

УДК 593.17(26)

Sessile Ciliates (Ciliophora) from Extreme Habitats

Igor V. Dovgal* and Nelli G. Sergeeva

*A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS
2 Nakhimov, Sevastopol, 299011, Russia*

Received 12.06.2016, received in revised form 10.09.2016, accepted 25.10.2016

*The present article addresses an overview of different types of extreme habitats in which sessile ciliates were found. Ciliates were found in different extreme habitats (marine deep waters, hypersaline, caves, and subterranean waters). Authors registered 11 species of sessile ciliates in extreme environments: suctorians *Corynophrya abyssalis* in a hydrothermal vent field (4090 m depth), *Thecacineta calix* in the Andaman Sea (1301 m depth), *Paracineta livadiana*, *C. lyngbyi* and peritrichous ciliate *Cothurnia maritima* in hypoxic/anoxic conditions of the Black Sea (80-300 m depth), suctorian ciliates *Tokophrya niphargi* and *Spelaeophrya troglocaridis* and apostome ciliate *Gymnodinioides* sp. in cave and subterranean waters, as well as suctorians *Acinetides infundibuliformis*, *Acineta harpacticicola* and peritrichous ciliate *C. maritima* in hypersaline waters (salinity from 38 ‰ to 60 ‰). The possible adaptations of listed ciliates to extreme habitats are discussed. It is difficult to identify any morphological adaptations of these ciliate species to life in extreme conditions. There are the physiological adaptations to extreme factors in extremophile ciliates. Some morphological structures and breeding characteristics, which are presented in ciliates living in extreme environments, may be adaptations to such conditions in general.*

Keywords: sessile ciliate, extremophile, environment conditions, habitat.

DOI: 10.17516/1997-1389-2016-9-4-385-397.

Сидячие инфузории (Ciliophora) из экстремальных местообитаний

И.В. Довгаль, Н.Г. Сергеева

*Институт морских биологических исследований
имени А.О. Ковалевского РАН
Россия, 299011, Севастополь, пр. Нахимова, 2*

Статья представляет собой обзор различных типов экстремальных местообитаний, в которых были найдены сидячие инфузории. Основное внимание в работе уделено местообитаниям, из которых были получены оригинальные материалы: гипергалинным водоемам, глубоководным местообитаниям разного типа, а также пещерным и подземным водам. Анализируются находки сукторий *Acinetides infundibuliformis*, *Acineta harpacticicola* и перитрихи *Cothurnia maritima* в гипергалинных водоемах (при солёности от 38 до 60 ‰), сукторий *Corynophrya abyssalis* из сообщества гидротермов (глубина 4095 м) и *Thecacineta calix*, найденной в Андаманском море (глубина 1301 м), сукторий *Paracineta livadiana*, *C. lyngbyi* и перитрихи *C. maritima* из сероводородной зоны Черного моря (глубины 80–300 м), а также сукторий *Tokophrya niphargi* и *Spelaeophrya troglocaridis* и аностомат *Gymnodinioides sp.* в пещерных и подземных водах. Обсуждаются возможные адаптации перечисленных инфузурий к условиям экстремальных местообитаний. Показано, что для инфузурий-экстремофилов характерны физиологические адаптации к экстремальным факторам. Имеющиеся у таких видов морфологические структуры и особенности размножения являются адаптациями к неблагоприятным факторам в целом.

Ключевые слова: сидячие инфузории, экстремофил, факторы, местообитание.

Введение

К экстремальным относятся местообитания, условия в которых определяются комбинацией факторов среды, отрицательно влияющих на жизнедеятельность организмов. К ним относятся физические и химические факторы: очень высокая или очень низкая температура, высокое давление, радиация, низкое содержание растворенного кислорода в среде или его отсутствие, высокое содержание углекислого газа, сероводорода или других газов, а также нефтепродуктов и других токсичных для живых организмов веществ, кислая или щелочная реакция среды (Rothschild, Mancinelli, 2001; Хахинов и др.,

2007). При этом в экстремальных местообитаниях часто наблюдаются сильные непредсказуемые нарушения характеристик среды в сочетании с бедностью ресурсов (Протасов, 2011). По составу обитающих организмов экстремальными называют местообитания, в которых отсутствуют представители основных таксономических групп, а доминируют в большинстве случаев прокариоты (Хахинов и др., 2007). Для обозначения организмов, обитающих в условиях воздействия какого-либо экстремального фактора, Р. МакЭлрой (MacElroy, 1974) предложил термин «экстремофилы». Если экстремальных факторов более одного, организмы называются полиэк-

стремофилами. Например, полиэкстремофилом является архея *Sulfolobus acidocaldarius* Brock, Brock, Belly et Weiss, 1972, обитающая в горячих источниках при pH=3 и температуре +80 °C (Rothschild, Mancinelli, 2001).

Организмы, являющиеся облигатными экстремофилами, обычно хорошо приспособлены к экстремальным условиям, что, как правило, служит результатом длительной эволюции. А.А. Протасов (2011) показал, что экстремофилы, адаптируясь к специфическому набору факторов в своих местообитаниях, сочетают элементы жизненных стратегий пациентов и рудералов, и предлагает ввести новую категорию жизненных стратегий – стратегию экстремалов (Е-стратегию).

Организмы, обитающие в экстремальных местообитаниях, – модельные объекты при установлении возможных условий существования внеземной жизни, в частности, в рамках специальных программ NASA (Rothschild, Mancinelli, 2001). Ряд экстремофилов представляет интерес для биотехнологий (Хахинов и др., 2007). Изучение экстремальных местообитаний важно для понимания механизмов адаптаций экстремофилов к таким условиям и связанных с этим эволюционных трендов (MacElroy, 1974). При этом в качестве основных адаптаций экстремофилов к экстремальным условиям указывают физиологические (Palumbi, Palumbi, 2014). Пока известно мало примеров морфологических адаптаций к экстремальным факторам. В частности, для одноклеточных эукариот (протистов) можно назвать образование устойчивых к десикации или замерзанию покоящихся стадий, что связано с формированием оболочек цист разного типа и с укреплением клеточных мембран дополнительными структурами. У облигатных анаэробов обычно наблюдается редукция митохондрий и замена их гидрогеносомами (Fenchel, 1987), у простейших-экстремофилов,

которые находятся в мутуалистических взаимоотношениях с бактериями, часто формируются симбиотические вакуоли.

Анализ литературы показывает, что, как правило, широко распространенные эвритопные виды инфузорий отмечаются в экстремальных местообитаниях. На наш взгляд, больший интерес для анализа адаптаций к экстремальным факторам представляют те виды инфузорий, которые являются специфическими комменсалами или паразитами хозяев-экстремофилов, т.е. компонентами соответствующих экстремальных сообществ.

Настоящее сообщение посвящено предварительному анализу собственных или совместных с коллегами находок сидячих инфузорий из гиперсоленых водоемов, глубоководных местообитаний, подземных и пещерных вод.

Материалы и методы

Материал из гиперсоленых озер собирали с помощью ручной планктонной сети или вручную. Гарпактикоиды собраны Е.Г. Бошко в оз. Красное в Славянском районе Донецкой обл. (Украина). Соленость в водоеме составляла 38 ‰ (Довгаль, 2013). Нитчатые водоросли из оз. Вейсово в том же регионе (соленость 60 ‰) получены путем ручного сбора (Довгаль, 2013). Отбор глубоководных проб в Андаманской впадине (глубина 1301 м) проводился с НИС «Sonpe» с помощью специальной драги, снабженной телекамерой. Донные осадки в сероводородной зоне Черного моря в диапазоне глубин 80-300 м получены в ходе черноморской экспедиции MSM 15/1 на НИС «Maria S. Merian» (Германия) в районе пролива Босфор (Dovgal et al., 2015). Отбор донных осадков проводили ТВ-мультиметром (Ø=9,5 см) и геологической трубкой (Ø=7 см). Сразу после отбора материал фиксировали 75%-ным спиртом, промы-

вали дистиллированной водой через систему сит, верхнее из которых имело диаметр ячеек 1 мм, нижнее 63 мкм, и окрашивали витальным красителем бенгальский розовый. Предварительно определялась принадлежность всех обнаруженных организмов к таксонам высокого ранга, после чего оценивалась их численность (Sergeeva, Dovgal, 2014; Sergeeva, Kopytina, 2014; Sergeeva et al., 2014; Sergeeva, Mazlumyan, 2015). На трех станциях (глубины 200-250 м) на бентосных организмах (олигохеты, гарпактикоиды и свободноживущие нематоды) обнаружены сидячие инфузории (Sergeeva, Dovgal, 2014; 2016). Галакаринидные клещи были собраны вблизи глубоководного гидротермального источника, станция Ашадзе, Срединно-Атлантический хребет, глубина 4087 м, с помощью глубоководного аппарата VICTOR 6000 (Bartsch, Dovgal, 2010).

Бокоплав-хозяева сукторий собраны в подземном источнике возле с. Синевирская Поляна Межгорского района Закарпатской обл. (Украина). Температура воды в источнике составляла 4 °С, pH=7 (Довгаль, 1993, 2013). Тот же вид бокоплавов был собран Л.В. Самчишиной в ручье при температуре воды 12 °С у с. Родниковое, Республика Крым (Довгаль, 2013). Материал зафиксирован 10%-ным формалином. Троглобионтные креветки были собраны Р.С. Варговичем в пещере Нижняя Шакуранская, Западный Кавказ, Абхазия. Температура воды в месте сбора составляла 11,2 °С. Материал собирали на дне вдоль водного потока на расстоянии от 500 до 900 м от входа в пещеру с помощью ручной планктонной сетки и фиксировали 90-градусным этиловым спиртом (Dovgal, Vargovitch, 2010a, b).

Для изготовления постоянных препаратов инфузорий дофиксировали в жидкости Буэна в течение 5 мин, затем окрашивали гематоксилином Бёмера и заключали в бальзам. Микрофотографии инфузорий по-

лучены с помощью цифровых видеокамер DC-1200 и Olympus E-410, а также микроскопа AxioImager M1 Zeiss. Препараты хранятся в коллекциях Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины (г. Киев) и Института морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН (г. Севастополь).

Результаты и обсуждение

В нашем распоряжении были материалы из двух гипергалинных водоемов. В частности, в оз. Красное на гарпактикоидах *Cletocamptus retrogressus* Schmankevitch, 1875 нами были найдены перитриха *Cothurnia maritima* Ehrenberg, 1838 (рис. 1А) и суктория *Acineta harpacticicola* Precht, 1935 (рис. 1Б) (Довгаль и др., 2006; Довгаль, 2013). В оз. Вейсово на нитчатых водорослях была обнаружена суктория *Acinetides infundibuliformis* (Wang et Nie, 1932) (рис. 1В) (Довгаль и др., 2006; Довгаль, 2013). Следует отметить, что указанные виды инфузорий ранее отмечались при обычной, не экстремальной солености (Довгаль, 2013), т.е. они не являются специализированными галофилами.

В гипергалинных водоемах, соленость в которых превышает 35 ‰, обычно доминируют галофильные археи, цианобактерии, а среди эукариот – зеленые (например, *Dunaliella salina* (Dunal) (Teodoresco, 1905) и диатомовые водоросли, простейшие (например, жгутиконосцы *Bodo* sp. и др.) (Rothschild, Mancinelli, 2001; Селиванова и др., 2011). Известны также галофильные дрожжи и другие грибы (Rothschild, Mancinelli, 2001). Следует отметить, что многие из этих организмов полиэкстремофилы, так как кроме высокой солености в таких водоемах часто имеют место дефицит кислорода и высокая температура. В гипергалинных водоемах также отмечено более 20 видов инфузорий (Бурковский,

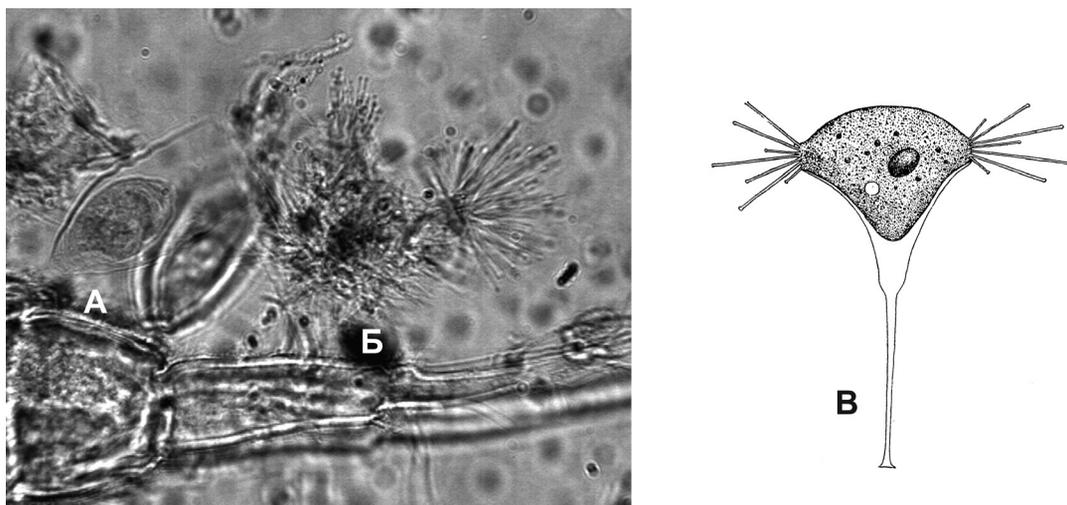


Рис. 1. Сидячие инфузории из гипергалинных водоемов: А – *Cothurnia maritima*; Б – *Acineta harpacticicola* на гарпактикоиде *Cletocampus retrogressus* (оригинал, $\times 640$); В – *Acinetides infundibuliformis* (Wang et Nie, 1932) (по: Wang, Nie, 1932)

1984), в том числе специализированный вид *Blepharisma halophila* Runien, 1938 (Rothschild, Mancinelli, 2001). Видовому составу и адаптациям беспозвоночных животных, в том числе инфузорий, к обитанию в гипергалинных водоемах посвящена серия публикаций Н.В. Шадрин с соавт. (Довгаль и др., 2006; Belmonte et al., 2012; Shadrin et al., 2015). Изменение структуры мейобентоса залива Сиваш, включая свободноживущих инфузорий, в зависимости от градиента солености (от 10 до 40 ‰) впервые описано в работе Н.Г. Сергеевой с соавт. (Sergeeva et al., 2014).

В нашем распоряжении был материал, собранный индийскими коллегами в Андамском море (Индийский океан) на глубине 1301 м. На экземплярах глубоководной губки *Phoronema* Leidy, 1868 были обнаружены представители шести видов нематод рода *Desmodora* de Man, 1889. На двух видах, *D. sphaerica* (Kreis, 1928) и *D. pontica* Filipjev, 1922 были найдены суктории *Thecacineta calix* (Schroder, 1907) (рис. 2). Однако ранее этот же вид сукторий неоднократно отмечался на небольших глубинах, в частности,

в Черном море (Гельмбольдт, Довгаль, 2005). Находок глубоководных простейших относительно немного. Так, около 30 видов цилиат (в том числе апостомат *Conidophrys* sp., хонотрих *Chilodochona* sp., перитрих *Vorticella* sp. и сукторий *Ephelota* sp. и *Corynophrya* sp.) отмечены на изоподах с глубин 203-1141 м при температуре от $-0,6$ до $2,7$ °C и солености 34,8 ‰ (Ólafsdóttir, Svavarsson, 2002). Однако указанные виды инфузорий, по-видимому, не являются специфичными комменсалами глубоководных изопод.

Комплекс экстремальных факторов, таких как низкие температуры (1-3 °C), высокое гидростатическое давление и снижение концентрации кислорода с глубиной, воздействует на обитателей глубоководных местообитаний (Протасов, 2011). При этом на больших глубинах представлено несколько типов экстремальных местообитаний с различными комплексами условий.

Известны представители многих таксонов, которые обитают при температурах около 0 °C или ниже. Многие микроорганизмы, находящиеся в стадии покоя, выдерживают



Рис. 2. *Thecacineta calix* на *Desmodora* sp. из Андаманского моря (по: Ingole et al., 2010, $\times 640$)

погружение в жидкий азот при минус 196 °С. Однако активные микробные сообщества зарегистрированы при температуре не ниже минус 18 °С (Rothschild, Mancinelli, 2001). В частности, инфузории – довольно обычный компонент пагона. Известны находки жизнеспособных цист инфузорий *Colpoda steinii* Маурас, 1883 в вечной мерзлоте возрастом от 1 до 32 тыс. лет, причем из этих цист удалось выделить и поддерживать лабораторные клоны (Шатилович, 2011).

Влияние высокого гидростатического давления на простейших, в том числе инфузорий, экспериментально изучал Дж. Китчинг (Kitching, 1954). В частности, этот автор до 8 ч экспонировал пресноводных сукторий *Prodiscophrya solaris* (Stein, 1859) (вид упомянут под синонимичным названием *Discophrya pyriformis* Guilcher, 1947) при давлении до 1020 атм., что соответствует глубине примерно 10 км. При этом клетки сукторий деформировались, но через несколько дней содержания культуры при давлении в 1 атм. восстанавливали нормальную жизнедеятельность. Это подтверждает способность простейших с их практически несжимаемой

цитоплазмой успешно противостоять высокому давлению. Следует отметить, что при высоком давлении снижается точка заморозания, что помогает успешному выживанию организмов при небольших отрицательных температурах даже без синтеза специальных веществ, препятствующих замерзанию воды цитоплазмы клеток.

Что касается отношения к растворенному кислороду, то среди экстремофилов имеются виды с разной степенью перехода к анаэробизму. Например, среди планктонных простейших выделяют три группы, распределенные по вертикали: встречающиеся исключительно в насыщенных кислородом поверхностных слоях, исключительно в окислительной и группа анаэробов из бескислородной зоны (Fenchel et al., 1990).

Еще один тип экстремальных местообитаний – глубоководные сероводородные зоны водоемов. Здесь, кроме давления и низкой температуры, сочетается воздействие таких факторов, как отсутствие кислорода и наличие H_2S . Считается, что в сероводородной зоне могут существовать только бактерии, а эукариоты отсутствуют. Тем не менее вторым

соавтором данной работы были найдены в таких местообитаниях представители многих беспозвоночных животных, в том числе инфузорий и фораминифер (Sergeeva, Dovgal, 2014; Sergeeva, Копытина, 2014; Sergeeva et al., 2014; Sergeeva, Mazlumyan, 2015).

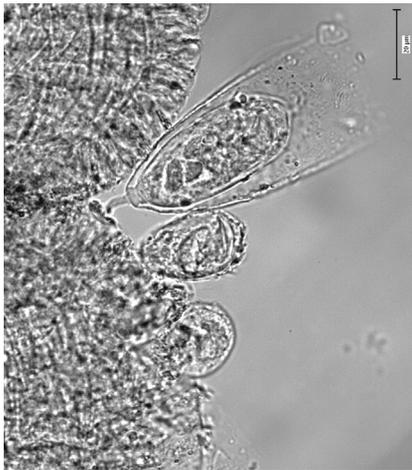
Данные о вертикальном распределении глубоководных инфузорий в Черном море вдоль Северо-Западного материкового склона Крыма (120-832 м), а также находки в пробах из района Двуреченского грязевого вулкана (1807 и 2075 м) во время рейса М72 НИС «Метеог» позволяют констатировать, что инфузории встречаются практически на всех черноморских глубинах (Sergeeva et al., 2008; Сергеева, Заика, 2008; Заика, Сергеева, 2009). По предварительным данным на глубинах 120-250 м отмечены представители родов *Chilodonella* Strand, 1928; *Trachelocerca* Ehrenberg 1840; *Tracheloraphis* Dragesco 1960; *Loxophyllum* Dujardin, 1841; *Geleia* Kahl, 1933 и *Orthodon* Gruber, 1884. Инфузории, которые были обнаружены на двух указанных выше глубинах вблизи грязевого вулкана, представлены как минимум 7-9 морфотипами. Однако в настоящее время классифицировать эти формы как эвритопные или экстремофильные пока невозможно в силу их недостаточной изученности.

На олигохетах *Tubificoides* sp. были обнаружены комменсальные перитрихи *Cothurnia maritima* (рис. 3А), а на гарпактикондах *Amphiascella subdebilis* (Willey, 1935), *Haloschizopera pontarchis* Por, 1959, *Cletodes tenuipes* Scott, 1896 и *Enhydrosoma longifurcatum* (Sars, 1909) – суктории *Paracineta livadiana* (Mereschkowski, 1881) (рис. 3Б) и *Corynophrya lynghyi* (Ehrenberg, 1834) (рис. 3В) (Sergeeva, Dovgal, 2014). Однако и эти виды ранее отмечались на небольших глубинах в аэробных условиях. В сходном местообитании на нематодах *Desmoscolex* cf. *minutus* Claparede, 1863

авторами был найден новый вид комменсальных сукторий *Loricophrya bosporica* Sergeeva et Dovgal, 2016 (рис. 3Г) (Sergeeva, Dovgal, 2016).

Особый случай глубоководных экстремальных местообитаний – гидротермальные источники, или «курильщики», которые расположены в рифтовой зоне срединно-океанических хребтов. В непосредственной близости от гидротермальных источников существует уникальный комплекс условий с колебаниями pH в диапазоне 3-8 и градиентом температур от 400 до 0 °С. Выбросы гидротермов представляют собой суспензию соединений серы с железом, медью и цинком (Van Dover, 2000). Что касается живых организмов, то они сосредоточены в зоне температур от 1-2 до 40 °С (Протасов, 2011). Характерная черта гидротермальных сообществ – их древность и одновременно эфемерность (Протасов, 2011). С момента открытия в 1977 г. «курильщиков» описано около 500 видов животных, обитающих в таких условиях (Van Dover, 2000).

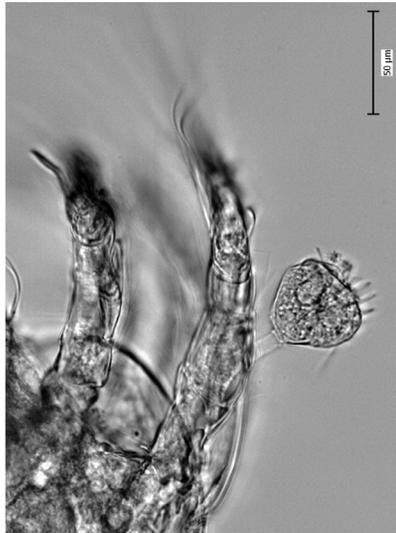
Среди инфузорий неизвестны виды, адаптированные к экстремально высоким температурам. В числе таких экстремофилов чаще всего упоминаются прокариоты из термальных источников, где кроме высокой температуры имеют место крайние значения pH, дефицит кислорода и наличие токсичных вулканогенных веществ. Однако в качестве температурного экстремофила можно упомянуть представителя комплекса видов-двойников *Tetrahymena pyriformis* (Ehrenberg, 1830) – *T. thermophila* Nanney et McCoy, 1976 (Stargell et al., 1990). Для этого вида оптимальная температура около 30 °С, сублетальная или летальная для других представителей комплекса (Nanney, McCoy, 1976). Но упомянутый видовой комплекс представлен исключительно пресноводными видами.



А



Б



В



Г

Рис. 3. Сидячие инфузории из сероводородной зоны Черного моря: А – *Cothurnia maritima* на *Tubificoides* sp.; Б – *Paracineta livadiana* и В – *Corynophrya lyngbyi* на гарпактикоидах; Г – *Loricophrya bosporica* на нематодe *Desmoscolex* cf. *minutus* (А-В по Sergeeva, Dovgal, 2014; Г – по: Sergeeva, Dovgal, 2016)

Находки специфических инфузорий – обитателей гидротермов – ранее были неизвестны. На галакаридном клеще *Copidognathus nautiliei* Bartsch, 1997 (материал И. Барч, Германия), который является специализированным видом из гидротермального сообщества, расположенного в зоне Срединно-Атлантического хребта на глубине 4095 м, обнаружены комменсальные суктории (рис. 4) (Bartsch, Dovgal, 2010). Вид был описан как

новый под названием *Corynophrya abissalis* Bartsch et Dovgal, 2010. Данная суктория, по всей видимости, – специфичный комменсал данного вида клещей, так как она не была отмечена на других видах галакарид из того же местообитания. Вероятно, это первый случай действительно глубоководной инфузории, адаптированной к условиям гидротермов.

Низкая температура воды (около 4 °С), низкое содержание растворенной в воде орга-

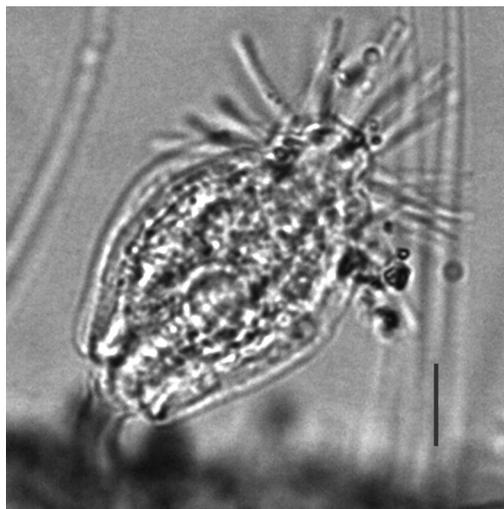


Рис. 4. *Corynophrya abissalis* на галакаридном клеще *Copidognathus nautelei* из гидродермального сообщества (оригинал, масштабный отрезок 10 мкм)

ники и невысокая плотность живых организмов характерны для пещерных и подземных вод.

Список инфузорий, обитающих в подземных водах, насчитывает около 150 видов. Однако, как правило, это те же виды, которые отмечались в эпигейных водоемах или почве (Dovgal, Vargovich, 2010b). Возможно, в связи с этим пещерные сообщества характеризуются как производные (Бурковский, 1984). Тем не менее несколько видов инфузорий (в основном сукторий и перитрих) являются специфичными комменсалами или паразитами беспозвоночных-троглобионтов, т.е. они настоящие представители пещерной фауны.

Первым соавтором настоящего сообщения (Довгаль, 1993, 2013) в подземных источниках Восточных Карпат и Крымских гор были собраны бокоплавы *Gammarus balcanicus* Schäferna, 1922, на которых были найдены суктории *Tokophrya niphargi* (Strouhal 1939) (рис. 5А, Б). Типовой хозяин этого вида инфузорий – троглобионтный бокоплав *Niphargus strouhali* Schellenberg, 1933, поэтому *T. niphargi* также был отнесен к троглобионтам (Довгаль,

1993). Однако впоследствии этот вид инфузории был обнаружен нами на *G. balcanicus* из ручья у с. Родниковое (АР Крым, материал Л.В. Самчишиной). Следовательно, специализированным троглобионтом этот вид не является. В свою очередь, на троглобионтных креветках рода *Troglocaris* Dormitzer, 1853 из пещеры «Нижняя Шакуранская» мы обнаружили специфичных сукторий *Spaeleophrya troglocaridis* Stammer, 1935 (рис. 5В) (Dovgal, Vargovitsh, 2010a, b; Довгаль, 2013). На этих же креветках были обнаружены форонты паразитических апостомат из рода *Gymnodinioides* Minckiewicz, 1912 (рис. 5Г). Однако на стадии форонта виды апостомат неопределимы, поэтому установить степень специфичности к хозяину и, соответственно, отнести данную цилиату к троглобионтам невозможно.

Для представителей родов *Corynophrya* Hartog, 1902 и *Spelaophrya* Stammer, 1935 характерно усиление кортекса за счет значительного развития эпиплазмы. Эти роды относятся к отряду Vermigemmida Jankowski, 1973, представители которого размножаются путем наружного почкования с формирова-

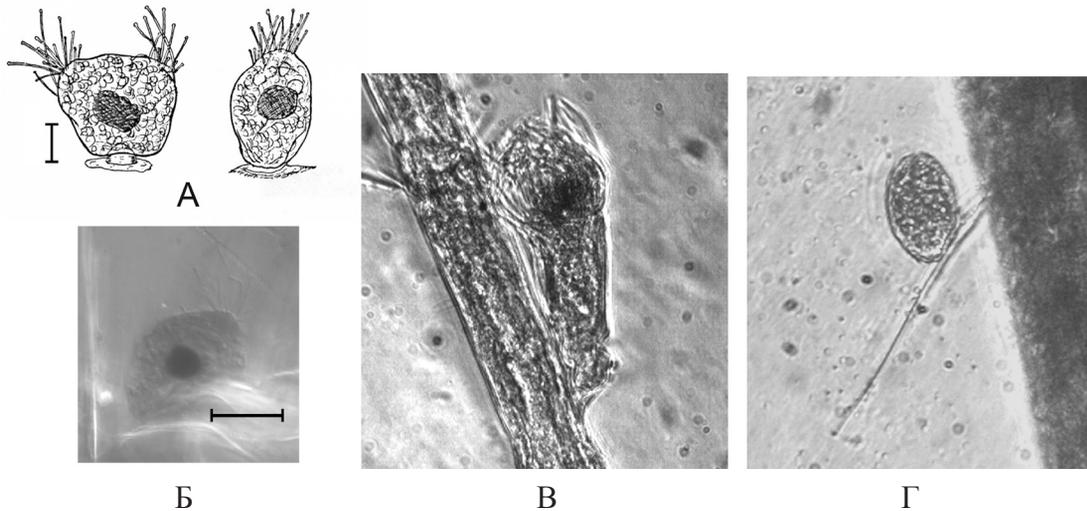


Рис. 5. Сидячие инфузории – комменсалы беспозвоночных из подземных и пещерных вод: А – *Tokophrya niphargi* с *Gammarus balcanicus* (оригинал, масштабный отрезок 10 мкм); Б – *Tokophrya niphargi* на *Gammarus balcanicus* (оригинал, масштабный отрезок 20 мкм); В – *Spaeleophrya troglocaridis* на антенне *Troglocaris* sp. (оригинал, $\times 640$); Г – фронт *Gymnodinioides* sp. на щетинке ноги *Troglocaris* sp. (оригинал, $\times 640$)

нием червеобразных бесресничных расселительных стадий (бродяжек), переползающих с одной особи хозяев на другую при спаривании последних. Это адаптация к обитанию в условиях низкой плотности хозяев и, соответственно, незначительной вероятности нахождения хозяина нужного вида при узкой гостальной специфичности (Dovgal, 2002). Тем не менее перечисленные особенности не уникальны для обитателей пещер и гидротермов. Скорее всего, за счет наличия подобных структур и особенностей размножения представители отряда Vermigemmida оказались преадаптированными к экстремальным условиям. Что касается специфических к условиям обитания морфологических адаптаций, то они у рассмотренных нами экстремофилов не обнаружены. Для инфузорий-экстремофилов характерны, вероятно, физиологические адаптации к экстремальным факторам. Имеющиеся у таких видов морфологические структуры и особенности размножения являются адаптациями к неблагоприятным факторам в

целом и не специфичны к экстремальным местообитаниям.

Заключение

Большинство видов инфузорий, обнаруженных в экстремальных местообитаниях, обитают и в обычных условиях. То же относится к большинству видов – хозяев комменсальных экстремофилов. Только два из обнаруженных нами видов – *Corynophrya abissalis* и *Spelaophrya troglocaridis* – могут рассматриваться в качестве облигатных экстремофилов, так как они специфичны комменсалы экстремофильных ракообразных. Таким образом, из 11 видов сидячих инфузорий, обнаруженных нами в экстремальных местообитаниях разного типа, только два вида сукторий – *C. abissalis* и *S. troglocaridis* – могут рассматриваться в качестве облигатных экстремофилов. При этом нельзя исключить того, что эвритопные виды, обнаруженные как в экстремальных, так и в обычных для этих видов условиях, на самом деле выд-

двойники. Также пока нет возможности проанализировать их возможные физиологические адаптации. Для проверки этого требуется содержание цилиат в лабораторной культуре, а также необходим анализ на скрещиваемость или молекулярно-генетический анализ.

Благодарность

Авторы глубоко признательны Е.Г. Бошко, Л.В. Самчишиной, Р.С. Варговичу (Украина), И. Барч (Германия), Б. Инголе и Т. Чаттерджи (Индия), предоставившим нам оригинальные материалы для исследования.

Список литературы

- Бурковский И.В. (1984) *Экология свободноживущих инфузорий*. М., Изд-во МГУ, 208 с. [Burkovsky I.V. (1984) *Ecology of freeliving ciliates*. Moscow, Moscow State University, 208 p. (in Russian)]
- Гельмбольдт М.В., Довгаль И.В. (2005) Новые находки сукторий (Ciliophora, Suctorea) на клещах (Acari, Halacaridae) с украинского побережья Черного моря. *Вестник зоологии*, Отдельный выпуск, 19, часть 1: 85-86 [Gelmboldt M.V., Dovgal I.V. (2005) The new finds of suctorian ciliates (Ciliophora, Suctorea) at the halacarid mites (Acari, Halacaridae) from the Ukrainian coast of the Black Sea. *Zoological Herald [Vestnik Zoologii]*, Supplement, 19, Part 1: 85-86 (in Russian)]
- Довгаль И.В. (1993) *Tokophrya niphargi* (Ciliophora, Suctoria) – второе обнаружение троглобионтной суктории и переописание вида. *Вестник зоологии*, 27 (3): 74-76 [Dovgal I.V. (1993) *Tokophrya niphargi* (Ciliophora, Suctoria) – a second find of a troglobiont suctorian and redescription of the species. *Zoological Herald [Vestnik Zoologii]*, 27 (3): 74-76 (in Russian)]
- Довгаль И.В., Шадрин Н.В., Гапонова Л.П. (2006) Новые находки галобионтных инфузорий (Ciliophora). *Вестник зоологии*, 40 (5): 462 [Dovgal I.V., Shadrin N.V., Gaponova L.P. New findings of halobiont ciliates. *Zoological Herald [Vestnik Zoologii]*, 40 (5): 462 (in Russian)]
- Довгаль И.В. (2013) *Фауна Украины: в 40 т. Т. 36: Инфузории – Ciliophora. Вып. 1: Класс Суктории – Suctorea*. Киев, Наукова думка, 267 с. [Dovgal I.V. (2013) *Fauna of Ukraine: in 40 vol. Vol. 36: Ciliates – Ciliophora. Issue 1: Class Suctorea*. Kiev, Naukova dumka, 267 p. (in Russian)]
- Заика В.Е., Сергеева Н.Г. (2009) Вертикальное распределение глубоководных инфузорий в Черном море. *Морской экологический журнал*, 8 (1): 32-36 [Zaika V.E., Sergeeva N.G. (2009) The vertical distribution of the deep-water ciliates in the Black sea. *Marine Ecological Journal [Morskoj ehkologicheskij zhurnal]*, 8 (1): 32–36 (in Russian)]
- Протасов А.А. (2011) *Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии*. Киев, Академперіодика, 704 с. [Protasov A.A. (2011) *Life in the hydrosphere. Essays on general hydrobiology*. Kiev, Academperiodica, 704 p. (in Russian)]
- Селиванова Е.А., Плотников А.О., Немцева Н.В. (2011) Биологическое разнообразие жгутиковых простейших соленых Соль-Илецких озер. *Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем. Тезисы докладов IV международного симпозиума*. Жариков В.В., Уманская М.В. (ред.) Тольятти, Кассандра, с. 59 [Selivanova E.A., Plotnikov A.O., Nemtceva N.V. (2011) Biological diversity of flagellates in the salt Sol-Iletsk Lakes. *Ecology of free-living protists in terrestrial and aquatic ecosystems*. Zharikov V.V., Umanskaya M.V. (eds.) Togliatti, Cassandra, p. 59 (in Russian)]
- Сергеева Н.Г., Заика В.Е. (2008) Ciliophora в сероводородной зоне Черного моря. *Морской экологический журнал*, 7 (1): 80-85 [Sergeeva N.G., Zaika V.E. (2008) Ciliophora in hydrogen sulfide

zone of the Black Sea. *Marine Ecological Journal* [Morskoy ehkologicheskij zhurnal], 7 (1): 80–85 (in Russian)]

Хахинов В.В., Намсараев Б.Б., Абидуева Е.Ю., Данилова Э.В. (2007) *Гидрохимия экстремальных водных систем с основами гидробиологии. Учебное пособие*. Улан-Удэ, Изд-во Бурятского госуниверситета, 158 с. [Khakhinov V.V., Namsaraev B.B., Abidueva E.Yu., Danilova E.V. (2007) *Hydrochemistry of extreme water systems with the basics of hydrobiology. Manual*. Ulan-Ude, Buryat State University, 158 p. (in Russian)]

Шатилович А.В. (2011) Влияние низких температур на жизнеспособность цист современных и ископаемых арктических инфузорий *Colpoda steinii*. *Экология свободноживущих протейших наземных и водных экосистем. Тезисы докладов IV международного симпозиума*. Жариков В.В., Уманская М.В. (ред.) Тольятти, Кассандра, с. 70 [Shatilovich A.V. (2011) The effect of low temperature on the viability of cysts in recent and fossil Arctic ciliates *Colpoda steinii*. *Ecology of free-living protists in terrestrial and aquatic ecosystems*. Zharikov V.V., Umanskaya M.V. (eds.) Cassandra, Togliatti, p. 70. (in Russian)]

Bartsch I., Dovgal I.V. (2010) A hydrothermal vent mite (Halacaridae, Acari) with a new *Corynophrya* species (Suctoria, Ciliophora), description of the suctorian and its distribution on the halacarid mite. *Eur. J. Protist.*, 46 (3): 196-203

Belmonte G., Moscatello S., Batogova E.A., Pavlovskaya T., Shadrin N.V., Litvinchuk L.F. (2012) Fauna of hypersaline lakes of the Crimea (Ukraine). *Thalassia Salentina*, 34: 11-24

Dovgal I.V. (2002) Evolution, phylogeny and classification of Suctorea (Ciliophora). *Protistology*, 2 (4): 194-270

Dovgal I.V., Vargovitsh R.S. (2010a) Troglobiont suctorian and apostome ciliates (Ciliophora). *IV International symposium of ecologists of the republic of Montenegro. The book of abstracts and programme*. Pesic V. (ed.) Cetinje, Centre for Biodiversity of Montenegro, p. 30

Dovgal I.V., Vargovitsh R.S. (2010b) Troglobiont suctorian and apostome ciliates (Ciliophora): an overview. *Natura Montenegrina*, 9 (3): 265-274

Dovgal I.V., Sergeeva N.G., Golovchenko O.V. (2015) Finds of the sessile ciliates in extreme environments. *VI International symposium of ecologists of Montenegro. The book of abstracts and programme*. Pesic V., Hadziablanovich S. (eds.) Podgorica, Centre for Biodiversity of Montenegro, p. 57

Fenchel T. (1987) *Ecology of Protozoa: the Biology of free-living phagotrophic protists*. Madison, Springer-Verlag, 197 p.

Fenchel T., Kristensen L.D., Rasmussen L. (1990) Water column anoxia: vertical zonations of planktonic Protozoa. *Marine Ecology Progress Series*, 60: 1-10

Ingole B., Singh R., Sautya S., Dovgal I., Chatterjee T. (2010) Report of epibiont *Thecacineta calix* (Ciliophora, Suctorea) on deep sea *Desmodora* (Nematoda) from the Andaman Sea, Indian Ocean. *Marine Biodiversity Records*, 3 (e46): 1-3

Kitching J.A. (1954) The effects of high hydrostatic pressure on a suctorian. *J. Exp. Biol.*, 31: 56-67

MacElroy R.D. (1974) Some comments of the evolution of extremophiles. *Biosystems*, 6: 74-75

Nanney D.L., McCoy J.W. (1976) Characterization of the species of the *Tetrahymena pyriformis* complex. *Transactions of the American Microscopical Society*, 95: 664-682

- Ólafsdóttir S.H., Svavarsson J. (2002) Ciliate (Protozoa) epibionts of deep-water asellote isopods (Crustacea): pattern and diversity. *Journal of Crustacean Biology*, 22 (3): 607–618
- Palumbi S.R., Palumbi A.R. (2014) *The extreme life of the sea*. Princeton, Princeton University Press, 225 p.
- Rothschild L.J., Mancinelli R.L. (2001) Life in extreme environments. *Nature*, 409: 1092-1101
- Sergeeva N.G., Zaika V.E., Lichtschlag A. (2008) Preliminary data on the presence of diverse ciliate species in deep anoxic Black Sea. *Environmental Micropaleontology, Microbiology and Meiobenthology. Proceedings of MMM'2008 5th International Conference*. Yanko-Hombach V., Görmüş M. et al. (eds.) Madras, University of Madras, p. 279-282
- Sergeeva N., Dovgal I. (2014) First finding of epibiont peritrich and suctorian ciliates (Ciliophora) on oligochaetes and harpacticoid copepods from the deep-water hypoxic/anoxic conditions of the Black Sea. *Ecologica Montenegrina*, 1 (1): 49-54
- Sergeeva N.G., Kopytina N.I. (2014) The first marine filamentous fungi discovered in the bottom sediments of the oxic/anoxic interface and in the bathyal zone of the Black Sea. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 14: 497-505
- Sergeeva N.G., Mazlumyan S.A., Lichtschlag A., Holtappels M. (2014) Benthic Protozoa and Metazoa living under anoxic and sulfide conditions in the Black Sea: direct observations of actively moving Ciliophora and Nematoda. *International Journal of Marine Science*, 4 (42): 1-11
- Sergeeva N.G., Mazlumyan S.A. (2015) Deep–water hypoxic meiobenthic Protozoa and Metazoa taxa of the Istanbul strait’s (Bosporus) outlet area of the Black Sea. *Ecologica Montenegrina*, 2 (3): 255-270
- Sergeeva N.G., Dovgal I.V. (2016) *Loricophrya bosporica* n. sp. (Ciliophora, Suctorea) epibiont of *Desmoscolex minutus* (Nematoda, Desmoscolecida) from oxic/anoxic boundary of the Black Sea Istanbul Strait’s outlet area. *Zootaxa*, 4061 (5): 596-600
- Shadrin N.V., Anufrieva E.V., Amat F., Eremin O.Yu. (2015) Dormant stages of crustaceans as a mechanism of propagation in the extreme and unpredictable environments in the Crimean hypersaline lakes. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 33 (6): 1362-1367
- Stargell L.A., Karrer K.M., Gorovsky M.A. (1990) Transcriptional regulation of gene expression in *Tetrahymena thermophila*. *Nucleic Acids Research*, 18 (22): 6637-6639
- Van Dover C.L. (2000) *The ecology of deep-sea hydrothermal vents*. Princeton, Princeton University Press, 448 p.
- Wang C.C., Nie Da Shu. (1932) A survey of the marine protozoa of Amoy. *Nanking Science Society of China. Contributions from the Biological Laboratory of the Science Society of China: Zoological Series*, 8 (9): 285-385