

Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена
НАН України

На правах рукопису
УДК 576.893.17:599.6

ТИМОШЕНКО ОЛЬГА НАУМІВНА

ІНФУЗОРІЇ ТОВСТОГО КИШЕЧНИКА
НЕПАРНОКОПИТНИХ ТА ХОБОТНИХ

03.00.19 - "паразитологія"

03.00.02 - "зоологія"

Автореферат
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Київ - 1996





00754248 (U)

6 33, 338

на у Відділі паразитології

І. Шмальгаузену НАН України

Науковий керівник - доктор біологічних наук

Григорій Митрофанович ДВОЙНОС

Офіційні опоненти - доктор біологічних наук, професор

Галина Йосипівна ЩЕРБАК

кандидат біологічних наук

Ігор Васильович ДОВГАЛЬ

Провідна установа - Національний аграрний університет

Захист відбудеться "24" вересня 1996 р. на засіданні
Спеціалізованої ради Д.01.85.01 при Інституті зоології
ім. І.І. Шмальгаузену НАН України за адресою:
252601, Київ-30, вул. Б. Хмельницького, 15

З дисертацією можна ознайомитись в бібліотеці Інституту
зоології ім. І.І. Шмальгаузену НАН України

Автореферат розісланий "10" серпня 1996 р.

Вчений секретар

Спеціалізованої ради

кандидат біологічних наук

В.В. Золотов

ЛННБ ім. В. Стефаніка
АН України

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми досліджень. Проблема реалізації рослиноїдності у тварин, зокрема крупних ссавців, у яких функція перетравлювання окремих компонентів рослинної їжі перекладена на симбіонтні мікроорганізми кишкового каналу, може бути розв'язана при з'ясуванні еколого-таксономічної структури ендосимбіонтних ценозів, закономірностей їх формування та функціонування.

У ряду рослиноїдних ссавців обов'язковим компонентом угруповання кишкових симбіонтів є найпростіші типу Ciliophora, представлені видами класів Litostomatea, Phyllopharyngea та Olygothymenophorea. Найбільш вивчені серед них - інфузорії рубця жуйних, а інфузорії з локалізацією в товстому кишечнику, які є не менш різноманітними за таксономічним складом і більш поширені серед рослиноїдних ссавців, лишаються вивченими недостатньо. Значна частина досліджень інфузорій товстого кишечника була виконана на межі 30-х років (роботи Buisson, Da Cunha et Muniz, Hsiung, Kopperi, Стрелков). Вони потребують певної ревізії. Переважна більшість сучасних робіт присвячена описам окремих таксонів інфузорій (напр.: Latteur, Wolska, Van Hoven et al., Gilchrist et al.). Узагальнюючі роботи, пов'язані з інфузоріями товстого кишечника рослиноїдних ссавців, обмежуються аналізом складу фауни інфузорій на рівні родин (Dehority, 1986; Bonhomme, 1990). Є лише окремі спроби аналізу структурних особливостей угруповання інфузорій кишкового каналу (Стрелков, 1939; Корнилова, 1991). В той же час, більш глибоке вивчення цієї групи інфузорій допомагає визначенню універсальності використання найпростіших рослиноїдними ссавцями при здійсненні симбіотного травлення, розкриває відмінності між хазяями за особливостями цього типу травлення, а також робить можливими деякі

припущення щодо часу та порядку його формування у хазяїв певних таксонів.

Мета і завдання досліджень. Метою нашої роботи було порівняльне вивчення видового складу, особливостей еколого-таксономічної структури, а також закономірностей формування складу угруповань інфузорій товстого кишечника двох споріднених груп рослиноїдних ссавців: непарнокопитних та хоботних. Для її вирішення було поставлено такі завдання:

- дослідити видовий склад інфузорій куланів, коней Пржевальського та бурчелових зебр, індійських, чорних і білих носорогів, індійських і рівнинних тапірів, а також індійських і африканських слонів;

- проаналізувати еколого-таксономічні особливості групування інфузорій кишкового каналу Equidae, в тому числі, вивчити характер розподілу інфузорій вдовж товстого кишечника та вплив на них голодування хазяїв;

- узагальнити та провести порівняльний аналіз даних щодо складу фауни інфузорій рослиноїдних ссавців з задньокишковим типом ферментації і проаналізувати можливі шляхи та закономірності її формування у філогенезі окремих таксонів хазяїв.

Наукова новизна та практичне значення роботи. Проведено широкі дослідження фауни інфузорій представників родин непарнокопитних і хоботних, в тому числі мало вивчених: коня Пржевальського, бурчелової зебри, американського та індійського тапірів, індійського носорога. Вперше у складі фауни інфузорій непарнокопитних зареєстровано 18 видів, у хоботних - 19; 19 видів інфузорій виявилися новими для науки, чотири з них віднесені до двох нових родів.

Складені діагнози нових видів та родів інфузорій, а' також нові таблиці для визначення представників родів *Prototapirella* та *Triplumaria*.

Крім трьох відомих раніше типів розподілу інфузорій вдовж товстого кишечника Equidae, вперше виявлені і описані два нових.

Доведена вірогідність зв'язку таксономічного складу інфузорій у Equidae з видовою належністю хазяї. а.

Вперше проведено широкий порівняльний аналіз складу фауни інфузорій кишкового каналу рослиноїдних ссавців та висунуто гіпотезу про порядок його формування в процесі еволюції тварин-хазяїв.

Запропоноване співвідношення кількості видів інфузорій певних таксономічних груп може слугувати за показник особливостей симбіонтного травлення тварин-хазяїв та їх фізіологічного стану. Останнє особливо важливо для рідкісних видів тварин при утриманні в неволі. Результати роботи також можуть бути використані при викладанні курсів зоології безхребетних, фізіології тварин, теорії еволюції та біологічної статистики.

Апробація результатів роботи та їх публікація. Матеріали дисертаційної роботи доповідались на IV Всесоюзному з'їзді протозоологів (Ленінград, 1992), XI Конференції УРНОП (Київ, 1993), Конференції УНТР (Київ, 1995, IX Міжнародному конгресі з протозоології (Германія, 1993), VIII Міжнародному конгресі з паразитології (Турція, 1994), VIII Міжнародному симпозиумі з фізіології жуйних тварин (Германія, 1994), II Європейському конгресі з протистології (Франція, 1995), IV Міжнародному симпозиумі з травлення рослиноїдних тварин (Франція, 1995).

За матеріалами дисертації опубліковано 12 робіт.

Структура та обсяг роботи. Дисертація складається з вступу, 6 розділів, висновків та 3 додатків. Викладена на 158 сторінках, ілюстрована 23 таблицями, 39 малюнками та 18 мікрофотографіями. В списку літератури наведені 123 назви.

ЗМІСТ РОБОТИ

1. СТАН ВИВЧЕНОСТІ ФАУНИ ІНФУЗОРІЙ

НЕПАРНОКОПИТНИХ (PERISSODACTYLA) ТА ХОБОТНИХ (PROBOSCIDEA)

За літературними даними фауна інфузорій непарнокопитних складає 93 види з 42 родів. В тому числі у Equidae 80 видів 31 роду, Tapiridae - 4 види 4 родів, Rhinocerotidae - 28 видів 13 родів. Фауна інфузорій хоботних представлена 25 видами з 21 роду.

2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ РОБОТИ

В роботі наведено матеріали досліджень 528 проб інфузорій від 129 особин хазяїв 10 видів.

Проби від куланів та диких коней зібрані при повному паразитологічному розтині тварин Г.М. Двойносом і Н.С. Звєгінцевою протягом останніх 15 років. Матеріали від зебр передані доктором Р. Кресек з Південно-Африканської Республіки. Фекальні проби від носорогів, тапірів та слонів зібрані нами в зоопарках Києва, Харкова, Миколаєва, Москви, Варшави, Берліну та Двур Кралове (Чехія) протягом 1991-1994 років.

Відбір проб проводився за методом Догеля-Стрелкова (Стрелков, 1939). В роботі обгрутоване його застосування як найбільш придатного для виконання поставлених завдань порівняно до інших існуючих методів.

Статистична обробка даних проводилась з використанням статистичного пакету CSS/3 (StatSoft, Inc. 1991, США). Використовувались методи дисперсійного, дискримінантного, регресійного та клас-

терного аналізу. Кластичний аналіз виконано методом парсимонії з використанням програми "Hennig86" (Farris. 1988).

3. ИНФУЗОРИИ ТОВСТОГО КИШЕЧНИКА EQUIDAE

В розділі викладено основні результати досліджень інфузорій куланів, коней Пржевальського та бурчелових зебр. До складу фауни інфузорій цих представників родини Equidae входило 58 видів 23 родів. Результати наших досліджень підтверджують висновок Стрелкова (1939) про наявність спільної фауни інфузорій у Equidae.

3.1. Видовий склад інфузорій коня Пржевальського (*Equus przewalskii*) та кулана (*E. hemionus kulan*)

Інфузорії диких еквід Асканії-Нова були представлені 57 видами з 22 родів, в тому числі: у куланів - 46 видами, у коней Пржевальського - 52 видами. Інфузорії коней Пржевальського досліджувалися вперше. У куланів 66% видів інфузорій зареєстровані вперше для цього хазяїна. Всі виявлені види раніше реєстрували у свійських коней.

Не дивлячись на довгострокове сумісне утримання, два види хазяїв демонструють деяку відмінність щодо складу та частоти виявлення окремих видів інфузорій.

3.2. Видовий склад інфузорій зебри (*E. burchelli antiquorum*)

У бурчелових зебр відмічено 27 видів інфузорій 15 родів, з них 14 видів - вперше для цього хазяїна, що складає 44% від відомої на сьогоднішній день кількості видів у складі фауни інфузорій. Серед видів відомих від зебр тільки 5 є специфічними для них, усі інші реєструвалися раніше у інших представників родини Equidae.

3.3. Розподіл інфузорій по довжині товстого кишечника у Equidae

А.А. Стрелковим (1939) було показано, що інфузорії формують в товстому кишечнику Equidae два фауністичних комплекси: проксимальний (який складається з 21 виду, що локалізуються в сліпій кишці та вентральному колоні) та дистальний (складається з 45 видів, що зустрічаються в дорсальному та малому колоні). В області тазового згину відбувається часткове змішування представників двох комплексів. Сім видів є нейтральними щодо локалізації. Такий тип розподілу інфузорій вдовж товстого кишечника за Стрелковим є "нормальним".

Застосування методу Догеля-Стрелкова дозволило не тільки підтвердити існування "нормального" типу розподілу інфузорій вдовж товстого кишечника у диких еквід, але й виявити ще ряд типів розподілу, відмінних від описаного А.А. Стрелковим (1939).

Крім "нормального" типу розподілу в роботі розглядаються також "проксимальний" (при якому у хазяїна повністю відсутні представники дистального фауністичного комплексу, а "проксимальні" види зустрічаються вдовж всього товстого кишечника, зберігаючи найбільшу чисельність у вентральному колоні), "дистальний" (при якому у хазяїна практично відсутні види проксимального комплексу, а представники дистального зберігають типову локалізацію у дорсальному та малому колоні), "змішаний" (з основною відмінністю від "нормального" у повторній появі "проксимальних" видів у дорсальному колоні, де відбувається змішування представників обох комплексів) та "подвоєний нормальний" (при якому проксимально-дистальний комплекс видів з'являється двічі: види проксимального локалізуються в сліпій кишці та в передній частині дорсального

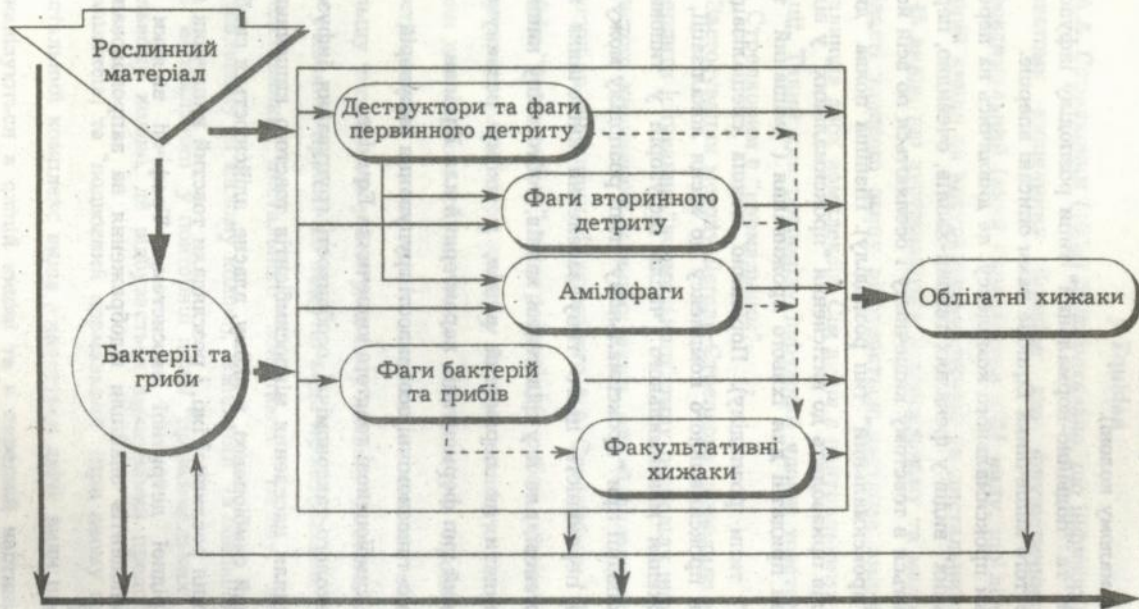
колона, а дорсального - у вентральному колоні, нижній частині дорсального та малому колоні).

“Дистальний” та “подвійно-нормальний” типи розподілу інфузорій вдовж товстого кишечника Equidae нами описані вперше.

Представники проксимального комплексу, не дивлячись на перевагу “дистальних” видів у фекаліях тварин-хазяїв, очевидно, першими з’являються в товстому кишечнику і оселяються по всій його довжині (“проксимальний” тип розподілу). Пізніша поява “дистальних” видів призводить до витіснення “проксимальних” у відділи, найбільш придатні для їхнього проживання (“змішаний” та “нормальний” типи розподілу). Порівняно менша спеціалізація представників проксимального комплексу до місця локалізації, а також збереження максимального числа інфузорій у типових відділах локалізації при “проксимальному” типі розподілу можуть свідчити про первинність цього типу заселення кишечника не тільки в онтогенезі, але й у філогенезі хазяїв, тобто сліпу кишку можна розглядати як первинний відділ, у якому розвинувся задньокишковий тип ферментації, характерний для Equidae.

3.4. Еколого-таксономічні особливості групування інфузорій у симбіоценозі товстого кишечника Equidae

Вивчаючи еколого-таксономічні особливості групування інфузорій, ми прийняли населення мікросимбіонтів товстого кишечника за специфічний симбіоценоз, у якому, власне, здійснюється симбіонтне травлення рослинної їжі, і розглядали товстий кишечник як модель своєрідної детритної екосистеми. Трофічні зв’язки її основних компонентів знайшли відображення на запропонованій схемі (мал. 1).



Мал. 1. Схема трофічних зв'язків угруповань мікросимбіонтів товстого кишечника еквід
(за: Тимошенко, Двойнос, 1996)

За "первинний детрит" ми приймали компоненти хімусу, оброблені, переважно, механічно у початкових відділах шлункового тракту (в основному це фрагменти рослинних волокон). За "вторинний детрит" - хімус, оброблений, окрім того хімічно, ферментами хазяїна та симбіонтів (це дрібні рослинні частки, фрагменти рослинних клітин, поживні речовини, розчинені у кишковій рідині, тощо). Ознайомившись головним чином на роботі А.А. Стрелкова (1939) та згідно з нашими уявленнями, ми розглядали у складі угруповання інфузорій товстого кишечника Equidae шість трофічних груп.

До деструкторів та фагів первинного детриту ("ті, що надають переваги великим рослинним решткам" за Стрелковим) належать представники підряду Entodiniomorpha. Завдяки особливостям внутрішньої будови та великим розмірам тіла, вони здатні вживати рослинні частки, великі за розміром.

До фагів вторинного детриту (за Стрелковим вони утворюють групу інфузорій, "що надають переваги дрібним часткам та бактеріям") належать голотрихи родин Paraisotrichidae та Buetschliidae. Середні та дрібні розміри тіла, а також наявність вкритих війками ротової воронки та передротової порожнини сприяють вживанню дрібних поживних часток та розчинених речовин.

Амілофаги та факультативні хижаки є більш спеціалізованими представниками фагів вторинного детриту.

Спеціалізовані фаги бактерій та грибів родини Blepharocorythidae очевидно здатні вибірково жититися цими мікроорганізмами завдяки наявності довгої глотки, що слугує за своєрідний "калібратор" часток певного розміру.

Облігатні хижачки представлені сукторіями родини Acinetidae. Їхній спосіб живлення - це висмокування вмісту тіла жертви через щупальця.

Представники всіх шести трофічних груп зустрічаються як в проксимальних, так і в дистальних відділах товстого кишечника Equidae, тобто обидва фауністичних комплекси мають подібну трофічну структуру.

Зваживши, що амілофаги та факультативні хижачки можуть розглядатися у складі фагів вторинного детриту, доходимо висновку, що трофічна і таксономічна структури угруповання інфузорій загалом співпадають.

Проведений дисперсійний аналіз показує, що кількість видів голотріх та ентодініоморфін у складі дистального комплексу видів та загалом в товстому кишечнику вірогідно відрізняється у куланів та коней Пржевальського.

Дискримінантний канонічний аналіз, проведений нами, дозволив описати загальні відмінності таксономічної структури угруповань інфузорій цих двох видів хазяїв. Як результат, визначена канонічна функція, при застосуванні якої у 87.5 відсотках випадків вірно визначається вид хазяїна за співвідношенням кількості видів ентодініоморфін, голотріх та блефарокоритід у складі фауни інфузорій.

Для вивчення залежності між кількістю видів інфузорій окремих таксономічних груп в роботі використаний метод регресійного аналізу. Виявилось, що найвірогіднішими є моделі лінійної регресії, які пов'язують кількість видів голотріх з кількістю видів ентодініоморфін у складі фауни інфузорій хазяїв, а видова належність хазяїна має досить слабкий, але цілком вірогідний вплив на співвідношення кількості видів голотріх та ентодініоморфін у складі

фауни інфузорій двох хазяїв ($R^2=0.36$, $P<0.02$), що, імовірно, відображає певні особливості їх симбіонтного травлення.

3.5. Стійкість угруповання кишкових інфузорій при дії екстремальних факторів: вплив голодування на інфузорій Equidae

З метою вивчення стійкості угруповання симбіонтних інфузорій при дії стресу, ми визначали вплив на нього короткострокового голодування хазяїна, як одного з важливих екстремальних факторів в природних умовах. Виявилось, що голодування депресивно діє на інфузорій товстого кишечника у Equidae, а зниження їх загальної чисельності та кількості видів у піддослідних тварин більш ніж на 50 відсотків визначалося тривалістю голодування. З кожним днем голодування кількість видів інфузорій зменшувалась в середньому на одиницю, а чисельність в 1.2-1.3 рази. З початком споживання їжі обидва показники швидко поновлювались, а поява окремих видів інфузорій проходила в порядку, зворотньому їх зникненню. Тобто голодування суттєво не вплинуло на угруповання інфузорій у піддослідних тварин і, ймовірно, не призвело до порушень симбіонтного травлення.

4. ИНФУЗОРИИ ТОВСТОГО КИШЕЧНИКА TAPIRIDAE, RHINOCEROTIDAE ТА PROBOSCIDEA

В матеріалах від тапірів зоопаркового утримання, які були в нашому розпорядженні, виявлено лише *Balantidium* spp., при чому, у деяких з них - в значній кількості. Жодного специфічного виду, відомого для цього хазяїна, зареєстровано не було.

У представників родини Rhinocerotidae нами зареєстровано 18 видів інфузорій 13 родів, з них 14 видів і 8 родів - вперше для цих хазяїв (що складає 33% від загальної кількості видів, відомих у складі їхньої фауни інфузорій). В тому числі, вперше відмічена

присутність представників родини Ditoxidae. У індійських носорогів відмічені представники 7 видів 5 родів (усі вперше для цього хазяїна, що, відповідно, складає 88% від загальної кількості видів), у білих - 12 видів 11 родів (з них 11 видів та 7 родів вперше для хазяїна; 41%), у чорних - 9 видів 6 родів (з них 8 видів та 5 родів вперше для хазяїна; 31%).

У представників ряду Proboscidea нами зареєстровані 32 види інфузорій 15 родів, з них 19 видів та 4 роди - вперше для цих хазяїв (що складає 43% від загальної кількості видів, відомих у складі їхньої фауни інфузорій). В тому числі, вперше відмічена присутність у фауні представників родини Acinetidae. У африканських слонів відмічений 21 вид 10 родів (з них 15 видів та 5 родів вперше для хазяїна, що, відповідно, складає 47% від загальної кількості видів), у індійських слонів зареєстровано 23 види інфузорій 9 родів (з них 19 видів та 6 родів вперше для хазяїна; 66%).

5. ОПИСИ НОВИХ ТАКСОНІВ ІНФУЗОРІЙ

У роботі наведені описи 19 нових видів інфузорій з кишечника носорогів та слонів. Для чотирьох з них встановлені два нових роди з родин Paraisotrichidae та Acinetidae. Крім того, складені оригінальні таблиці для визначення видів родів *Triplumaria* та *Prototapirella*.

6. ЗАГАЛЬНИЙ ОГЛЯД ІНФУЗОРІЙ РОСЛИНОЇДНИХ ССАВЦІВ З ЗАДНЬОКИШКОВИМ ТИПОМ ФЕРМЕНТАЦІЇ: ТАКСОНОМІЧНИЙ СКЛАД ТА ЙОГО ПОРІВНЯЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА, ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ У ФІЛОГЕНЕЗІ ХАЗЯЇВ

Оцінюючи дані літератури, а також результати власних досліджень, ми визначили, що група передшлункових інфузорій

нараховує близько 250 видів з 35 родів 9 родин, тоді як група інфузорій з задньокишковою локалізацією нараховує близько 200 видів, але кількість надвидових таксонів значно вища порівняно до перших і складає 83 роди з 15 родин. Задньокишкові інфузорії є також більш різноманітними щодо кількості вищих таксонів хазяїв, від яких вони відомі. Це представники семи рядів: парнота непарнокопитних, хоботних, даманів, приматів, гризунів та зайцеподібних, тоді як хазяї передшлункових інфузорій належать лише до одного ряду: парнокопитних.

Методом кластерного аналізу ми виявили, що за подібністю фаун інфузорій рослиноїдні ссавці утворюють сталі угруповання, які, загалом, співпадають з їх поділом за типами ферментації: передшлунковим (до якого належать представники парнокопитних) та задньокишковим (до якого належать хазяї всіх інших таксонів). Єдине виключення цьому - гіпопотам, який подібний до носорогів та слонів за складом інфузорій у передшлунку.

Оскільки певне групування хазяїв за подібністю фауни інфузорій підтверджується результатами, одержаними через застосування кластерного аналізу, це може означати, що формування асоціацій інфузорії-рослиноїдні ссавці мало не випадковий характер. За допомогою кладистичного аналізу (метод парсимонії) ми з'ясували деякі закономірності формування фауни інфузорій у філогенезі хазяїв. За набір ознак для кожного хазяїна приймали наявність або відсутність у складі фауни інфузорій тих чи інших родин та родів. При цьому, до умовної зовнішньої групи можуть бути віднесені будь-які рослиноїдні ссавці, у кишковому каналі яких відсутні специфічні симбіонтні інфузорії.

Оскільки хазяї різних таксонів могли незалежно здобувати інфузорій, на першому етапі ми визначали спільні за походженням

фауністичні групи інфузорій кишкового каналу. Виявилось, що існує велика спільна за походженням група, яка об'єднує інфузорій з хазяїв 18 таксонів: Bovidae, Cervidae, Giraffidae, Tragulidae, *Camelus*, *Lama*, *Hippopotamus*, *Tapirus americanus*, *Equus*, *Zebra*, *Rhinoceros*, *Diceros*, *Ceratotherium*, *Elephas*, *Loxodonta*, а також *Gorilla*, *Phacochoerus*, *Hydrochoerus*. Присутності у складі фауни 60 таксонів інфузорій (з 113, що бралися до уваги при аналізі) були аутапоморфними ознаками, 29 - унікальними синапоморфіями, для інших 24 була характерна гомоплазія.

Відповідно до походження та поширення хазяїв в історичному минулому, уявляється імовірним, що на початку палеогену сформувалися фауни симбіонтних інфузорій трьох типів (мал. 2): пов'язані з африканською лінією копитних хазяїв, відображенням яких є інфузорії сучасних хоботних і даманів; пов'язані з копитними, що існували в Північній Америці, Азії та Європі, представники яких збереглися у сучасних непарнокопитних; пов'язані, імовірно, з південно-американською лінією копитних, які представлені інфузоріями деяких сучасних гризунів цього континенту.

Серед рослинодних ссавців копитні з ферментацією в товстому кишечнику, очевидно, були первинними хазяями для переважної більшості симбіонтних інфузорій кишкового каналу. Інфузорії передшлунків є задньокішковими за походженням і найбільш близькі до інфузорій носорогів та слонів.

ВИСНОВКИ

1. У представників рядів непарнокопитних (*Perissodactyla*) та хоботних (*Proboscidea*) нами виявлені 97 видів інфузорій 37 родів: у *Perissodactyla* 74 види 30 родів; у *Proboscidea* 32 види 15 родів.
2. Видовий склад інфузорій у вивчених хазяїв з родини *Equidae* був подібний до встановленого для свійського коня. У бурчелової

зебри 14 видів відмічені вперше для цього хазяїна. Новими для фауни інфузорій *Rhinocerotidae* виявились 14 видів і 8 родів: для індійського носорога - 7 видів, для білого - 11 видів, для чорного - 8 видів.

Вперше для фауни інфузорій *Proboscidea* відмічені 19 видів і 4 роди: для індійського слона - 19 видів, для африканського - 15 видів.

3. Описані 19 нових для науки видів інфузорій з кишечника носорогів і слонів, чотири з яких відокремлені в два нових роди. Складені нові таблиці для визначення представників родів *Triplumaria* та *Prototapirella* родини *Cycloposthiidae*.

4. При вивченні розподілу інфузорій вдовж товстого кишечника *Equidae* виявлені п'ять його типів, два з яких описані вперше. "Проксимальний" тип розподілу, імовірно, є первинним як в онто, так і в філогенезі хазяїв.

5. Статистично доведений вплив видової належності хазяїна (*Equidae*) на співвідношення кількості видів інфузорій-голотрих та ентодініоморфін в товстому кишечнику, що, імовірно, відображає особливості симбіонтного травлення хазяїв.

6. Встановлено, що короткострокове голодування хазяїв-еквід призводить до зниження загальної чисельності та кількості видів інфузорій в товстому кишечнику. При споживанні їжі обидва показники швидко поновлюються. Поява окремих видів інфузорій проходить у порядку, зворотньому їх зникненню.

7. Визначено, що за подібністю фаун інфузорій рослиноїдні ссавці утворюють сталі угруповання, що, в основному, відповідає їхньому поділу за типами ферментації: передшлунковим та задньо-кишковим.

8. Виявлене існування великої спільної за походженням фауністичної групи, яка об'єднує інфузорій з хазяїв, що належать до 18 таксонів рослиноїдних ссавців. В межах групи існує дві еволюційні лінії:

- тих, що локалізуються в товстому кишечнику хазяїв з рядів непарнокопитних, хоботних, окремих представників приматів і гризунів, а також передшлунку гіпопотамів і належать до 68 родів 14 родин; основним напрямом їх еволюції є широка зміна хазяїв не споріднених таксонів та обмежена коеволуція з ними;

- тих, що локалізуються в передшлунку жуйних парнокопитних і належать до 32 родів 6 родин; основний напрям еволюції для них - тісна коеволуція з хазяями, а також їх обмежена зміна.

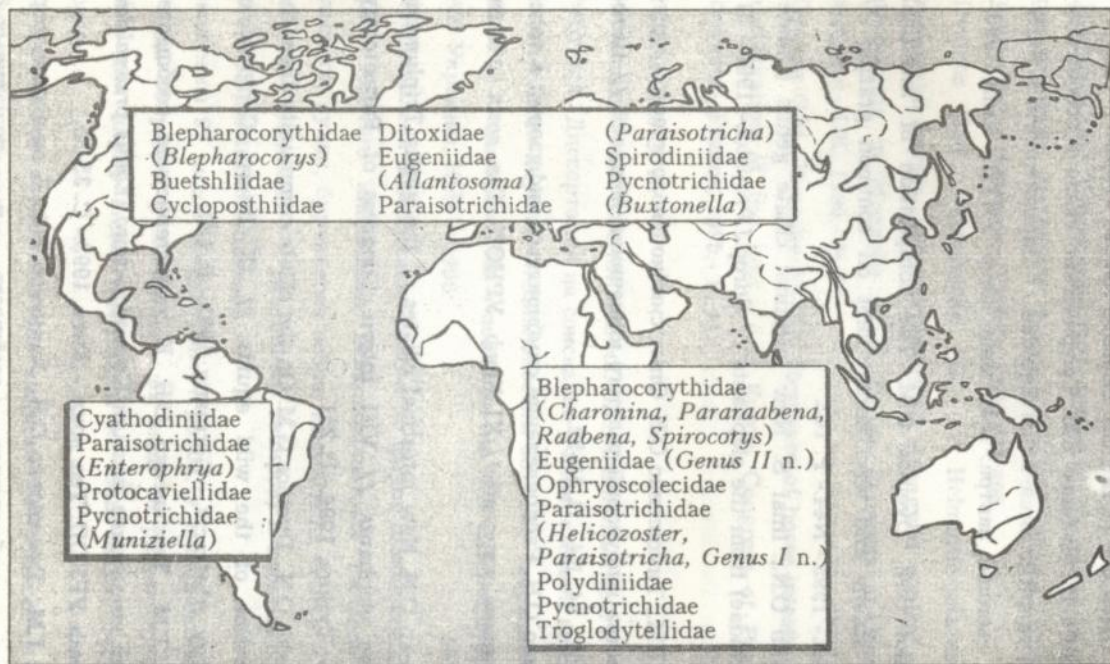
9. Відповідно до походження та поширення хазяїв в історичному минулому уявляється імовірним, що на початку палеогену сформувалися фауни симбіонтних інфузорій трьох типів:

- пов'язані з африканською лінією копитних хазяїв, відображенням яких є фауни інфузорій сучасних хоботних і даманів;

- пов'язані з копитними, що існували в Північній Америці, Азії та Європі, представники яких збереглися у сучасних непарнокопитних;

- пов'язані, імовірно, з південно-американською лінією копитних, які представлені інфузоріями деяких сучасних гризунів цього континенту.

Первинними хазяями для переважної більшості симбіонтних інфузорій кишкового каналу рослиноїдних ссавців, очевидно, були копитні з задньокишковим типом ферментації. Інфузорії передшлунків є задньокишковими за походженням і найбільш близькі до інфузорій носорогів та слонів.



Мал. 2. Склад фауни симбіотних інфузорій рослинних ссавців, імовірно типізований за характером розповсюдження хазяїв у палеогені

СПИСОК РОБІТ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Тимошенко О.Н., Двойнос Г.М. Трофические связи в сообществе инфузорий толстого кишечника Equidae // Паразитология в Україні. Вчора, сьогодні, завтра: Мат. ювіл. конф. УНТІП.- Київ, 1996.- С. 97-100.

Timoshenko O.N., Dvoinos G.M. The composition of intestinal ciliates in kulans and wild horses kept on common grazing // Ann.Zootech.- 1995.- N44.- P. 142.

Timoshenko O.N., Imai S. New intestinal ciliate genus (Ciliate: Paraisotrichidae) from the elephants // Europ.J.Protistol.- 1995.- 31, N4.- P. 78.

Двойнос Г.М., Тимошенко О.Н. Опыт симбиоценологической оценки сообщества инфузорий толстого кишечника лошадей // Цитология.- 1992.- 34, N4.- С. 51-52.

Тимошенко О.Н. Распределение симбионтных инфузорий в толстом кишечнике лошадей // XI Конф. УРНОП: Тез. докл. - Киев, 1993.- С. 161.

Timoshenko O.N. New intestinal ciliates of the genus *Triplumaria* from Asian elephants // VIII Intern. Congress of Parasitology. Abstracts.- Turkey, 1994.- P. 251.

Timoshenko O.N., Dvoinos G.M. On the ciliate community from the large intestine of the wild equids // IX Intern. Congress of Protozoology. Abstracts. - Germany, 1993.- P. 128.

Двойнос Г.М., Тимошенко О.Н. К характеристике сообщества инфузорий кишечника лошади Пржевальского (*Equus przewalskii*) // XI Конф. УРНОП: Тез. докл. - Киев, 1993.- С. 35-36.

Двойнос Г.М., Тимошенко О.Н., Харченко В.А. К проблеме формирования симбионтных сообществ у лошадиных //

Паразитологія в Україні. Вчора, сьогодні, завтра: Мат. ювіл. конф. УНТП.- Київ, 1996.- С. 32-34.

Dvoinos G.M., Timoshenko O.N. Effect of starvation on helminthic and protozoal status of horses // VIII Intern. Congress of Parasitology. Abstracts.- Turkey, 1994.- P. 406.

Dvoinos G.M., Timoshenko O.N. // Helminthic status of the Przewalskii horses, natural factors of strongylid control when re-introducing in Mongolia // II Europ. Congress of Mammology. Abstracts.- UK, 1995.- P. 47.

Dvoinos G.M., Timoshenko O.N. Response of horse intestinal ciliates on starvation of the host // II Europ. Congress of Protistology. Abstracts.- France, 1995.- P. 44.

Тимошенко О. Н.

ИНФУЗОРИИ ТОЛСТОГО КИШЕЧНИКА НЕПАРНОКОПЫТНЫХ И ХОБОТНЫХ. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальностям 03.0019 - "паразитология" и 03.00.02 - "зоология". Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Київ - 1996.

Представлена обобщающая работа по фауне симбионтных инфузорий толстого кишечника непарнокопытных (лошадь Пржевальского, кулан, бурчеллова зебра; индийского, белого и черного носорогов; индийского и равнинного тапиров) и хоботных (индийского и африканского слонов).

Выявлены 97 видов инфузорий 37 родов: у непарнокопытных - 74 вида 30 родов, у хоботных - 32 вида 15 родов. Описаны 19 новых для науки видов инфузорий из кишечника носорогов и слонов.

На основании сравнительного анализа материалов по фауне инфузорий растительноядных млекопитающих показано, что пер-

вичними господарями для більшості симбіонтних інфузорій кишечного каналу були, ймовірно, копитні с заднекишечним типом ферментації. Інфузорії преджелудків являються заднекишечними по походженню і найбільш близькі до інфузорій носорогів і слонів.

Timoshenko O.N.

THE CILIATES FROM THE LARGE INTESTINE OF THE PERISSODACTYLS AND PROBOSCIDEANS. Thesis to acquire the degree of Candidate of Sciences (Biol.). Specialities: 03.00.19 - parasitology, 03.00.02 - zoology. Schmalhausen Institute of Zoology, Nat.Acad.Sci. Ukraine, Kiev, 1996.

A survey on the hindgut ciliates from the perissodactyls (Wild horse, Kulan, Burchell's zebra; Indian, Black and White rhinoceroses; Indian and Lowland tapirs) and proboscideans (Indian and African elephants) with respect to their composition, some ecological characteristics and comparison in different herbivorous mammalian hosts.

Generally, 97 ciliate species from 37 genera were registered: 74 species from 30 genera in perissodactyls and 32 species from 15 genera in proboscideans. In rhinos and elephants 19 ciliate species and 2 genera were recognised as the new.

Considering the comparative analyses of the data on ciliate composition in different animals, the hindgut fermenting ungulates were supposed as the primary hosts for the intestinal ciliates among herbivorous mammals. Forestomach ciliates derived from the hindguts and are more close to that in rhinos and elephants.

Ключові слова: інфузорії, товстий кишечник, непарнокопитні, хоботні, видовий склад, трофічні зв'язки, формування угруповання.

Зак. 378. Тир. 100

Тип. «МИГ-ПРЕСС»

AB 35.358