225
Sertularia 98, 99
Setodiscophrya 16, 456, 123, 139, 140–143, 154
deplanata 16, 140, **141**
erlangensis 142, 143
hydroi **140**
setarcon 143
steinii 46, 140, **142**, 143, 153
Severonidae 64
Sellephelota 55
Sibiracineta 194, 195
endemica 195
Sigara 149
Silenella 145
Silurus 216
Solenophrya 85, 89, 149, 156, 211, 222–224
crassa 156, 211, 223, **224**
micraster 85, 89
notonectae 149
oblonga 89, 90
Solenophryidae 64, 156, 211, 222
Solenophryina 210, 211
Soracineta 170, 189, 190, 192
orchestii **190**
Sparsacineta 189, 192, 193
complatana 193
Spatidiidae 49
Spelaeophrya 56, 57
Spelaeophryida 62, 63, 113, 114
Spelaeophryidae 64
Sphaeroma 174, 179
pulchellum 179

- serratum* 174, 179
Sphaerophrya 11, 12, 14, 16, 19, 24, 29, 34, 38, 40, 55, 56, 70, 71, 74, 76, 78, 213
canelli 75
doliolum 75
magna 16, 75, 76
melosirae 213
parameciorum 29, 34, 38, 75–78
pusilla 75, 76
sol 14, 75, 77, 78
urostylae 75
Spirodela 178
polyrrhiza 178
Spirogyra 204
setiformis 204
Spongiarcon 24, 37, 56
variabilis 37
Squalorophrya 38, 170, 190, 191, 206
macrostyla 38, 191
stenostyla 206
Staurophrya 15, 40, 212, 218
elegans 15, 40, 218
 Staurophryidae 212
Stemacineta 94, 96
patula 96
Stenophaga 74, 75
Stentor 44
Sticholonche 23
zancelea 23
Stizostedion 216, 217
lucioperca 216, 217
Strombidium 44
viride 44
Stylocometes 21, 35, 165, 168
digitatus 21, 35, 165, 166
 Stylocometidae 64, 164, 165
 Stylocometina 64, 121, 162, 164, 167
Stylonychia 11, 44
mytilus 44
pustulata 44
Stylophrya 92
polymorpha 92
 Stylophryidae 211, 219
 Stylophryina 210, 211
 Suctorea 5, 29, 32, 45, 55, 59, 61–64, 68
 Suctoria 11–14, 47–49, 60, 62, 68

Tachyblaston 29, 30, 45, 56
ephelotensis 29, 30
 Tachyblastonida 59, 64
 Tachyblastonidae 64
Talizona 194, 196, 200
flexilis 200
 Taxopodida 23
 Tentaculifera 68
 Testudinicola 213, 214
brevis 214

Tetrahymena 44, 45
pyriformis 44
Thaumatophrya 55
Thecacineteta 16, 40, 56, 57, 102, 117–120
allegeni 102
calix 40, 118, 119
cothurnioides 16, 118–120
cypridinae 16, 118, 120
desmodorae 118
donsi 118
halacari 102
inclusa 102
laophontis 118
oblonga 118, 119
paradesmodorae 118
subantarctica 118
 Thecacinetida 62
 Thecacinetidae 63, 64, 114, 117
 Thecacinetina 113, 117
Thymallus 216
thymallus 216
Thysanoessa 111
macrura 111
 Tintinnida 36
Tisbe 101
Tokophrya 11, 14–16, 19, 21–25, 37, 41, 45, 47, 58, 71, 115, 123, 126, 127, 129, 131, 136, 142, 167, 173, 193–208, 225
actinostyla 37, 197, 199
astaci 127
carchesii 14, 19, 196, 197, 200, 201
cothurnata 129
cyclopus 16, 196, 201
cyclopus var. *actinostyla* 199
cylindrica 131
elongata 131
ferrum-equinum 126
flexilis 200, 201
incinata 127
infusionum 16, 22, 24, 45, 47, 195, 196, 202, 203
lemnarum 14, 16, 197, 203, 204
lichtensteinii 136
manueli 206
marina 115
mollis 204
mutica 197
niphargi 196, 205
ornata 24, 37, 195
quadripartita 11, 15, 16, 19, 45, 58, 173, 194, 197, 198, 225
stammeri 205, 206
steinii 142
stenostyla 197, 206
trionixa 197
wenzeli 197, 207
yastrebtsovi 196, 208
Tokophryella 194, 200

carchesii 200
 Tokophryidae 64, 169, 187, 193
 Tokophryina 169
Tokophryona 194, 195
pelagica 195
Tokophryopsis 36, 194, 196, 197
gigantea 36, 195
quadripartita 197
Tomodiscophrya 144, 145
 Tomogenea 69
Tonophrya 194–196
Torrenticola 137
barsica 137
Trachemys 191
scripta elegans 191
Trematosoma 22, 170, 192, 193
complatana 192, 193
Trichoda 70, 71
fixa 70, 71
Trichodina 225
halli 225
labrorum 225
multidentis 225
myicola 225
pediculus 225
sphaeroidesi 225
Trichophrya 16, 19, 21, 74, 156–159, 165, 203, 212–217, 220
angulata 203
astaci 220
bivacuola 216, 217
brevis 213–215
catostomi 216, 217
clarki 216, 217
collini 158
digitata 165
epistylidis 16, 213, 214
gelatinosa 74
ictaluri 216, 217
intermedia 216, 217
micropteri 216, 217
piscium 16, 215–217
riederi 159
rotunda 156–158
salparum 213
salvelinus 217
sinensis 216, 217
variformis 216, 217
 Trichophryida 59, 64, 155, 156, 169, 210–212
 Trichophryidae 64, 156, 211, 212, 219
Tricoma 119, 120
Trinacineta 194
 Tripanococcida 58
 Tripanococcidae 64
 Tripanococcina 64
Tripanococcus 24, 58
rotiferorum 24
Tropisternus 148

Tunicophrya 55
Tunicophryidae 107

Ulva 115, 174, 184, 193
Undaria 39
pinnatifida 39
Urnula 16, 24, 45, 85, 91–93, 106, 221
epistylidis 16, 91, **92**
globosa 106
turpissima 91–**93**, 106
Urnulida 83
Urnulidae 84
Urostyla 11
Utricularia 74
vulgaris 74

Vaginicola 11
Vallisneria 178

spiralis 178
Vanchovenia 56
multisuctores 56
Venodiscophrya 123, 124, 134–138
brachystyla 136
brychiis 136, 137
cybistericola 136, 137
graphoderis 136, 137
graptodytes 136, 137
haliplis 136, 137
helmidis 134
helophori 135
lichtensteinii 136
ochthebii 138
potamonectis 136, 137
wrzesniowskii 136
Vermigemmida 59, 62–64, 69, 113, 114

Vermigenea 69
Vermigenia 62, 113
Viviparus 132, 147, 152, 161
viviparus 132
Volverella 197
astoma 197
Vorticella 105, 225, 226
convallaria 105
microstoma 225

Yonyangella 46, 47
ovalis 46, 47

Zebra 79
Zoothamnium 105, 200, 214, 225
alternans 214
arbuscula 225
gammari 200
ramosissimum 200

A B S T R A C T

The general part of monograph contains characteristic of class Suctorea. The first chapter «A brief history of suctorian investigations» reviews of the most important works on suctorian. In chapter «The peculiarities of suctorian morphology» detailed data on the general morphology and ultrastructure both of trophonts and swarmers of suctorians are provided. The keys characteristics are useful for taxomony and identification of suctorians are also discussed.

Information on the practical significance of suctorians, peculiarities of the representatives of different groups as planktonic, periphytic and intestinal suctorian ciliates is provided in chapter «Ecology of suctorians». The suctorian relations to major environmental factors as salinity, temperature, depth and flow of water are also considered.

The author's concept on the origin of suctorians from planktonic carnivorous ciliate and original scheme of the group phylogeny is discussed in chapter «Origin and phylogeny of suctorian ciliates».

The chapter «Systematic position of Suctorea in phylum Ciliophora and system of the taxon» reviews the author's system of class Suctorea which was placed into subphylum Intramacronucleata. The system of the suctorians accepted in the monograph based on Dovgal's (2002b) version. However the subclass Vermigemmmia was downgraded and all subordinate taxa were transposed into order Vermigemmmida of subclass Exogenia.

For the reason that the representatives of family Corynophryidae are reproducing by vermigemmic budding the family was transposed into subclass Exogenia. On p. 63 genus *Andrusoviella* was transposed into family Dentacinetidae.

The useful methods for study of suctorians from different ecological groups including methods of collecting, culturing, estimating of the abundance and also methods of light and electronic microscopy are discussed in chapter «Methods of suctorian investigations».

The systematic part of the monograph contains the characteristics of all suctorian taxa that were observed in the Ukraine as well as keys for the taxa, figures of the species and information about their locations. The host species for commensal and parasitic suctorian species are also listed.

As a result of nomenclature revision on p. 93 the name Luxophryidae Jankowski, 1978 syn. n. indicated as junior synonym of Paracinetidae Jankowski, 1975. On p. 157 the name Cyclophryidae Jankowski, 2007 syn. n. indicated as junior synonym of Heliophryidae Corliss, 1979.

On p. 75 generic names *Kystopus* Jankowski, 1967 syn. n., *Arcacineta* Jankowski, 1981 syn. n., *Stenophaga* Jankowski, 1978 and *Parasphaerophrya* Jankowski, 1981 syn. n. are indicated as junior synonyms of *Sphaerophrya* Claparede et

Lachmann, 1859. On p. 145 *Fitonacineta* Jankowski, 1981 syn. n. and *Actinocyathula* Corliss, 1960 syn. n. are indicated as junior synonyms of *Periacineta* Collin, 1909. On p. 171 *Donsia* Jankowski, 1967 syn. n. indicated as junior synonym of *Acineta* Ehrenberg, 1834. On p. 187 *Anthacineta* Jankowski, 1978 syn. n., *Noracineta* Jankowski, 1978 syn. n. and *Semiacineta* Jankowski, 1978 syn. n. are indicated as junior synonyms of *Acinetides* Swarczewsky, 1928. On p. 196 *Talizona* Jankowski, 1981 syn. n. and *Tonophrya* Jankowski, 2007 syn. n. are indicated as junior synonyms of *Tokophrya* Bütschli, 1889.

On p. 87 the *Acineta globator* Dumas, 1937 syn. n. indicated as junior synonym of *Metacineta mystacina* (Ehrenberg, 1832). On p. 88 *Acineta semiorbis* Dumas, 1937 syn. n. indicated as junior synonym of *Metacineta longipes* (Mereschkowsky, 1877). On p. 90 *Solenophrya oblonga* Stokes, 1890 syn. n. and *Acineta cuspidata* sensu Банина, 1984 syn. n. are indicated as junior synonyms of *Metacineta micraster* (Penard, 1914). On p. 88 *Metacineta septemfida* Rieder, 1985 sensu Matthes et al., 1988 indicated as junior synonym of *Metacineta longipes*. On p. 98 *Paracineta dadayi* Kahl, 1934 syn. n., and on p. 99 *Flectacineta multimicronucleata* Moawad, 2010 syn. n. and *Flectacineta amicronucleata* Moawad, 2010 syn. n. are indicated as junior synonyms of *P. livadiana* (Mereschkowsky, 1881). On p. 100 *Acineta crenata* Fraipont, 1878 syn. n. indicated as junior synonym of *Paracineta saifulae* (Mereschkowsky, 1877). On p. 110 *Ephelota crustaceorum* sensu Yagiu, 1980 syn. n. indicated as junior synonym of *Ephelota gemmipara* (Hertwig, 1876). On p. 119 *Thecacinetia oblonga* Allgen, 1955 syn. n., *Acineta crenata* Moebius, 1888 syn. n., and *Paracineta crenata* sensu Wailes, 1943 syn. n. are indicated as junior synonyms of *Thecacinetia calix* (Schroder, 1907). On p. 131 *Discophrya minuta* Nozawa, 1938 syn. n. *Rhabdophrya* sp. 1 sensu Банина, 1984 syn. n., *Rhabdophrya* sp. 2 sensu Банина, 1984 syn. n. and *Discophrya cothurnata* sensu Wu et al., 2006 syn. n. are indicated as junior synonyms of *Discophrya elongata* (Claparede et Lachmann, 1859).

On p. 137 *Venodiscophrya graphoderis* Jankowski, 1981 syn. n., *V. graptodytes* Jankowski, 1981 syn. n., *V. haliplis* Jankowski, 1981 syn. n., *V. potamonectis* Jankowski, 1981 syn. n., *V. brychiis* Jankowski, 1981 syn. n., *V. cybistericola* Jankowski, 1981 syn. n. and *Discophrya cybistericola* sensu Довгаль, 1987 syn. n. are indicated as junior synonyms of *Discophrya lichtensteinii* (Claparede et Lachmann, 1859).

On p. 143 *Discophrya cothurnata* sensu Penard, 1920 syn. n., *D. erlangensis* Matthes, 1954 syn. n., *Mesodiscophrya erlangensis* sensu Янковский, 1981 syn. n. and *Setodiscophrya erlangensis* sensu Довгаль, 1996 syn. n. are indicated as junior synonyms of *Setodiscophrya steinii* (Claparede et Lachmann, 1859). On p. 146 *Periacineta planorbis* Jankowski, 1981 syn. n., *P. nepae* Jankowski, 1981 syn. n., *P. hydroi* Jankowski, 1981 syn. n., *P. helophori* Jankowski, 1981 syn. n. and *P. argyronetae* Jankowski, 1981 syn. n. are indicated as junior synonyms of *P. buckei*. On p. 150 *Periacineta molesta* syn. n. sensu Довгаль, 1987 indicated as junior synonym of *Periacineta striata* Dövgal, 1993. On p. 155 *Discophrya molesta* Matthes, 1954 syn. n.; *Periacineta molesta* sensu Янковский, 1981 syn. n. and *Acineta urceolata* Stokes, 1885 are indicated as junior synonyms of *Kormosia linguifera* (Claparede et Lachmann, 1859). On p. 159 *Heliophrya sinuosa* Jankowski, 1981 syn. n. indicated as junior synonym of *Heliophrya rotunda* (Hentshel, 1916). On p. 161 *Cyclophrya katharinae* Kormos, 1960 syn. n. indicated as junior synonym of *Cyclophrya magna* Gönnert, 1935.

On p. 176 *Acineta cucullus* Claparede et Lachmann, 1859 syn. n., *A. flava* Kellicott, 1885 syn. n. and *A. maxima* Rieder, 1936 syn. n. are indicated as junior synonyms of *A. compressa* Claparede et Lachmann, 1859. On p. 179 *Acineta branchicola* Precht, 1935 syn. n. indicated as junior synonym of *Acineta foetida* Maupas, 1881. On p. 182 *Acineta branchicola* sensu Довгаль и др., 2006a syn. n. indicated as

junior synonym of *Acineta harpacticicola* Precht, 1935. On p. 185 *Acineta simplex* Maskell, 1886 syn. n., *A. nieuportensis* Sand, 1899 syn. n. and *A. foetida* sensu Precht, 1935 syn. n. are indicated as junior synonyms of *Acineta poculum* Hertwig, 1876. On p. 186 *Acineta tuberosa* sensu Bartsch, Panesar, 2000 syn. n. indicated as junior synonym of *Acineta sulcata* Dons, 1927. On p. 201 *Talizona flexilis* syn. n. sensu ЯНКОВСКИЙ, 1981 indicated as junior synonym of *Tokophrya carchesii* (Claparede et Lachmann, 1859). On p. 217 *Trichophrya catostomi* Heckmann, 1970 syn. n., *T. clarki* Heckmann, 1970 syn. n., *T. ictaluri* Davis, 1947 syn. n., *T. variformis* Li, 1985, *T. bivacuola* Li, 1993, *Capriniana aurantiaca* sensu ЯНКОВСКИЙ, 2007 syn. n., *C. catostomi* sensu ЯНКОВСКИЙ, 2007 syn. n., *C. clarki* sensu ЯНКОВСКИЙ, 2007 syn. n., *C. micropteri* sensu ЯНКОВСКИЙ, 2007 syn. n., *C. ictaluri* sensu ЯНКОВСКИЙ, 2007 syn. n., *C. intermedia* sensu ЯНКОВСКИЙ, 2007 syn. n., *C. sinensis* sensu ЯНКОВСКИЙ, 2007 syn. n., *C. variformis* sensu Dovgal, 2002b syn. n. and *C. bivacuola* sensu Dovgal, 2002b syn. n. are indicated as junior synonyms of *C. piscium*.

On p. 77 *Podophrya parameciorum caedax* Jankowski, 1963 syn. n. and *P. parameciorum incursella* Jankowski, 1963 syn. n. are indicated as junior synonyms of *Spaerophrya parameciorum* (Maupas, 1881).

On p. 188 the *Acinetides infundibuliformis* (Wang et Nie, 1932) comb. n., which was among genus *Anthacineta* transposed into genus *Acinetides*.

On p. 110 the name *Podophrya gemmipara* Hertwig, 1876 has indicated as *nomen protectum* whereas its senior synonym the *Alderia apiculosa* Pritchard, 1852 indicated as *nomen oblitum*. On p. 98 the name *Acineta livadiana* Mereschkowsky, 1880 has indicated as *nomen protectum* whereas its senior synonym the *Alderia ovata* Pritchard, 1852 indicated as *nomen oblitum*.

On p. 111 indicated that the name *Ephelota coronata* Kent, 1881 is primary homonym for *Ephelota coronata* Wright, 1858 respectively the name *Hemiophrya dalielly* Holt, 1891 in the name combination *E. dalielly* as a senior synonym has indicated as substitute name for *E. coronata* Kent, 1881.

On p. 217 the names *Trichophrya salvelinus* Davis, 1942 and *Capriniana salvelinus* (Davis, 1942) are indicated as unavailable.

On p. 171 *Autacineta* Haeckel, 1866 indicated as *nomen dubium*.

On p. 72 *Acineta gelatinosa* Buck, 1884 and p. 173 *Acineta tubularia* Braiko et Dalekaya, 1984 (Брайко, Далекая, 1984) are indicated as *nomina dubia*.

KEYS TO THE TAXA

- 1 (74). The budding is exogenous or by binary fission. Trophonts cell body usually rounded, not flattened. Tentacles are clavate, rarely rod-like Subclass Exogenia Collin.
- 2 (35). Lorica absent.
- 3 (28). The tentacles of the same type, clavate or rod-like. Asexual reproduction by budding or by binary fission Order Podophryida Jank.
- 4 (17). The cell body is spherical or pear-shaped, not elongated, clavate tentacles are evenly distributed on surface of the cell body. Tentacle axoneme cylindrical. Cysts stalked, spherical with distinct transverse ribs. Plankton and periphytic form or parasitic ciliates Family Podophryidae Bütschli.
- 5 (12). Attaching to the substrate by stalk Genus *Podophrya* Ehr.
- 6 (11). Cell body is spherical, without processes.
- 7 (10). Length of stalk nearly equal to the diameter of the body or slightly exceeds it.
- 8 (9). Length of the tentacles approximately equal to the body diameter *P. fixa* (Müll.) (Fig. 14).
- 9 (8). Length of the tentacles of three to six times more than body diameter *P. libera* Perti (Fig. 16).
- 10 (7). Length of the stalk at least twice the body diameter *P. fallax* Dingf. (Fig. 15).
- 11 (6). Cell body is pear-shaped by the presence of a small conical basal protuberance in the junction with stalk *P. sandi* Coll. (Fig. 17).
- 12 (5). Stalk absent Genus *Sphaerophrya* Clap., Lachm.
- 13 (16). Free-living planktonic species.
- 14 (15). The length of the tentacles is essentially equal. The macronucleus is positioned eccentrically *S. magna* Maup. (Fig. 18).
- 15 (14). The tentacles of different length: in most cases its no more than one-half of body diameter but in several cases the tentacle length is twice of body diameter. Macronucleus centrally located *S. sol* Metschn. (Fig. 20).
- 16 (13). Parasitic species. The tentacles are short and evenly distributed on body surface. Parasiting on ciliates from genus *Paramecium*. *S. parameciorum* Maup. (Fig. 19).

- 17 (4). Species living in mammal (horses and rhinoceros) intestine. The cell body is oblong or bean-shaped. Tentacles are clavate or rod-like, arranged in groups at body poles rarely are solitary or evenly distributed on body surface Family Allantosomatidae Jank.
- 18 (23). The tentacles are capitate and there are more than one tentacle at the poles of the cell body.
- 19 (22). Several tentacles are placed at the poles of the cell body Genus *Allantosoma* Gass.
- 20 (21). The body is slightly elongate. Tentacles are evenly distributed at the rounded ends of body *A. intestinalis* Gass. (Fig. 21).
- 21 (22). The body is considerable elongate. The tentacles are placed at the narrowed ends of body. Most of tentacles are directed toward the concave ventral side of body *A. cucumis* Strelk. (Fig. 22).
- 22 (19). Several tentacles are arranged in rows at the poles of body Genus *Allantoxena* Jank.; *A. biseriale* (Strelk.) (Fig. 23).
- 23 (18). Singly rod-like tentacles placed at the poles of body. Genus *Arcosoma* Jank.
- 24 (27). Tentacles are set at an angle to the longitudinal axis of the body.
- 25 (26). The body is relatively short, bean-shaped. The length of tentacles is nothing more than 15 % of the length of body *A. dicorniger* (Hsiung) (Fig. 24).
- 26 (25). The body is strongly elongated. The length of tentacles is from 30 to 50 % of the length of body *A. brevicorniger* (Hsiung) (Fig. 25).
- 27 (24). The tentacles are gaunt along the longitudinal axis of the body. The cell body is longitudinal striated *A. lineare* (Strelk.) (Fig. 26).
- 28 (3). There are two modes of tentacles: devoid of the knob, agile, long, prehensile and short capitate, sucking Order Ephelotida Raabe.; Family Ephelotidae Kent; Genus *Ephelota* Wright.
- 29 (32). The prehensile tentacles are placed only at apical body surface.
- 30 (31). The stalk with small transversal folds, its maximal diameter less than body width. The cell body is slightly flared apically *E. gemmipara* (Hertw.) (Fig. 43).
- 31 (30). The stalk is smooth, without folds, its maximal diameter is equal to body width. Body cylindrical *E. coronata* Wright. (Fig. 44).
- 32 (29). The prehensile tentacles are evenly distributed at the full body surface.
- 33 (34). The stalk is transversally striated. The length of prehensile tentacles is nothing more than cell body diameter. *E. crustaceorum* (Haller) (Fig. 45).
- 34 (33). The stalk is longitudinal striated. The length of prehensile tentacles is more than width of the cell body *E. dalielly* (Holt) (Fig. 46).
- 35 (2). There is a lorica which might reduce in some ectoparasitic species.
- 36 (65). The lorica in the form of stylothea. Tentacles are clavate or rod-like. Reproduction by semi-circumvaginate budding Order Metacinetida Jank.
- 37 (64). The cell body is clamped to the mouth of lorica.
- 38 (59). The tentacles are clavate.
- 39 (46). The edge of lorica mouth is wide, without projections. Tentacles are straight, arranged in single apical bundle or row. Marine commensal or periphytic forms Family Paracinetidae Jank.
- 40 (45). Lorica not flattened, tentacles are arranged in single apical bundle Genus *Paracineta* Collin.

- 41 (42). The lorica cover the whole of body, the stylothecha mouth is slightly dipped into lorica *P. livadiana* (Mer.) (Fig. 36).
- 42 (41). The lorica cover only basal part of the cell body.
- 43 (44). Stylothecha with transversal folds, the wall of the lorica is sufficient thickened *P. saifulae* (Mer.) (Fig. 37).
- 44 (43). Stylothecha without folds, thin-walled
. *P. patula* (Clap., Lachm.) (Fig. 35).
- 45 (40). The lorica is flattened, tentacles are arranged in single or several apical rows *Limnoricus* Jank.; *L. ponticus* Dovgal, Loz. (Fig. 38).
- 46 (39). The edge of stylothecha mouth is equipped with projections, chinked or mouth is rounded and narrow. Tentacles are erect or flexible, agile, generally are arranged in radial rows, rarely in one apical bundle or solitary. Fresh-water periphytic species or ectoparasites of ciliates
. Family Metacinetidae Bütschli.
- 47 (56). The edge of stylothecha mouth is equipped with projections. Tentacles are numerous, erect, not flexible, arranged in rows or in apical bundle. Fresh-water periphytic species or commensals of invertebrate animals
. Genus *Metacineteta* Bütschli.
- 48 (55). Tentacles are arranged in rows.
- 49 (52). Tentacles are arranged in six or seven rows placed between the projections of stylothecha mouth.
- 50 (51). The length of pseudostyle (stalk-like stylothecha protuberance) is nothing more than half of total length of stylothecha. Tentacles are arranged in six rows *M. mystacina* (Ehr.) (Fig. 27).
- 51 (50). The length of pseudostyle is greater than half of total length of stylothecha. Tentacles are arranged in six or seven rows
. *M. longipes* (Mer.) (Fig. 28).
- 52 (49). The number of the tentacle tows are less than six.
- 53 (54). Tentacles are arranged in five rows which placed between the projections of stylothecha mouth *M. micraster* (Penard) (Fig. 30).
- 54 (53). Tentacles are arranged in four rows placed between the projections of stylothecha mouth. Species is commensal of freshwater asellid isopodes
. *M. rossica* (Jank.) (Fig. 31).
- 55 (48). Tentacles are arranged in single apical bundle. The edge of stylothecha mouth with 8—12 insignificant rounded projections
. *M. macrocaulis* (Stokes) (Fig. 29).
- 56 (47). The edge of stylothecha mouth is smooth and narrow or mouth is chinked. There is one (rarely two) flexible agile tentacle. Ectoparasitic species on ciliates
. Genus *Urnula* Clap., Lachm.
- 57 (58). The mouth of the lorica is rounded and narrow; rarely stylothecha mouth is slightly dipped. Species ectoparasitic on peritrich ciliates *U. epistylidis* Clap, Lachm. (Fig. 32).
- 58 (57). The mouth of stylothecha is chinked; apical edge of the lorica is plicate from the side view. The species is ectoparasitic on suctorian ciliates
. *U. turpissima* (Korm. K.) (Fig. 33).
- 59 (38). There is single rod-like tentacle. Ectoparasites on ciliates
. Family Manuelophryidae Dovgal.
- 60 (63). There is a lorica (stylothecha).
- 61 (62). Attaching to the host cell body is being only by tentacle
. Genus *Pseudogemmides* Kormos; *P. globosa* Kormos. (Fig. 42).

- 62 (61). Attaching to the host cell body is being by tentacle whereas to the host stalk by pseudostyle of stylotheca Genus *Mistarcon* Jank; *M. parasiticus* (Nozawa) (Fig. 41).
- 63 (60). Lorica absent. Attaching to the host cell body is being by tentacle. Genus *Manuelophrya* Matth.; *M. hanna*e (Guhl) (Fig. 40).
- 64 (37). Trophont cell body is attached to the bottom of lorica. Species is commensal on marine halacarid mites Family Praethecacinetidae Dovgal; Genus *Praethecacineta* Matthes; *P. halacari* (Schultz) (Fig. 39).
- 65 (36). Reproduction by vermigemmic budding with producing of unciliate vermiform swarmer Order Vermigemmidia Jank.
- 66 (69). Lorica absent.
- 67 (68). The cell body is lateral or dorsoventral flattened. Tentacles are immobile, placed at actinophores or at applanate, concave downward apical body surface Family Lecanophryidae Jank.; Genus *Lecanophryella* Dovgal; *L. paraleptastaci* Dovgal (Fig. 48).
- 68 (67). The cell body is unflattened, sacciform or cylindrical. Tentacles are long, contractile and agile Family Dentacinidae Batisse; Genus *Andrusoviella* Dovgal; *A. marina* (Andrus.) (Fig. 47).
- 69 (66). Lorica is presented Family Thecacinetidae Matth.; Genus *Thecacineta* Collin.
- 70 (73). The cell body is attached to the bottom of lorica.
- 71 (72). The surface of lorica is covered with transversal webbings. Apical part of the cell body usually beyond of the lorica . . . *T. calix* (Schr.) (Fig. 49).
- 72 (71). Lorica is smooth. Apical part of the cell body not beyond of the lorica *T. cothurnioides* Collin (Fig. 50).
- 73 (70). The cell body is attached to the mouth of lorica. The edge of the lorica mouth is wave-like *T. cypridinae* Collin (Fig. 51).
- 74 (1). The swarmer is forming into the brood pouch (internal budding) generated by means of deep invagination of cortex (inversogemmy) or without invagination (endogemmy).
- 75 (146). The swarmer is forming into the brood pouch generated without invagination of cortex (endogemmy). Trophont cell body usually flattened. Tentacles are clavate, rarely funnel-like, generally are irreducible, often arranged in bundles, may absent in intracellular parasitic species. As a rule there is single contractile vacuole Subclass Endogenia Jank.
- 76 (145). Trophont cell body with tentacles and adhesive organellas.
- 77 (130). Stalk presented Order Acinetida Raabe.
- 78 (129). Tentacles are clavate.
- 79 (110). There is a lorica Family Acinetidae Ehr.
- 80 (109). Lorica is tectinous.
- 81 (106). Lorica is of usual mode with stalk which separated from lorica bottom.
- 82 (105). Tentacles are arranged in two groups at apical body surface.
- 83 (104). Tentacles are arranged in two apical bundles . . . Genus *Acineta* Ehr.
- 84 (95). The cell body is completely filled the lorica and attached to the bottom of lorica.
- 85 (88). Actinophores not developed.
- 86 (87). The length of stalk is equal or larger than length of body. Marine periphytic or commensal species *A. tuberosa* Ehr. (Fig. 9, 1; 82).

- 87 (88). The length of stalk is less than length of body. Species commensal on freshwater gammarid amphipodes . . . *A. gammari* (Penard) (Fig. 86).
- 88 (85). Actinophores are present.
- 89 (92). The lorica is smooth, without folds.
- 90 (91). The lorica is strongly elongated, its length is about three its width. Species commensal on freshwater harpacticoid copepods
. *A. nitocrae* Dovgal (Fig. 89).
- 91 (90). The length of lorica is equal of width or somewhat more of this
. *A. fluviatilis* Stokes (Fig. 84).
- 92 (89). The lorica is covered with transversal folds.
- 93 (94). The stalk is equipped with wide basal disc, actinophores are slightly developed. The folds of the lorica are irregular and might absent. The species is commensal on marine and brackishwater crustaceans
. *A. foetida* Maup (Fig. 85).
- 94 (93). The stalk is without basal disc, actinophores are good developed. The folds of the lorica are numerous. Species is commensal on marine harpacticoid copepods *A. harpacticicola* Precht (Fig. 88).
- 95 (84). The cell body is incompletely filled the lorica and attached to the mouth of lorica.
- 96 (103). The papilla between stalk and lorica is absent.
- 97 (100). The lotica is smooth, without webbings.
- 98 (99). The macronucleus is rounded. Marine periphytic species
. *A. poculum* Hertwig (Fig. 91).
- 99 (98). The macronucleus is horseshoe. Freshwater periphytic species
. *A. grandis* Kent (Fig. 87).
- 100 (97). The lorica is covered with transversal webbings.
- 101 (102). Actinophores are not developed. The lorica is slightly laterally flattened. Freshwater and brackishwater species, inhabitant of treatment facilities
. *A. ornata* Sand (Fig. 90).
- 102 (101). Actinophores are developed. The lorica is laterally flattened. Species is commensal on marine and freshwater halacarid mites
. *A. sulcata* Dons (Fig. 92).
- 103 (96). There is papilla between stalk and lorica. The lorica is usual smooth, actinophores are badly developed. Euryhaline periphytic species
. *A. compressa* Clap., Lachm. (Fig. 11, 2; 83).
- 104 (83). Tentacles are arranged in two apical rows
. Genus *Trematosoma* Batisse; *T. complatana* (Gruber) (Fig. 97).
- 105 (82). There are two solitary tentacles at the apical body surface
. Genus *Soracineta* Jank.; *S. orchestii* Dovgal (Fig. 95).
- 106 (81). The lorica is stylothea-type. Genus *Acinetides* Swarcz.
- 107 (108). The cell body is completely covered by stylothea.
. *A. gruberi* Curds (Fig. 93, 114).
- 108 (107). The stylothea covered only bottom of the cell body
. *A. infundibuliformis* (Wang, Nie) (Fig. 94).
- 109 (80). The lorica is mucous
. Genus *Squalorophrya* Goodr., Jahn.; *S. macrostyla* Goodr., Jahn (Fig. 10, 2; 96).
- 110 (79). Lorica absent
. Family Tokophryidae Jank.; Genus *Tokophrya* Bütschli.
- 111 (128). Tentacles are arranged in bundles.
- 112 (127). The tentacles are arranged in two bundles.
- 113 (124). The stalk is short; the length of stalk is nothing more than length of body.

- 114 (123). Actinophores are absent.
- 115 (122). The stalk is not dipped into particular cavity provided with microfibrilla.
- 116 (121). The widths of the cell body no more than body length.
- 117 (120). The length of the cell body no more than body width or a trifle over of it.
- 118 (119). Ciliate attaching to the substrate by expanded basal part of the stalk. The stalk has apical widening before connecting with body. The species is commensal on freshwater cyclopoid copepods. Generally localized on antennae, rarely on thoracal segments of the host body
. *T. cyclopum* (Clap., Lachm.) (Fig. 101).
- 119 (118). Ciliate attaching to the substrate by special secretion. Stalk without apical widening, usually dipped into cell body. Species is commensal on gammarid amphipodes from subterranean water
. *T. niphargi* (Strouh.) (Fig. 104).
- 120 (117). The cell body is elongate. The body length is noticeably more than its width. The stalk is short, apically flared, slightly dipped into cell body. There are two contractile vacuoles. Freshwater periphytic species, also has observed on cyclopoid copepods
. *T. infusionum* (Stein) (Fig. 102).
- 121 (116). The cell body is wide, flattened; its width is considerably more than length. Macronucleus is elongate and directed along body transverse axis. Stalk is short with cup-like apical widening. The apical widening of the stalk is longitudinally striated. Inhabitants of the shells surface of freshwater gastropods *T. yastrebtsovi* Dovgal (Fig. 107).
- 122 (115). The stalk is short, and dipped into particular cavity provided with system of radial microfibrilla. Cell body is elongate, nearly cylindrical, slightly laterally flattened. Species is commensal on freshwater cyclopoid copepods *T. actinostyla* Collin (Fig. 99).
- 123 (114). Tentacles are located at two hemispherical actinophores. Stalk is short, usually longitudinally striated. The cell body is slightly laterally flattened. Species is commensal on freshwater hydracarine mites
. *T. wenzeli* Matth., Stiebler (Fig. 106).
- 124 (113). The stalk is long, oversize the body length, longitudinally striated. The cell body is triangle or pear-shaped, laterally flattened. The tentacles are arranged in two apical bundles on bad developed actinophores
. *T. lemnarum* Stein (Fig. 103).
- 125 (112). The number of tentacle bundles is greater or less than two.
- 126 (127). Tentacles are arranged in four bundles on hemispherical actinophores. The cell body is shaped like an inverted pyramid, not flattened. The stalk is long, somewhat apically extended. Species is inhabitant of freshwater periphyton *T. quadripartita* (Clap., Lachm.) (Fig. 98).
- 127 (126). Tentacles are long, arranged in one subapical bundle. The stalk is short. The cell body is spherical or pear-shaped. Species is parasitic on fresh-water peritrichs, found in activated sludge
. *T. carchesii* (Clap., Lachm.) (Fig. 100).
- 128 (111). Tentacles are not arranged in bundles, evenly distributed at apical body surface. Stalk is long, slightly apically extended, weakly longitudinally striated. The species is inhabitant of freshwater algae, turtles and invertebrate animals *T. stenostyla* (Hamilton, Jahn) (Fig. 105).
- 129 (78). The tentacles are funnel-like
. Family Choanophryidae Dovgal; Genus *Choanophrya* Hartog; *C. infundibulifera* (Hartog) (Fig. 108).

- 130 (77). The stalk is absent Order Trichophryida Bütschli.
- 131 (140). Lorica absent.
- 132 (139). The cell body is not ramified. Flattened sessile forms are spread-eagle along substrate, unflattened forms are planktonic
. Family Trichophryidae Bütschli.
- 133 (138). The cell body is flattened or hemispherical, attached to the substrate.
- 134 (137). The cell body is attached to the substrate by its lower surface. The species are inhabitants of freshwater periphyton or ectoparasitic on sessile ciliates Genus *Trichophrya* Clap., Lachm.
- 135 (136). The cell body is flattened; tentacles are arranged in 4–10 bundles. The species is ectoparasitic on stalks of freshwater sessile ciliates (peritrichs) or periphytonic *T. epistylidis* Clap., Lachm. (Fig. 109).
- 136 (135). The cell body is hemispherical rather asymmetrical. Tentacles are arranged in one or two bundles, actinophores are absent. The species is commensal on freshwater turtles
. *T. brevis* (Goodr., Jahn) (Fig. 110).
- 137 (134). The cell body is attached to substrate (host branchial epithelium) by special tentacles which placed on lateral body surface. The species is ectoparasitic on the gills of freshwater fishes
. Genus *Capriniana* Strand.; *C. piscium* (Bütschli) (Fig. 111).
- 138 (133). The cell body is not flattened, radially symmetrical, tentacles are arranged in bundles at actinophores. Freshwater planktonic ciliates.
. Genus *Staurophrya* Zach.; *S. elegans* Zach. (Fig. 112).
- 139 (132). The cell body is ramified
Dendrosomidae Fraipont; Genus *Dendrosoma* Ehr.; *D. radians* Ehr. (Fig. 113).
- 140 (131). There is tectinous or mucous lorica.
- 141 (144). The lorica is tectinous. Species are ectoparasitic on ciliates. The body attaching to the host body by single (rarely a few) tentacle
. Family Pseudogemmidae Jank.; Genus *Pseudogemma* Collin.
- 142 (143). Only tentacle is dipped into the host cell body
. *P. pachystyla* Collin (Fig. 114).
- 143 (142). From one-half to thirds of the cell body is dipped into the host cell body
. *P. keppeni* Collin (Fig. 115).
- 144 (141). The lorica is tectinous, mucous or combined. There are periphytonic and planktonic forms. The cell body in periphytonic forms is attached to the substrate by its lower surface
Family Solenophryidae Jank.; Genus *Solenophrya* Clap., Lachm.; *S. crassa* Clap., Lachm. (Fig. 116).
- 145 (76). Trophont cell body is spherical, without tentacles and adhesive organelles. The species are intracellular parasites of ciliates or tissue parasites of turbellarians Order Endosphaeriida Jank.; Family Endospaeheriidae Jank.; Genus *Endosphaera* Eng.; *E. engelmanni* Entz (Fig. 117).
- 146 (75). The swarmer is forming into the brood pouch generated by means of deep invagination of cortex (inversogemmy). The cell body of trophont stage as a rule is flattened or hemispherical. The tentacles are clavate, rod-like or ramified. Generally there are several contractile vacuoles Subclass Evaginogenia Jank.
- 147 (198). The tentacles are clavate Order Discophryida Jank.
- 148 (185). Lorica absent.

- 149 (180). The cell body is elevated over the substrate, usually flattened. The species are commensals of aquatic insects, arachnids and crustaceans, there are several periphytonic species Family Discophryidae Collin.
- 150 (175). The macronucleus is not ramified Genus *Discophrya* Lachm.
- 151 (172). The cell body is laterally flattened.
- 152 (159). The tentacles are arranged in bundles.
- 153 (156). There are more than one bundles of tentacles.
- 154 (155). There are three bundles of tentacles at actinophores. The stalk is short *D. ferrumequinum* Ehr. (Fig. 52).
- 155 (154). There are from 7 to 12 bundles of tentacles. Actinophores absent, stalk is long *D. coperniciana* Wietrz. (Fig. 54).
- 156 (153). There is only single apical bundle of tentacles.
- 157 (158). There is good developed basal disc in area of connection between stalk and cell body. The macronucleus is ribbon-like *D. helophori* Matth., Placht. (Fig. 61).
- 158 (157). There is cup-like apical widening of the stalk. Macronucleus is rounded *D. laccobii* Matth. (Fig. 62).
- 159 (152). The tentacles are not arranged in the bundles.
- 160 (171). The cell body is not elongate or slightly elongate.
- 161 (164). The stalk is cylindrical, scarcely apically enlarged.
- 162 (163). The cell body is disc-like, elevated over the substrate, tentacles are evenly distributed over their apical edge. Stalk is very short; macronucleus is ribbon-like or horseshoe-shaped. Periphytonic species *D. cothurnata* Weiss. (Fig. 55).
- 163 (162). The cell body is asymmetrical, rarely elongated, often tilted in parallel with substrate so stalk connects with body on their lateral side which facing the substrate. Macronucleus is ribbon-like. The species is commensal of aquatic beetles *D. cybistri* Collin (Fig. 56).
- 164 (161). The stalk is markedly apically enlarged.
- 165 (170). The cup-like apical stalk broadening (epicone) absent.
- 166 (169). The stalk is uniformly expanded upwards.
- 167 (168). The stalk of different length, uniformly expanded upwards. There are one or two contractile vacuoles. The species is commensal on aquatic beetles, bugs and mites *D. lichtensteinii* Clap., Lachm. (Fig. 1, 1; 5, 56; 63).
- 168 (167). The stalk is short, steeply expanded upwards in the shape of a broad cone. There are up to several dozens contractile vacuoles. The species is commensal on aquatic beetles and bugs *D. ochthebii* Matth. (Fig. 64).
- 169 (166). The stalk with short cylindrical part which passes into steeply expansion with transverse folds and affluences. The species is commensal on hydraenid beetles *D. helmidis* Matth. (Fig. 60).
- 170 (165). There is a cup-like apical stalk broadening (epicone) that cover a basal part of the body. The tentacles with expanded bases, distributed at apical body edge. The species is commensal on rheophil bug *Aphelocheirus* sp. *D. gessneri* Matth. (Fig. 59).
- 171 (160). The cell body is markedly elongate. The stalk of different length, cylindrical or somewhat expanded upwards, rarely with small cup-like broadening (epicone). Periphytonic species and commensal on freshwater mollusks and insects *D. elongata* Clap., Lachm. (Fig. 58).

- 172 (151). The cell body is not flattened.
- 173 (174). Tentacles are placed only at apical body surface, stalk is short. Periphytonic species *D. cylindrica* (Perty) (Fig. 57).
- 174 (173). Tentacles are placed both at apical and basal body surfaces, the stalk is long. The species is commensal on freshwater decapod crustaceans *D. astaci* (Clap., Lachm.) (Fig. 53).
- 175 (150). The macronucleus is ramified Genus *Setodiscophrya* Jank.
- 176 (179). The tentacles are not arranged in bundles.
- 177 (178). The stalk is long, cylindrical, without folds *S. deplanata* (Matth.) (Fig. 66).
- 178 (177). The stalk of different length sharply expanded upwards, with transversal folds and affluences *S. steinii* (Clap., Lachm.) (Fig. 67).
- 179 (176). The tentacles are arranged in three bundles at body protuberances *S. hydroi* (Matth.) (Fig. 65).
- 180 (149). The cell body is spread over the substrate, in the form of flat disc Family Heliophryidae Corliss.
- 181 (184). The macronucleus is rounded, not ramified Genus *Heliophrya* Saed., Tell.
- 182 (183). The tentacles are arranged in the bundles *H. rotunda* (Hentsh.) (Fig. 1, 2; 11, 1; 75, 2; 76).
- 183 (182). The tentacles are not arranged in the bundles, evenly distributed at edges of the cell body *H. minima* (Rieder) (Fig. 75, 1; 77).
- 184 (181). The macronucleus is ramified Genus *Cyclophrya* Gonn.; *C. magna* Gönn. (Fig. 10, 3; 78).
- 185 (148). There is tectinous lorica Family Periacinetidae Jank.
- 186 (197). The lorica with discernible stalk or stylothea.
- 187 (196). The lorica with discernible stalk, tentacles most commonly are arranged in two bundles Genus *Periacineta* Collin.
- 188 (193). The macronucleus without any appendices.
- 189 (192). The cell body is laterally flattened.
- 190 (191). The lorica is smooth, without transversal folds or ribs. Periphytonic species and commensal on aquatic beetles, bugs and spiders *P. buckei* (Kent) (Fig. 6, 1; 68).
- 191 (190). The lorica is striated, with small transversal ribs. The species is commensal on aquatic beetles *P. striata* Dovgal (Fig. 72).
- 192 (189). The cell body is unflattened, lorica is conical and the mouth of lorica is cut aslant. The species is commensal on corixin bugs *P. notonectae* (Clap., Lachm.) (Fig. 71).
- 193 (188). The macronucleus with apical appendices.
- 194 (195). The macronucleus has two apical appendices, Y-shaped. The species is commensal on aquatic beetles *P. laccophili* (Matthes) (Fig. 70).
- 195 (194). The macronucleus has three apical appendices, Ψ-shaped. The species forms hyperphoretic pseudocolonies, commensal on whirligig beetles *P. gyrini* Dovgal (Fig. 69).
- 196 (187). The lorica of stylothea type Genus *Kormosia* Dovgal; *K. linguifera* (Clap., Lachm.) (Fig. 74).
- 197 (186). There is semilorica in the form of thick stalk that expanded into asymmetrical bed covering one side of the flat cell body Genus *Elatodiscophrya* Jank.; *E. stammeri* (Matthes) (Fig. 73).
- 198 (147). The tentacles are rod-like or ramified Order Dendrocometida Raabe.
- 199 (202). The tentacles are rod-like Suborder Stylocometina Jank.

- 200 (201). Sessile forms, commensals on freshwater asellid isopode crustaceans Family Stylocometidae Jank.; Genus *Stylocometes* Stein; *S. digitatus* (Clap., Lachm.) (Fig. 80).
- 201 (200). Planktonic forms. Trophonts are spherical, the tentacles in trophonts are randomly distributed at the body surface opposite to position of contractile vacuole. The swarmer stage is more long-term than trophont stage. Swarmer is spindle-shaped with numerous (up to 14) transverse kineties. There is single large contractile vacuole at its forward end and several rod-like tentacles at the backward half of body. Anaerobic species which inhabits in polluted water and soil Family Enchelyomorphidae August., Foissn.; Genus *Enchelyomorpha* Kahl; *E. vermicularis* (Smith) (Fig. 81).
- 202 (199). The tentacles are ramified. The species are commensals on freshwater amphipode crustaceans Suborder Dendrocometina Dovgal; Family Dendrocometidae Stein; Genus *Dendrocometes* Stein; *D. paradoxus* Stein (Fig. 79).

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ	7
ОБЩАЯ ЧАСТЬ	11
Краткая история изучения сукторий	11
Особенности морфологии сукторий	17
Морфология трофонтов	19
Морфология бродяжек	27
Основные признаки, используемые в систематике и для идентификации сукторий	31
Экология щупальцевых инфузорий	39
Происхождение и филогения сукторий	46
Положение класса Suctorea в типе Ciliophora. Система таксона	59
Методы изучения щупальцевых инфузорий	65
СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ	68
К л а с с Suctorea Claparede et Lachmann, 1859	68
I. Подкласс Exogenia Collin, 1912	69
I. Отряд Podophryida Jankowski, 1973	69
II. Отряд Metacinetida Jankowski, 1978	83
III. Отряд Ephelotida Raabe, 1964	107
IV. Отряд Vermigemmidia Jankowski, 1973	113
II. Подкласс Evaginogenia Jankowski, 1975	121
I. Отряд Discophryida Jankowski, 1975	121
II. Отряд Dendrocometida Raabe, 1964	161
III. Подкласс Endogenia Collin, 1912	168
I. Отряд Acinetida Raabe, 1964	169
II. Отряд Trichophryida Jankowski, 1978	210
III. Отряд Endosphaeriida Jankowski, 1978	224
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	227
АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ	246
АВСТРАКТ	255
KEYS TO THE TAXA	258

C O N T E N T

INTRODUCTION	5
SYSTEMATIC INDEX	7
GENERAL PART	11
A brief history of suctorian investigations	11
The peculiarities of suctorian morphology	17
Morphology of trophont stages	19
Morphology of swarmers	27
Key characteristics used in taxonomy and identifications of suctorians	31
Ecology of suctorians	39
Origin and phylogeny of suctorian ciliates	46
Systematic position of class Suctorea in phylum Ciliophora. System of the taxon	59
Methods of suctorian investigations	65
SYSTEMATIC PART	68
C l a s s Suctorea Claparede et Lachmann, 1859	68
I. Subclass Exogenia Collin, 1912	69
I. Order Podophryida Jankowski, 1973	69
II. Order Metacinetida Jankowski, 1978	83
III. Order Ephelotida Raabe, 1964	107
IV. Order Vermigemmidida Jankowski, 1973	113
II. Subclass Evaginogenia Jankowski, 1975	121
I. Order Discophryida Jankowski, 1975	121
II. Order Dendrocometida Raabe, 1964	161
III. Subclass Endogenia Collin, 1912	168
I. Order Acinetida Raabe, 1964	169
II. Order Trichophryida Jankowski, 1978	210
III. Order Endosphaeriida Jankowski, 1978	224
REFERENCES	227
INDEX OF LATIN NAMES	246
ABSTRACT	255
KEYS TO THE TAXA	258

Наукове видання

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ім. І.І. ШМАЛЬГАУЗЕНА

ФАУНА УКРАЇНИ

Т о м 36

І Н Ф У З О Р І Ї

В и п у с к 1

ДОВГАЛЬ Ігор Васильович

СУКТОРІЇ

(Ciliophora, Suctorea)

Російською мовою

Київ, Науково-виробниче підприємство
«Видавництво “Наукова думка” НАН України», 2013

Художній редактор *І.П. Савицька*
Технічні редактори *Т.С. Березяк, Г.М. Ковальова*
Коректор *Н.А. Дерев'янка*
Оператори *В.Г. Каменькович, Г.А. Юр'єва*
Комп'ютерна верстка *Т.О. Ценцеус*

Підп. до друку 20.09.2013. Формат 70×108/16.
Папір офс. № 1. Гарн. Таймс. Друк. офс. Ум. друк. арк. 23,8.
Ум. фарбо-відб. 23,8. Обл.-вид. арк. 23,0.
Тираж 300 прим. Зам. № 13—819

НВП «Видавництво “Наукова думка” НАН України»
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи
до Державного реєстру видавців, виготівників
і розповсюджувачів видавничої продукції
ДК № 2440 від 15.03.2006 р.
01601 Київ 1, вул. Терещенківська, 3

ПАТ фірма «Віпол»
03151 Київ 151, вул. Волинська, 60
Свідоцтво про внесення до Державного реєстру
серія ДК № 4404 від 31.08.2012 р.

