

Санкт-Петербургский Государственный университет

на правах рукописи

КУДРЯВЦЕВ Александр Александрович

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ ОТРЯДА
HIMATISMENIDA PAGE, 1987 (RHIZOPODA)

03.00.08 – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Санкт - Петербург

2004

Работа выполнена на кафедре зоологии беспозвоночных Биолого - почвенного факультета Санкт - Петербургского Государственного университета

Научный руководитель

доктор биологических наук профессор Серавин Лев Николаевич

Официальные оппоненты

доктор биологических наук Юдин Александр Львович,
доктор биологических наук Фролов Александр Олегович

Ведущее учреждение

Российский Государственный Педагогический Университет им
А И Герцена

Защита диссертации состоится "8" АПРЕЛЯ 2004 года в 16 часов на заседании Диссертационного Совета Д 212 232 08 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Санкт-Петербургском Государственном университете по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб д 7/9

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке СПбГУ

Автореферат разослан "4" МАРТА 2004 г

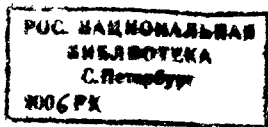
Ученый секретарь специализированного совета,
кандидат биологических наук


С. И. Сухарва

Общая характеристика работы

Актуальность проблемы. Отряд Himatismenida Page, 1987 объединяет 26 видов амебодных организмов, уникальные покровные структуры которых занимают "промежуточное" положение между гликокаликсами голых лобозных амев (Gymnamoebia) и раковинами раковинных лобозных амев (Testacealobosia) Химатисмениды очень многочисленны во всех морских, пресноводных и почвенных местообитаниях и, по всей видимости, являются одной из наиболее широко распространенных и часто изолируемых из природы групп амебодных протистов Несмотря на это, биоразнообразие отряда Himatismenida до сих пор крайне плохо изучено, а сам отряд почти полностью "выпал" из поля зрения современных протистологов Лишь 6 видов химатисменид более-менее подробно охарактеризованы на светооптическом и ультраструктурном уровне. Большое количество наблюдений неидентифицированных химатисменид позволяет предположить, что биоразнообразие этой группы протистов очень сильно недооценивается Традиционное включение отряда Himatismenida в состав раковинных лобозных амев (подкласс Testacealobosia De Saedeleer, 1934), с появлением современных данных об этой группе, ставится под сомнение большинством исследователей, однако никаких конструктивных предложений по изменению систематического положения отряда так и не было выдвинуто Не решен вопрос о филогенетическом единстве родов химатисменид и всего отряда, объединяющего достаточно разнородные в морфологическом отношении таксоны Наши знания о тонкой организации клетки представителей многих видов химатисменид фрагментарны, сомнительны или вообще отсутствуют Нет никаких молекулярных данных, которые могут быть использованы для определения положения химатисменид в филогенетическом древе протистов

Для того, чтобы разобраться в том, что же на самом деле представляют собой эти своеобразные амебодные организмы, необходима детальная ревизия биоразнообразия этого отряда, анализ его систематики и, по возможности, реконструкция филогенетических взаимоотношений между входящими в него видами Необходимо оценить объем и целостность отряда Himatismenida, провести ревизию родов, входящих в его состав, и установить их положение на филогенетическом древе протистов Требуется установить систематически значимые признаки видов, входящих в отряд Himatismenida, проверить, уточнить и дополнить критерии выделения, описания и идентификации отдельных видов Решение этих задач позволит сделать химатисменид



из "малоизученной группы организмов непонятного систематического положения" рутинным объектом протозоологических исследований и прояснит ряд актуальных вопросов морфологической эволюции покровных структур амебодных протистов и взаимоотношений между традиционно выделяемыми "раковинными" и "голыми" амебами.

Цель и задачи исследования Целью этой работы было изучить биоразнообразие *Himantismenida*, подготовить материалы для систематической ревизии этой группы протистов, разобраться в возможных филогенетических связях химатисменид и их положении в системе протистов.

Задачи работы:

- 1 Проанализировать все имеющиеся данные по химатисменидам и схожим группам протистов, оценить возможное разнообразие и объем группы
- 2 Изолировать, изучить и идентифицировать различные виды химатисменид и похожих на них амеб.
- 3 Описать новые и переисследовать малоизученные виды химатисменид.
- 4 Секвенировать ген 18S рРНК различных видов рода *Cochliopodium*
5. Проанализировать возможные филогенетические связи химатисменид с другими протистами.

Научная новизна Методами световой и электронной микроскопии изучено 23 штамма химатисменид и сходных с ними амебодных протистов, относящихся к 18 видам. Детально описаны 15 видов химатисменид, а еще три вида, не относящиеся к этому отряду, использованы как сравнительный материал для обсуждения систематического положения и филогенетических связей химатисменид. Обнаружено 7 новых для науки видов рода *Cochliopodium*, 4 известных вида рода *Cochliopodium* впервые с момента первоописания исследованы методами электронной микроскопии. Обнаружены представители двух новых для науки родов амебодных протистов. Накоплены материалы для проведения полной ревизии систематического состава отряда *Himantismenida*. Впервые секвенированы последовательности гена 18S рРНК трех видов рода *Cochliopodium*. С использованием всех накопленных морфологических и молекулярно-биологических данных впервые проведен анализ филогении отряда *Himantismenida*. Показано, что род *Cochliopodium* является монофилетическим, образуя единую длинную ветвь в составе Амезооза. Детально проанализирована и отвергнута

идея о включении химатисменид в раковинных лобозных амёб, сформулирована гипотеза о полифилии отряда *Himatismenida*

Практическая ценность работы Результаты работы могут быть использованы при дальнейшей ревизии системы и анализе филогении амёбидных организмов, для идентификации видов химатисменид при эколого - фаунистических исследованиях и в учебных курсах зоологии беспозвоночных и протистологии

Апробация работы и публикации Материалы диссертации докладывались на 38 Международной научной студенческой конференции (Новосибирск, 2000), конференции молодых ученых "Биосфера и человечество" ИЭРиЖ РАН (Екатеринбург, 2000), 11 Международном протистологическом конгрессе (Зальцбург, 2001), 21 ежегодном заседании Немецкого общества протозоологов (Констанц, 2002), 1, 2 и 4-ой Научных сессиях Морской биологической станции СПбГУ (Санкт-Петербург, 2000, 2001, 2003) По материалам диссертации опубликовано 5 работ, 2 работы находятся в печати.

Структура и объем диссертации Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов и списка литературы, включающего 167 работ. Общий объем работы 257 страниц. В тексте содержатся 7 таблиц и 78 фотографий и штриховых рисунков

Глава 1. Обзор литературы.

В главе приведен детальный обзор известных из литературы особенностей морфологии, ультраструктуры и биологии всех 4 родов, входящих в отряд *Himatismenida* – *Cochliopodium*, *Gocevia*, *Paragocevia* и *Ovalopodium* (рис. 1). Рассмотрены история изменения и современное состояние диагнозов родов, приведен их систематический состав, включая все виды, когда-либо упоминавшиеся в литературе, тщательно проанализированы описания и диагнозы видов. По литературным данным роды *Paragocevia* и *Ovalopodium* являются монотипическими, в состав рода *Cochliopodium* включаются 20 видов и 5 неидентифицированных изолятов, а в состав рода *Gocevia* – 4 вида. Рассмотрены существовавшие в литературе трактовки организации покровных структур этих амёб и, в связи с этим, история изменения их систематического положения

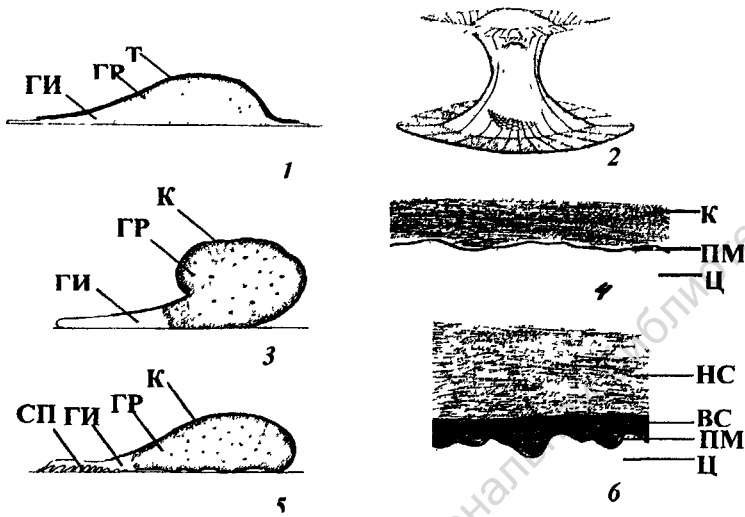


Рис 1 Схема организации клетки родов *Cochliopodium* (1 - 2), *Gosevia* (3 - 4) и *Paragosevia* (5 - 6) 1, 3, 5 – локомоторная форма, вид "сбоку" 2 – один из вариантов строения чешуйки тектума, 4, 6 – схема строения кутикулы ВС – внутренний слой кутикулы, ГИ – гиалоплазма, ГР – гранулоплазма, К – кутикула, НС – наружный слой кутикулы, ПМ – плазматическая мембрана, СП – субпсевдоподии, Т – тектум, Ц – цитоплазма

Глава 2. Обсуждение литературных данных.

В этой главе проведен подробный анализ имеющихся в литературе данных о химатисменидах и сформулированы проблемы, стоящие в современной систематике этих амёб. Современные диагнозы родов *Cochliopodium* и *Gosevia* основаны на комбинации светооптических и ультраструктурных признаков и составлены по результатам изучения 4 видов рода *Cochliopodium* и 1 вида рода *Gosevia* (Page, 1987, Kudryavtsev, 1999). Изученные виды рода *Cochliopodium* надежно отличаются друг от друга строением чешуек тектума, однако большая часть видов, номинально входящих в состав рода, не изучена методами электронной микроскопии. Поэтому систематическое положение и, часто, валидность этих видов сомнительны. Монотипический род

Ovalopodium охарактеризован недостаточно полно, поэтому его валидность и правильность включения в отряд Himatistenida вызывают серьезные сомнения

Химатисменид традиционно включают в состав раковинных лобозных амеб, сближая с семействами Arcellidae и Microcoryciidae. С появлением результатов ультраструктурных исследований химатисменид такое систематическое положение этих амеб стало вызывать серьезные сомнения. При этом предлагаемые в современной литературе варианты изменения систематического положения этого отряда основаны исключительно на морфологических данных и, скорее всего, не отражают филогению группы.

Глава 3. Материал и методы.

Материалом для работы явились 23 штамма химатисменид и сходных с ними амебидных протистов, изолированные из различных морских и пресноводных местообитаний, или полученные из коллекций культур водорослей и протистов. Выделение амеб из природы, клонирование, светооптические и ультраструктурные исследования проводили по стандартным методикам (Brown, Smimov, 2004). Ультраструктуру клеточных покровов изучали на ультратонких срезах и тотальных электронномикроскопических препаратах для трансмиссионной микроскопии. Для секвенирования последовательностей гена 18S рибосомальной РНК представителей рода *Cochliopodium* тотальную геномную ДНК из культур амеб выделяли гуанидин-тиоцианатным методом (Maniatis et al., 1982). Ген 18S рРНК амплифицировали с использованием универсальных концевых и внутренних праймеров. Продукты ПЦР клонировали и секвенировали по стандартным методикам. Филогенетический анализ последовательностей проводили при помощи программы MEGA.

Глава 4. Результаты и обсуждение

1. Описания изученных видов и обсуждение их идентификации. Всего в результате работы подробно изучено 15 видов амеб, из которых 12 уверенно идентифицированы как представители рода *Cochliopodium*. Три изученных вида представителями рода *Cochliopodium* не являются, хотя один из них и относился к нему ранее. Из 12 изученных видов рода *Cochliopodium* 5 видов уже были описаны ранее в его составе, а 7 оказались новыми для науки. Описания трех из этих видов нами уже опубликованы (Kudryavtsev, 1999) или находятся в печати. Из пяти уже известных видов 4 были впервые изучены нами на ультраструктурном уровне. Полученные данные

подтверждают самостоятельность всех этих видов и показывают, что они действительно относятся к роду *Cochliopodium*. Вид "*Cochliopodium*" *digitatum*, ранее входивший в состав рода *Cochliopodium*, должен быть из него рода исключен. Для этих амёб следует установить отдельный род, поскольку они обладают клеточным покровом уникального строения. Из двух оставшихся видов один одновременно соответствует диагнозу рода *Flamella sensu* Michel et Smirnov, 1999 и вида *Gocevia pontica* – типового вида рода *Gocevia*. Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что диагнозу вида *Gocevia pontica* формально может соответствовать широкий круг видов лобозных амёб, поэтому этот вид, скорее всего, следует считать невалидным. Второй вид, обладая характерным для химатисменид планом строения клетки, не может быть включен ни в один из родов этого отряда, и, фактически, представляет собой "переходную" форму между химатисменидами и семейством Microgougiidae подкласса Testacealobosia.

2. Некоторые новые данные о морфологии клетки и биологии различных химатисменид. Показано, что у некоторых представителей рода *Cochliopodium* к диктиосоме прилегает поперечно исчерченная электронноплотная структура, впервые описанная под названием "Golgi attachment" (Yamaoka et al, 1984). У двух изученных нами видов (*C. barki* и *C. spiniferum*) эта структура ассоциирована с филаментозными образованиями, напоминающими по строению и размерам пучки микротрубочек или отдельные микротрубочки. Поэтому "Golgi attachment", скорее всего, представляет собой цитоплазматический ЦОМТ нетипичного для амёбидных протистов строения. При размножении амёб рода *Cochliopodium* цитокинез протекает при помощи поперечной перетяжки, которая разделяет материнскую клетку на две дочерние, точно так же, как это происходит у голых лобозных амёб. При этом тектум поровну разделяется между двумя дочерними клетками и, в отличие от раковинных амёб, никакого специализированного процесса морфогенеза тектума у дочерних клеток не происходит.

3. Реконструкция филогении рода *Cochliopodium* на основании последовательностей 18S рРНК. Секвенированы одна полная и две частичных последовательности гена 18S рРНК трех видов рода *Cochliopodium* – *C. spiniferum*, *C. minus* и *Cochliopodium* sp. Длины полных последовательностей гена 18S рРНК у всех трех видов, скорее всего, составляют 2000 - 2100 пар оснований. На всех построенных нами деревьях (рис. 2) виды рода *Cochliopodium* надежно (бутстрэп 99%) образуют единую длинную ветвь (одну из самых длинных на всем дереве), ответвляющуюся глубоко в пределах Амёбозоа.

Cochliopodium minus и *Cochliopodium* sp 2 всегда группируются вместе, а *C spiniferum* образует внешнюю по отношению к ним группу. Расстояние между этими видами на древе оказывается достаточно велико – длина ветвей, соответствующих отдельным видам рода *Cochliopodium*, больше, чем, например, длина ветвей, соответствующих отдельным родам семейства Vannellidae. При этом на деревьях, построенных по алгоритму объединения соседей, она оказывается сестринской архамебам, а на деревьях, построенных по алгоритму максимальной парсимонии, входит в состав крупной ветви, объединяющей Mycetozoa, семейство Vannellidae и род *Gephyramoeba*. Ни в одном случае положение "кохлиоподиумной" ветви на древе не подтверждается значением бутстрэпа.

Незначительные отличия в топологии между нашими деревьями и деревьями, известными из литературы (Peglar et al., 2003; Fahmi et al., 2003), скорее всего, объясняются артефактами проведенного нами анализа, связанными с тем, что нам приходилось использовать при реконструкции деревьев лишь частичные последовательности гена.

4 Ревизия систематического состава родов отряда Hymatysmenida Анализ литературы и накопленные нами данные позволяют в полном объеме проанализировать систематический состав химатисменид. Результаты этого анализа суммированы ниже.

Под *Cochliopodium* Hertwig et Lesser, 1874 *sensu* Kudryavtsev, 1999

Полностью изученные виды, имеющие валидные систематические названия

- 1 *Cochliopodium bilimbosum* (Auerbach, 1856) Leidy, 1879,
- 2 *C. actinophorum* (Auerbach, 1856) Page, 1976;
- 3 *C. barki* Kudryavtsev et al., 2004;
4. *C. gulosum* (Schaeffer, 1926) *sensu* Kudryavtsev, 2000
5. *C. larifeili* Kudryavtsev, 1999;
- 6 *C. minus* Page, 1976;
7. *C. spiniferum* Kudryavtsev, 2004,
8. *C. vestitum* (Archer, 1871) Archer, 1877

Виды, имеющие систематические названия, но нуждающиеся в переисследовании для дополнения их диагнозов:

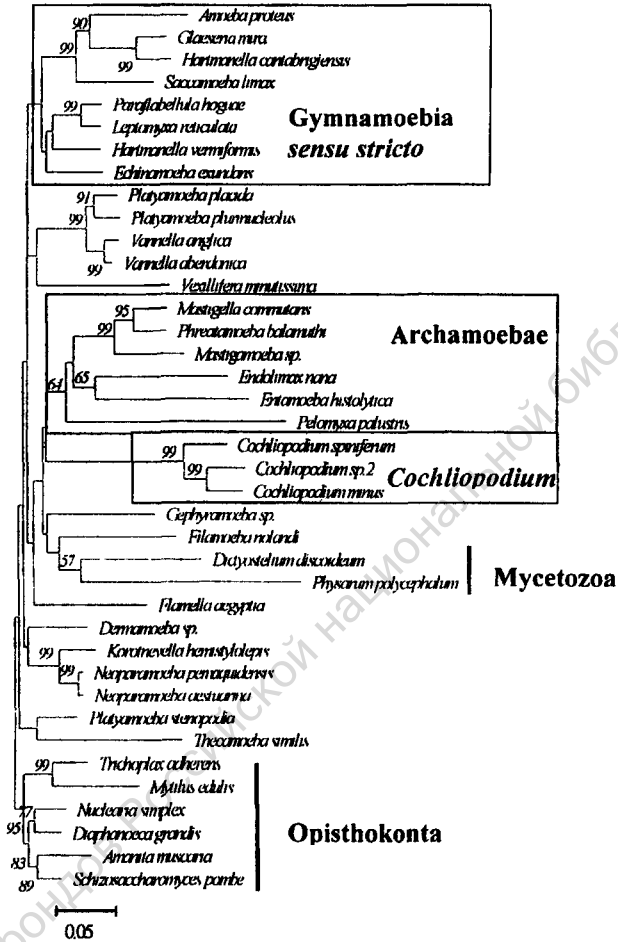


Рис. 2. Филогенетическое древо Амобозоа и Опистхоконта, построенное по алгоритму объединения соседей с использованием модели TN93. Опистхоконты выбраны в качестве внешней группы. Значения бутстрэпа (по результатам 1000 тестов) указаны в процентах для тех ветвей, где он превышает 50%. Масштаб – 0,05 замены на 1 позицию.

9. *C. clarum* Schaeffer, 1926;

10 *C. granulatum* Penard, 1890

Полностью изученные виды, описания и названия которых следует опубликовать, согласно правилам МКЗН

11 *Cochliopodium* sp 3 (Bark, 1973),

12 *Cochliopodium* sp. 4 (Yamaoka et al , 1985, 1991),

13 *Cochliopodium* sp "тип D" (Yamaoka et al , 1991),

14 *Cochliopodium* sp 1 (изучен нами),

15 *Cochliopodium* sp. 2 (изучен нами);

16 *Cochliopodium* sp 3 (изучен нами),

17 *Cochliopodium* sp 4 (изучен нами)

Самостоятельные виды, которые следует исключить из рода *Cochliopodium* (в скобках указан приемлемый на данный момент вариант изменения систематического положения вида):

1 *C. klitzkei* (Arndt, 1924) Valkanov, 1936 (род *Gocevia* Valkanov, 1932 *sensu* Page, 1987);

2 *C. papyrum* Bovee, 1959 (*Lobosea incertae sedis*);

3 *C. ambiguum* Penard, 1904 (*Lobosea incertae sedis*),

4 *C. spumosum* Penard, 1904 (*Lobosea incertae sedis*),

5 "*C. digitatum* (Greeff, 1866) Penard, 1902 (отдельный род в составе отряда Trichosida Moebius, 1889 или *Lobosea incertae sedis*)

Сомнительные и невалидные виды

1 *C. erinaceum* Penard, 1902 (nomen dubium);

2 *C. echinatum* Korotneff, 1879 (syn *C. vestitum*);

3. *C. longispinum* West, 1901 (syn *C. vestitum*),

4 *C. minutum* West, 1901 (nomen nudum);

5 *C. opalinum* Penard, 1903 (nomen nudum)

Род *Gocevia* Valkanov, 1932 *sensu* Page, 1987

Валидные виды рода *Gocevia*:

1. *G. fonbrunei* Pussard, 1965;

2 *G klitzkei* (Arndt, 1924) - предлагаемое положение вида *Cochliopodium klitzkei*

Сомнительные и невалидные виды:

1. *G pontica* Valkanov, 1932 (nomen nudum);
2. *G binucleata* De Saedeleer, 1934 (nomen nudum);
3. *G obscurum* (Penard, 1890) De Saedeleer, 1934 (nomen dubium)

Род *Paragocevia* Page, 1987

P placopus (Hulsmann, 1974) Page, 1987 – единственный вид

Род *Ovalopodium* Sawyer, 1980

O carrikeri Sawyer, 1980 – единственный вид, валидность рода крайне сомнительна

Insertae sedis

"Himatismenida f. g sp" – скорее всего, обнаруженный нами новый род химатисменид

5 Систематическое положение и филогения химатисменид Анализ всех имеющихся данных о морфологии и биологии отряда *Himatismenida* показывает, что в настоящее время включение этой группы в состав "раковинных" лобозных амёб представляет чисто исторический интерес. Единственное, что сближает химатисменид с "раковинными" лобозными амёбами – клеточный покров, который, также как и раковина, покрывает только часть поверхности клетки. Это сходство имеет чисто функциональное объяснение – и тектум, и кутикула, и раковина затрудняют контакт клетки с окружающей средой, и единственным способом этого избежать является "освобождение" от покрова части поверхности тела, "ответственной" за адгезию к субстрату, фагоцитоз и т.п.

В результате анализа литературы и наших данных в пределах самих химатисменид и похожих на них амёб мы можем выделить 3 типа организации клетки, между которыми практически отсутствуют переходные формы. Наш анализ показывает, что эти типы организации клетки, скорее всего, возникли независимо в процессе эволюции, и их общие признаки представляют собой параллелизмы. Поэтому мы предполагаем полифилетическое происхождение отряда *Himatismenida*. При этом наиболее богатый видами род *Cochliopodium*, по-видимому, представляет собой монофилетический

Таксон. Для трех видов это подтверждается филогенетическим анализом последовательностей 18S рРНК, а остальные виды обладают тем же набором морфологических признаков. Поэтому можно полагать, что и на молекулярных деревьях они войдут в состав единой ветви вместе с уже изученными тремя видами. Наличие тектума, скорее всего, является аутопоморфным признаком этого рода. По морфологии чешуек тектума (рис. 3) и некоторым особенностям морфологии локомоторной формы внутри рода *Cochliopodium* можно выделить 3 группы видов и 2 уникальных вида, не входящих ни в одну из этих групп. Это обстоятельство, а также большие расстояния между видами на филогенетическом древе заставляют предположить, что в будущем может возникнуть необходимость поднять таксономический ранг рода *Cochliopodium*, разбив его на несколько самостоятельных родов.

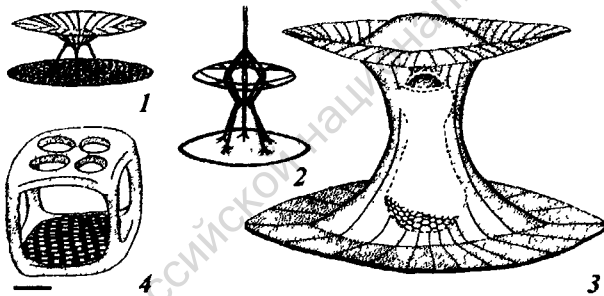


Рис. 3. Основные типы строения чешуек тектума амёб рода *Cochliopodium*. 1. Группа видов "*C. actinophorum*". 2. Группа видов "*Cochliopodium* sp. 3". 3. Группа видов "*C. bilimbosum*". 4. Уникальные чешуйки *C. larifeili*. Масштабная черта – 0,25 мкм.

На молекулярных филогенетических деревьях род *Cochliopodium* располагается в пределах клады Амобозоа, явно не группируясь ни с одной из ветвей, составляющих эту кладу. При этом по строению клеточного покрова амёбы этого рода наиболее сходны с представителями рода *Luffisphaera* – малоизученными тубулокристатными морскими протистами неясного систематического положения, несущими на поверхности клетки чешуйки. Однако гипотеза о родстве родов *Cochliopodium* и *Luffisphaera* нуждается в проверке с использованием молекулярно-биологических

данных, которые для рода *Luffisphaera* сейчас отсутствуют. Другими особенностями морфологии, в частности, строением локомоторной формы и способом движения некоторые представители рода *Cochliopodium* больше всего похожи на амёб рода *Flamella*, формально входящего сейчас в отряд Leptomyxida. Сходство этих родов, скорее всего, представляет собой параллелизм. Вероятно, многие особенности морфологии локомоторной формы у этих групп амёб имеют адаптивное значение и связаны с необходимостью обеспечения наибольшей эффективности перемещения клетки.

Амёбы рода *Gocevia* по особенностям морфологии и ультраструктуры трофозонта идентичны представителям рода *Endostelium*, относящегося сейчас к протостелидам (Bennett, 1986). Поэтому гипотеза о родстве этих двух родов, высказанная Беннетом, представляется достаточно обоснованной. Однако таксон, в который следует включать филогенетическую ветвь "*Gocevia+Endostelium*", пока остается под вопросом. Скорее всего, это не протостелиды, поскольку род *Endostelium* объединяет не очень типичных протостелид. Кроме того, все протостелиды, возможно, представляют собой парафилетический таксон, отдельные представители которого в будущем могут быть распределены по разным ветвям Amoebozoa. Также эта ветвь не может быть включена и в группу "*Гумпамоебия sensu stricto*" (Bolivar et al., 2001), поскольку синапоморфным признаком этой ветви считается отсутствие цитоплазматического центра организации микротрубочек, а роды *Gocevia* и *Endostelium* обладают морфологически дифференцированным ЦОМТом, ассоциированным с диктиосомами.

Данных о морфологии и ультраструктуре амёб рода *Paragocevia* пока недостаточно для анализа его филогенетических связей с другими группами протистов. Для этого необходимо получение дополнительной информации об ультраструктуре этих амёб, а также секвенирование и анализ их нуклеотидных последовательностей. Количество информации о роде *Ovalopodium*, которой мы располагаем на сегодняшний день, совершенно недостаточно даже для того, чтобы уверенно считать этот вид валидным, не говоря уже об анализе его филогенетических связей.

Выводы

1 Отряд Himatismenida представляет собой сравнительно крупную группу амёбидных протистов. В его состав входят, как минимум, 22 надежно идентифицируемых вида, группирующихся не менее чем в 5 родов.

2 Проведенный анализ систематического состава химатисменид показывает, что в род *Cochliopodium* следует включать 17 видов, из которых 10 уже имеют валидные названия, а 7 еще формально не описаны. Из видов, ранее входивших в этот род, пять, скорее всего, валидны, но должны быть исключены из состава рода. Для одного из этих видов следует установить самостоятельный род. Один вид является сомнительным, и еще четыре невалидны. Из четырех видов, входивших ранее в род *Gocevia*, валиден только один, два вида невалидны, и еще один сомнителен. Еще один валидный вид, скорее всего, должен быть перенесен в род *Gocevia* из рода *Cochliopodium*. Роды *Paragocevia* и *Ovalopodium* остаются монотипическими, при этом валидность рода *Ovalopodium* весьма сомнительна. Кроме того, в состав химатисменид следует включить один новый род.

3 Большинство видов рода *Cochliopodium* можно надежно разделить на три морфологических группы, но два вида обладают уникальными морфологическими признаками, и не входят ни в одну из этих групп. При этом по результатам анализа последовательности 18S рРНК род *Cochliopodium* является филогенетически единым, но расстояния между видами этого рода на молекулярных филогенетических деревьях достаточно велики. Возможно, в будущем придется поднять таксономический ранг рода *Cochliopodium* до семейства и разделить его на несколько отдельных родов.

4 Среди химатисменид и сходных с ними амёб можно выявить 3 базовых типа организации клетки. Эти типы организации клетки могли возникать в процессе эволюции несколько раз независимо, поэтому особенности строения клеточного покрова не следует рассматривать как филогенетический маркер на уровне таксонов высокого ранга, а отряд Himatismenida в его нынешнем виде, скорее всего, является полифилетическим.

5 По совокупности морфологических признаков роды химатисменид не являются раковинными лобозными амёбами, но в то же время ни один из них не может быть включен и в состав типичных голых лобозных амёб. Скорее всего, они представляют собой независимые эволюционные ветви Amoebozoa, что в случае рода *Cochliopodium* подтверждается и молекулярными данными.

Материалы диссертации изложены в следующих работах:

1 А. А. Кудрявцев. Изучение фауны представителей отряда Himatismenida Page, 1987 (Rhizopoda, Lobosea) Керетского архипелага Кандалакшского залива Белого моря с

замечаниями о систематическом составе отряда // Вестник СПбГУ Сер 3 2000 Вып 2 (№ 11) С 76 - 77

2 А. А. Кудрявцев. Разнообразие Himatistenida (Rhizopoda, Lobosea) в пресноводных и морских местообитаниях Северо - Запада России // Биосфера и человечество. Материалы конференции молодых ученых памяти Н.В Тимофеева-Ресовского Екатеринбург Изд Екатеринбург, 2000 С 134 - 137

3 А А Kudryavtsev Description of *Cochliopodium larfeili* n sp (Lobosea, Himatistenida), an amoeba with peculiar scale structure, and notes on the diagnosis of the genus *Cochliopodium* (Hertwig and Lesser, 1874) Bark, 1973 // Protistology 1999. Vol 1 P 66 - 71

4 А А Kudryavtsev The first isolation of *Cochliopodium gulosum* Schaeffer, 1926 (Lobosea, Himatistenida), since its initial description I Light-microscopical investigation // Protistology 1999. Vol 1. P. 72 - 75

5 А А Kudryavtsev The first isolation of *Cochliopodium gulosum* Schaeffer, 1926 (Lobosea, Himatistenida), since its initial description II Electron-microscopical study and redescription Protistology 2000 Vol 1 P. 110 - 112

Из фондов Российской национальной библиотеки

Подписано в печать 02.03.04. Формат 60x84 1/16.
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 0,93. Тираж 70 экз. Заказ № 92

ЦОП типографии Издательства СПбГУ.
199061, С-Петербург, Средний пр., 41.

Из фондов Российской национальной библиотеки

Из фондов Российской национальной библиотеки

РНБ Русский фонд

2006-4

23552

Из фондов Российской национальной библиотеки



05 АПР 2004