

УДК 576.8.192.1

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ И ФИЛОГЕНИИ КОКЦИДИЙ С ЭЙМЕРИОИДНЫМ И ИЗСПОРОИДНЫМ ТИПОМ ООЦИСТ

© М. В. Крылов, Л. М. Белова

Изоспороидность ооцист — более позднее эволюционное приобретение по сравнению с эймериоидным типом строения ооцист. Одинаковое число спороцист и спорозоитов в ооцистах, двухстворчатое строение спороцист, гетероксенные жизненные циклы и эндогенная споруляция у ряда групп кокцидий возникли асинхронно и независимо. Эволюция генов рибосомальной РНК и типа строения ооцист протекала у разных видов изоспороидных кокцидий с разными скоростями.

Кокцидии с эймериоидным¹ и изоспороидным² типами ооцист количественно составляют большую часть организмов, входящих в класс Coccidea. Изучение процессов эволюции эймериоидных и изоспороидных кокцидий и определение их места в системе типа Sporozoa (=Apicomplexa pro parte) представляет не только теоретический интерес, но также очень важно в связи с большим практическим значением этой группы паразитов. Кокцидии с эймериоидным и изоспороидным типом ооцист паразитируют у всех групп хордовых, включая человека. Достаточно назвать такие заболевания животных и человека, как кокцидиозы, саркоспоридиозы и токсоплазмоз, чтобы понять, насколько важна эта группа простейших в экономическом и социальном отношениях.

В настоящей работе мы попытались избежать непродуктивного пренебрежения сложными взаимосвязями между интересующей нас проблемой и общими эволюционными закономерностями, существующими в природе. Живой организм — это наиболее упорядоченное состояние открытой неравновесной, находящейся в стационарном состоянии системы, для которой характерно стремление к минимальному производству энтропии. Мощным антиэнтропийным фактором является усложнение организации, следовательно, усложнение организмов в процессе эволюции определяется законами термодинамики неравновесных процессов (Крылов, Либенсон, 2002; Krylov, Libenson, 2002). В эволюционных процессах живой и неживой материи прослеживается общая закономерность: сложным формам предшествуют менее сложные. Эволюция осуществляется по «эстафетному» принципу. При этом появление сходных или одинаковых форм материи, в том числе и живой, происходит везде, где имеются одинаковые или близкие «разрешающие» условия.

¹ К эймериоидным кокцидиям относят кокцидий, в ооцисте которых формируются по 4 спороцисты, в каждой из которых по 2 спорозоиота.

² К изоспороидным кокцидиям относят кокцидий, в ооцисте которых формируются по 2 спороцисты, в каждой из которых содержится по 4 спорозоиота.

В свете этих представлений мы попытаемся обсудить проблему о независимом и асинхронном появлении одинаковых признаков у разных групп кокцидий и ответить в том числе на вопросы, появились раньше ооцисты или спороцисты, эймериоидные или изоспороидные кокцидии.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования ультратонкой организации пресноводных и морских хищных жгутиконосцев Colpodellida (=Spiromonadida) показали, что план строения этих организмов полностью соответствует плану строения Sporozoa (Крылов, Мыльников, 1986; Мыльников и др., 2000). Это послужило основанием для предположения о том, что у Colpodellida и Sporozoa были общие предки. Свободноживущие предки колподеллид, попадая с водой в организм многоклеточных животных, атакуют клетки их пищеварительного тракта. Все более и более глубокая адаптация к организму хозяина завершилась переходом этих организмов к внутриклеточному паразитизму. В жизненном цикле Colpodellida есть стадии, напоминающие ооцисты. Эти образования можно рассматривать как стадии, предшествующие ооцистам или как примитивные ооцисты. Перед формированием цист (ооцист) особь теряет подвижность, оседает на дно, в цитоплазме появляются крупные светопреломляющие гранулы, сократительная вакуоль перестает функционировать, и клетка колподеллиды покрывается цистной оболочкой. В результате цистотомии в цисте формируется две или четыре особи. Эта стадия в жизненном цикле Colpodellida не содержит спороцист и морфологически напоминает ооцисты Gregarinidea. У большинства представителей Gregarinidea ооцисты также не содержат спороцист. Впервые спороцисты обнаруживаются у некоторых представителей отряда Neogregarinida, являющегося филогенетическим мостиком между гregarинами и кокцидиями (Larsson, 1991). Затем спороцисты появляются в ооцистах примитивных Coccidea из отряда Protococcidiida сем. Grellidae, паразитирующих у аннеллид и полихет и у многих эволюционно продвинутых представителей класса Coccidea. Следовательно, появление спороцист в ооцистах можно рассматривать как более позднее по сравнению с ооцистами эволюционное приобретение. Всегда ли можно считать отсутствие спороцист в ооцистах у кокцидий анцестральным признаком? Для кокцидий родов *Gemmocytis* (хозяева книдарии), *Spirocystis* (хозяева олигохеты), *Selysina* (хозяева асцидии) и *Pfeifferinella* (хозяева приапулиды и гастроподы) на этот вопрос, скорее всего, можно ответить положительно. Отсутствие спороцист в ооцистах у родов *Lankesterella*, *Schelackia* можно объяснить вторичной утратой их при переходе к кровепаразитизму. Остается неясным происхождение бесспороцистных ооцист у *Cryptosporidium* и *Tyzzeria*, возможно, такое строение ооцист у представителей этих родов возникло независимо и в разное время. Анализ, выполненный на основе результатов сиквенса генов малой субъединицы рибосомальной РНК, показал, что представители рода *Cryptosporidium* филогенетически ближе к Gregarinidea, чем к Coccidea (Carreno e. a., 1999).

На основе анализа встречаемости кокцидий у различных систематических групп хозяев можно получить косвенные данные об очередности появления тех или иных групп паразитов в истории Земли. Первое, что бросается в глаза при рассмотрении распространения изучаемых групп кокцидий в царстве животных, это то, что изоспороидные кокцидии не обнаружены у Arthropoda и найдены в очень небольшом количестве у Mollusca и Pisces (табл. 1). Эти группы хозяев очень богаты в качественном и количественном отношении, и у них можно было ожидать наличие большого числа видов изоспороидных кокци-

Таблица 1

Распространение эймериоидных и изоспороидных кокцидий по различным систематическим группам хозяев

Table 1. The spreading of eimerioran and isosporan types of coccidia on various systematic groups of the hosts

Хозяева		Количество видов кокцидий	
систематическое положение	количество видов	эймериоидные	изоспороидные
Arthropoda	>10 ⁶	6	0
Mollusca	110000	0	1
Pisces	25000	246	2
Amphibia	2500	43	13
Reptilia	8600	227	99
Aves	8590	182	143
Mammalia	4000	805	88
	Всего	1509	346

дий, однако это не так. Впервые значительное число видов (13) изоспороидных кокцидий обнаруживается у Amphibia. Затем этот показатель нарастает у Reptilia (99) и достигает максимума у Aves (143). Это обстоятельство позволяет предположить, что первыми хозяевами изоспороидных кокцидий были Amphibia, Reptilia и Aves. Наиболее благоприятные условия для развития изоспороидных кокцидий оказались у Aves, и мы находим у них самую богатую фауну изоспороидных кокцидий. Млекопитающие могут рассматриваться как эволюционно молодая группа хозяев, заселение которой изоспороидными кокцидиями далеко еще не завершено.

Как обстоит дело с этими показателями у кокцидий эймериоидного типа? Кокцидии эймериоидного типа так же, как и кокцидии изоспороидного типа, редко встречаются у Arthropoda (6) и не найдены у Mollusca (0). Однако фауна эймериоидных кокцидий у Pisces (246) оказалась значительно богаче таковой кокцидий изоспороидного типа (2), и это позволяет предположить, что кокцидии эймериоидного типа появились раньше кокцидий изоспороидного типа. Некоторые группы хордовых оказались наиболее подходящими для заселения их эймериоидными кокцидиями, и в настоящее время мы регистрируем у них самую богатую фауну эймериоидных кокцидий. Так, у Reptilia отмечено 227 видов, у Aves — 182 и у Mammalia — 805 видов кокцидий эймериоидного типа.

Проведенный анализ позволяет констатировать два факта. 1. Фауна кокцидий эймериоидного типа в хордовых (1509 видов) значительно богаче фауны кокцидий изоспороидного типа в тех же хозяевах (346 видов). 2. Кокцидии эймериоидного типа широко распространены у эволюционно более древних хозяев, чем кокцидии изоспороидного типа.

Систематика кокцидий с самого начала их изучения базировалась на сравнительно-морфологическом методе, при этом в основном использовались экзогенные расселительные стадии — ооцисты. Впервые кокцидии (*Eimeria stidaï*) были описаны еще в 1674 г. Левенгуком по ооцистам. Ооцисты длительное время (у некоторых видов кокцидий до года) сохраняются практически без изменений и поэтому очень удобны для целей систематики. До недавнего времени (Levine, 1985) при составлении диагноза для родов кокцидий использовались предложенные еще Леже (Leger, 1911), а затем усовершенствованные Гором (Hoare, 1933) определительные таблицы, в которых основными диагно-

стическими признаками служили различия в числе спороцист в ооцисте и числе спорозоитов в спороцисте. Затем для систематических целей стали использовать различные морфологические особенности строения ооцист, спороцист, спорозоитов, жизненные циклы и, наконец, данные молекулярной биологии. К настоящему времени накопилось много фактов, указывающих на появление одинаковых признаков у разных, иногда далеко отстоящих в систематическом отношении, групп кокцидий. Рассмотрим некоторые из них.

Одинаковое число спороцист в ооцисте и спорозоитов в спороцисте. Одинаковое число спороцист в ооцисте и спорозоитов в спороцисте встречается у кокцидий, относящихся не только к различным родам, но даже семействам (табл. 2). Так, у кокцидий родов *Pfeifferinella*, *Schellackia* и *Tyzzeria*, относящихся к разным семействам, в ооцисте находится 8 спорозоитов и нет спороцист. Две спороцисты, в каждой из которых содержится по 4 спорозоиота, имеются в ооцистах у представителей родов *Isospora*, *Hyaloklossia*, *Elleipsisoma*, *Sarcocystis*, *Frenkelia*, *Arthrocystis*, *Toxoplasma*, *Besnoitia*, *Hammondia*, *Cystoisospora*, *Neospora*. 4 спороцисты, каждая из которых содержит по 2 спорозоиота, обнаружены у представителей родов *Eimeria*, *Epieimeria*, *Goussia*, *Crystallospora* и *Calyptospora*. У большинства кокцидий, имеющих одинаковый набор спороцист и спорозоитов в ооцисте, хорошо прослеживается общность происхождения, и этим может быть объяснено их сходство по рассматриваемому признаку. К таким группам кокцидий в первую очередь относятся роды из сем. Eimeriidae и Sarcocystidae.

Таблица 2

Число спороцист в ооцисте и число спорозоитов в спороцисте у различных групп кокцидий отряда Coccidiida

Table 2. The number of sporocysts in oocyst and the number of sporozoites in sporocyst in various groups of coccidia in order Coccidiida

Систематическое положение			Количество	
кокцидии	хозяева	спороцист в ооцисте	спорозоитов в спороцисте	
Pfeifferinellidae	<i>Pfeifferinella</i>	Моллюски	0	8
Lankesterellidae	<i>Schellackia</i>	Рептилии	0	8
Eimeriidae	<i>Tyzzeria</i>	Позвоночные	0	8
	<i>Eimeria</i>	»	4	2
	<i>Crystallospora</i>	Рыбы	4	2
	<i>Epieimeria</i>	»	4	2
	<i>Goussia</i>	»	4	2
	<i>Isospora</i>	Позвоночные	2	4
	Hyaloklossidae	<i>Hyaloklossia</i>	Амфибии	2
Elleipsisomatidae	<i>Elleipsisoma</i>	Млекопитающие	2	4
Sarcocystidae	<i>Sarcocystis</i>	»	2	4
	<i>Frenkelia</i>	»	2	4
	<i>Arthrocystis</i>	Птицы	2	4
	<i>Toxoplasma</i>	Млекопитающие, птицы	2	4
	<i>Besnoitia</i>	Млекопитающие	2	4
	<i>Neospora</i>	»	2	4
	<i>Hammondia</i>	»	2	4
	<i>Cystoisospora</i>	»	2	4
	Calyptosporidae	<i>Calyptospora</i>	Рыбы	4

Таблица 3

Двухстворчатое строение стенки спороцист у различных групп кокцидий
 Table 3. The bivalvular construction of sporocysts' wall in various coccidia groups

Систематическое положение кокцидий			Хозяева
отряд	семейство	род	
Protococcidiida	Grellidae	<i>Coelotropha</i>	Полихеты
		<i>Defretinella</i>	»
Coccidiida	Aggregatidae	<i>Aggregata</i>	Моллюски
		<i>Goussia</i>	Рыбы
	Eimeriidae	<i>Crystallospora</i>	»
		<i>Barrouxia</i>	Беспозвоночные
		<i>Cyclospora</i>	Беспозвоночные и млекопитающие

Не прослеживается близких филогенетических отношений между кокцидиями из сем. Eimeriidae и Sarcocystidae, с одной стороны, и кокцидиями из рода *Elleipsisoma* — с другой. Недавно род *Elleipsisoma* выделили в отдельное сем. Elleipsisomatidae (Frank e. a., 2002). Нет близких филогенетических отношений между кокцидиями родов *Pfeifferinella*, *Schellackia* и *Tyzzeria*, у которых в ооцисте имеется одинаковое число спорозоитов — 8. Таким образом, сходство в числе спороцист и спорозоитов в ооцистах у одних групп кокцидий может быть обусловлено близким родством, а у других, по-видимому, возникло независимо.

Особенности строения стенки спороцист. Двухстворчатое строение стенки спороцист обнаружено у кокцидий, относящихся к различным родам, семействам и даже отрядам (табл. 3). Так, например, двухстворчатые спороцисты встречаются у представителей родов *Coelotropha* и *Defretinella*, относящихся к отряду Protococcidiida, и у представителей родов *Aggregata*, *Goussia*, *Crystallospora*, *Barrouxia*, *Cyclospora*, относящихся к отряду Coccidiida. Эти факты позволяют предположить независимое приобретение двухстворчатых ооцист различными группами кокцидий.

Происхождение гетероксенных жизненных циклов. Гетероксенные жизненные циклы существуют у кокцидий, относящихся к разным родам и даже семействам (табл. 4). Становление гетероксенности у различных групп кокцидий класса Coccidea рассмотрено нами ранее (Крылов, 1992), и мы не будем обсуждать здесь эту проблему подробно. Укажем лишь на то, что первичные хозяева гетероксенных кокцидий относятся к разным, далеко отстоящим в таксономическом отношении группам: Mollusca, Actinopterygii, Amphibia, Reptilia, Aves, Mammalia. Этот факт позволяет предположить независимое и асинхронное возникновение гетероксенности у различных групп кокцидий.

Наибольшее число гетероксенных жизненных циклов обнаружено у изоспороидных кокцидий (*Cystoispora felis*, все виды сем. Sarcocystidae,¹ *Elleipsisoma thomsoni*). У эймериоидных кокцидий гетероксенный жизненный цикл обнаружен лишь у одного вида — *Calyptospora funduli*. Изоспороидные кокцидии эволюционно более молодые по сравнению с эймериоидными кокцидиями, и мы видим, что их жизненные циклы в своем большинстве сложнее жизненных циклов эймериоидных кокцидий. Эти наблюдения полностью совпадают с представлениями об общих эволюционных закономерностях: сложным формам предшествуют менее сложные.

¹ За исключением *Isoospora suis*.

Таблица 4

Гетероксенные жизненные циклы у различных групп кокцидий
Table 4. The heteroxenous life cycles in various coccidia groups

Систематическое положение кокцидий		Первичные хозяева
семейство	род	
Aggregatidae	<i>Aggregata</i>	Mollusca
Lankesterellidae	<i>Lankesterella</i>	Amphibia
	<i>Schellackia</i>	Reptilia
	<i>Arthrocystis</i>	Aves
	<i>Sarcocystis</i>	Mammalia
	<i>Frenkelia</i>	»
Sarcocystidae	<i>Toxoplasma</i>	»
	<i>Besnoitia</i>	»
	<i>Hammondia</i>	»
	<i>Neospora</i>	»
Calyptosporidae	<i>Calyptospora</i>	Actinopterygii

Эндогенная споруляция (табл. 5). Этот признак иногда используется для таксономических целей. Однако встречаемость эндогенной споруляции у далеко отстоящих систематических групп кокцидий, входящих в сем. Dobellidae, Aggregatidae, Caryotrophidae, Eimeriidae и Sarcocystidae, заставляет предположить, что эта особенность возникла у кокцидий, относящихся к разным семействам, независимо.

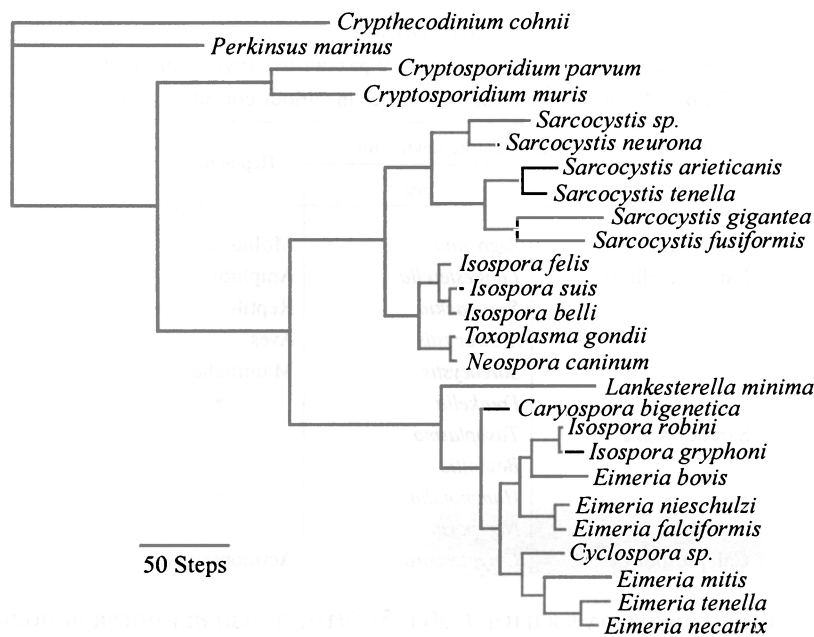
Итак, мы видим, что ряд одинаковых морфологических признаков и биологических особенностей сформировался у некоторых групп кокцидий независимо, и это в ряде случаев затрудняет использование их с целью систематики.

Молекулярно-биологический метод. С середины 20-го столетия в систематике все шире и шире используются методы молекулярной биологии. Реконструкцию филогении разных групп организмов стали проводить на основе анализа аминокислотных последовательностей белков и нуклеотидных последовательностей РНК и ДНК. Применение ЭВМ позволило обрабатывать колоссальное количество информации, заключающейся в длинных последовательностях биополимеров. В настоящее время в геномах различных организмов расшифрованы (сиквенированы) участки ДНК, содержащие многие тысячи нуклеотидов. Ежегодно сведения о нуклеотидных последовательностях в геномах различных организмов пополняются все новыми и новыми данными.

Таблица 5

Эндогенная споруляция у различных групп кокцидий
Table 5. The endogenous sporulation in various coccidia groups

Семейство	Род	Семейство	Род
Dobellidae	<i>Dobellia</i>	Eimeriidae	<i>Eimeria</i> , у части
Aggegatidae	<i>Aggregata</i>		<i>Isospora</i> , у части
	<i>Merocystis</i>		<i>Goussia</i>
Caryotrophidae	<i>Caryotropha</i>	Sarcocystidae	<i>Ovivora</i>
	<i>Dorisiella</i>		<i>Sarcocystis</i>
			<i>Frenkelia</i>
			<i>Arthrocystis</i>



Филограмма, отражающая филогенетические отношения между кокцидиями (по: Carreno, Barta, 1999).

Phylogram depicting the phylogenetic relationships of coccidian parasites (after: Carreno, Barta, 1999).

На основе сиквенса гена малой субъединицы РНК было показано, что *Isospora belli*, *I. felis*, *I. suis*, *I. ohioensis* из млекопитающих должны быть помещены в сем. Sarcocystidae, а *I. robini* и *I. gryphoni* из птиц должны находиться в сем. Eimeriidae (Carreno e. a., 1998; Carreno, Barta, 1999) (см. рисунок). В качестве дополнительных аргументов в пользу этой точки зрения приводятся морфологические данные. В спороцистах *I. robini* и *I. gryphoni* в отличие от спороцист *I. belli*, *I. felis*, *I. suis*, *I. ohioensis* имеются штидовские тельца. Казалось бы, что эти морфологические различия подтверждают молекулярные данные, однако у кокцидий рода *Cyclospora*, которые на основании молекулярных данных так же, как *I. robini* и *I. Gryphoni*, помещены в сем. Eimeriidae (Carreno, Barta, 1999), штидовских телец нет. Нет штидовских телец и у многих других кокцидий из родов *Goussia*, *Barrouxia*, *Defretinella*, *Calyptospora*, а также у *Isospora cannabinae* из птиц (Gottschalk, 1972), далеко отстоящих друг от друга систематически. Следовательно, морфологические различия, на основе которых изоспоры из птиц и млекопитающих можно было бы поместить в разные семейства, недостаточно надежны в таксономическом плане. Таким образом, здесь обнаруживается парадокс между молекулярными и морфологическими данными.

Как объяснить противоречие между сравнительно-морфологическими данными и данными молекулярной биологии?

Построение филогений по генетическим признакам основано на предположении о том, что генетическое сходство отражает сходство филогенетическое. Такое предположение кажется логичным, однако различия в скорости генетических и морфологических изменений в различных ветвях филогенетического древа могут служить источниками несовпадений филогений, построенных разными методами. Более того, различные участки одного и того же гена могут эволюционировать с разными скоростями. Так, в экзонах, с одной

стороны, и в интронах и других некодирующих участках, с другой стороны, нуклеотидные последовательности эволюционируют с различной скоростью. Можно считать, что последовательность нуклеотидов в ДНК фиксирует события эволюционной истории по разным часам, каждые из которых отсчитывают свое время в собственном темпе (Айала, Кайгер, 1988; Ayala, 1999). Кокцидии с изоспороидным типом строения ооцист встречаются у представителей сем. Eimeriidae и Sarcocystidae. Это указывает на общность происхождения этих семейств. Изоспороидные кокцидии из сем. Sarcocystidae в процессе эволюции приобрели гетероксенные жизненные циклы, сохранив непременно необходимые для расселения экзогенные стадии — ооцисты. Таким образом, экзогенные стадии ооцист можно рассматривать как анцестральный признак. Естественный отбор в этом случае сыграл стабилизирующую роль. Эволюция некоторых биологических молекул проходила с большей скоростью, и мы видим, что гены рибосомальной РНК у всех эволюционно продвинутых представителей сем. Sarcocystidae, в том числе у *Isospora belli*, *I. felis* и *I. suis*, эволюировали с одинаковой или близкой скоростью и стали отличаться от генов РНК представителей сем. Eimeriidae.

Таким образом, оказалось, что изоспороидные кокцидии с гетероксенными жизненными циклами отличаются от своих предков не только гетероксенностью, но также и структурой генов РНК, сохранив при этом большое сходство в строении экзогенных стадий. В диагнозы сем. Eimeriidae и Sarcocystidae, по-видимому, можно включить особенности строения ооцист, при этом указав на их уникальное сочетание с другими признаками (гетероксенность и структура генов РНК). Противоречия молекулярной филогении не могут быть разрешены на основе одних молекулярных данных, сведения о морфофункциональной организации и взаимоотношениях в экосистеме являются существенным компонентом при реконструкции эволюционных процессов и построении филогенетических систем.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 02-04-48584.

Список литературы

- Айала Ф. Д., Кайгер Д. Современная генетика. Т.5. Мир, 1988. 295 с.
 Крылов М. В. Происхождение гетероксенности у Sporozoa // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 5. С. 361—368.
 Крылов М. В., Либенсон М. Н. Живая и неживая природа // Природа. 2002. № 8. С. 25.
 Крылов М. В., Мыльников А. П. Новые таксоны в типе Sporozoa, Spiromorphina subcl. п., Spiromonadida ordo n. // Паразитология. 1986. Т. 20, вып. 6. С. 425—430.
 Мыльников А. П., Крылов М. В., Фролов А. О. Таксономический ранг и место в системе протистов Colpodellida // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 1. С. 3—13.
 Ayala F. J. Molecular clock mirages // Bioessays. 1999. Vol. 21. P. 71—75.
 Carreno R. A., Barta J. R. An eimeriid origin of isosporoid coccidian with Stieda bodies as shown by phylogenetic analysis of small subunit ribosomal RNA gene sequences // Journ. Parasitol. 1999. Vol. 85, N 1. P. 77—83.
 Carreno R. A., Martin D. S., Barta J. R. Cryptosporidium is more closely related to the gregarines than to coccidian as show by phylogenetic analysis of apicomplexan parasites inferred using small-subunit ribosomal RNA gene sequences // Parasitol. Res. 1999. Vol. 85, N 11. P. 899—904.
 Carreno R. A., Schnitzler B. E., Jefferies A. C., Tenter A. M., Johnson A. M., Barta J. R. Phylogenetic analysis of Coccidia based on 18S rDNA sequence comparison indicates that *Isospora* is most closely related to *Toxoplasma* and *Neospora* // Journ. Euk. Microbiol. 1998. Vol. 45, N 2. P. 184—188.
 Frank O., Perkins J. R., Barta R. E., Clopton M. A., Peirce, Upton S. J. Phylum Apicomplexa Levine, 1970 // The illustrated guide to the Protozoa. Vol. 2. 2002. P. 190—371.

- Gottschalk C. Beitrag zur Faunistik der Vogelkokzidien // Thuringens und Sachsens. Betr. Vogelkd. 1972. Bd 18. S. 61—69.
- Hoare C. A. Studies on some new ophidian avian coccidian from Uganda, with a revision of the classification of the Eimeriidae // Parasitology. 1933. Vol. 25. P. 239—243.
- Krylov M. V., Libenson M. N. Continuum of evolutionary processes of living and nonliving matter // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. 2002. T. 296. P. 71—78.
- Larsson J. I. R. On the cytology and fine structure of the neogregarine *Syncystis aeshnae* Tuzet and Manier, 1953 (Apicomplexa, Syncystidae) // Journ. Protozool. 1991. Vol. 38. P. 383—392.
- Leger L. Caryospora simplex, Coccidie monosporee et la classification des Coccidies // Arch. Protistenk. 1911. Bd 22. S. 71—88.
- Levine N. D. Phylum II. Apicomplexa Levine, 1970 // An illustrated guide the Protozoa. Soc. Protistol. Kansas, 1985. P. 322—374.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 20.11.2002

THE PROBLEMS OF EVOLUTION AND PHYLOGENY OF COCCIDIA WITH THE EIMERIORAN-TYPE AND ISOSPORAN-TYPE OOCYSTS

M. V. Krylov, L. M. Belova

Key words: coccidia, eimerioran-type, isosporan-type, evolution.

SUMMARY

The isosporan-type of oocysts is a later evolutionary purchase in comparison with the eimerioran-type construction of oocysts'. Identical number of sporocysts and sporozoits in the oocysts, bivalvular constructions of sporocysts, heteroxenous life cycles and endogenous sporulation in a group series of coccidia have arisen asynchronously and independently. The evolution of RNA genes and a type of oocysts construction was proceeded in different species of the isosporan-type coccidia and with different velocities.