

УДК 576.895.421

ЛЕПТОМОНАС JACULUM (LEGER, 1902) WOODCOCK, 1914:  
ЛЕПТОМОНАС ИЛИ БЛАСТОКРИТИДИЯ?

© А. Ю. Костыгов, А. О. Фролов

Зоологический институт РАН  
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034  
Поступила 15.09.2006

Жгутиконосцы *Leptomonas jaculum*, обитающие в кишечнике водяного скорпиона *Nepa cinerea*, имеют промастиготную организацию, характерную для представителей рода *Leptomonas*. Между тем филогенетический анализ гена 18S рРНК показал, что эти трипаносоматиды формируют единую филогенетическую кладу с цистообразующими представителями рода *Blastocrithidia*. Обсуждаются морфологические признаки, подтверждающие единство группировки *Blastocrithidia* + *L. jaculum* и вероятность включения в нее *L. oncopelti*.

К роду *Leptomonas* Kent, 1880 принадлежат гомоксенные трипаносоматиды, паразитирующие главным образом в насекомых и использующие промастиготу в качестве основного морфотипа в своем жизненном цикле. Это один из наиболее крупных родов трипаносоматид, объединяющий в настоящее время более 70 видов жгутиконосцев (Wallace, 1966; Подлипаев, 1990). Типовой вид рода — *L. bütschlii* Kent, 1880, обнаруженный Бючли в нематоде *Trilobus gracilis* и впоследствии описанный Кентом (Bütschli, 1878; Kent, 1880), до сих пор не переисследован. Николи и др., проанализировав первоописание этого вида жгутиконосцев, пришли к выводу, что *L. bütschlii* относится не к трипаносоматидам, а к эвгленовым жгутиконосцам, среди которых также известны паразиты беспозвоночных животных (Nicoli et al., 1971). С формальной точки зрения такой вывод должен был повлечь за собой ревизию таксона и его переименование с выделением нового типового вида. Однако этого не произошло, и в современной системе трипаносоматид род *Leptomonas* сохраняет свой статус, включая в качестве типового вида организм с неопределенным систематическим положением (Подлипаев, 1990).

Между тем существует еще одна проблема, связанная с родом *Leptomonas*. Применение методов молекулярной филогении еще на начальных этапах этих исследований продемонстрировало отсутствие единой «лептомонасной» клады на филогенетических схемах сем. Trypanosomatidae (Подлипаев, Фролов, 2000). Дальнейшие исследования, связанные с расширением круга изучаемых жгутиконосцев и числа генов, секвенированных в этой группе трипаносоматид, подтвердили данную тенденцию. Многие из включае-

мых в анализ представителей рода *Leptomonas* обнаруживают более тесное сходство с представителями других родов трипаносоматид (например, таких как *Crithidia* или *Wallaceina*), нежели друг с другом (Merzlyak et al., 2001; Podlipaev et al., 2004; Yurchenko et al., 2006a, b).

Кризисная ситуация, сложившаяся с родом *Leptomonas* по результатам молекулярно-биологических исследований, еще раз указывает на необходимость и неизбежность его ревизии. Одним из начальных этапов этой работы должен стать выбор типового вида в замещающем таксоне. В связи с тем что большинство представителей *Leptomonas* паразитируют в насекомых, *Leptomonas jaculum* (Léger, 1902) как первый вид лептомонасов, описанный из этой группы хозяев, мог бы рассматриваться в качестве номенклатурного типа.

*Leptomonas jaculum* (= *Herpetomonas jaculum* Léger, 1902) был найден в кишечнике клопов *Nepa cinerea* во Франции (Léger, 1902a, b). Позднее *L. jaculum* обнаруживали у водяных скорпионов в Англии (Porter, 1912) и России (Фролов, 1987), а также в *Ranatra linearis* во Франции (Poisson, 1927). Принадлежность этих жгутиконосцев к роду *Leptomonas* и их положение в системе трипаносоматид были обоснованы Вудкоком (Woodcock, 1916). Жизненный цикл паразита подробно исследован методами световой и электронной микроскопии (Porter, 1912; Фролов, 1987; Фролов, Скарлато, 1989, 1990; Фролов и др., 1991).

Однако, несмотря на то что *L. jaculum*, по данным световой микроскопии, до сих пор считается «классическим» лептомонасом (Wallace, 1966; Подлипаев, 1990), целый ряд ультраструктурных и иных характерных признаков, отличающих этот вид, ранее позволили нам заявить о возможной близости *L. jaculum* к роду *Blastocrithidia* Laird, 1959 (Фролов, 1997). Большой интерес в связи с этим вызывала проверка наших выводов методами молекулярной филогении, о чем уже писали ранее (Подлипаев, Фролов, 2000).

В отличие от многих видов гомоксенных трипаносоматид *L. jaculum* не поддается культивированию на синтетических питательных средах и потому до сих пор не использовался в работах по молекулярной систематике трипаносоматид. Мы решили восполнить этот пробел, определив последовательности гена 18S рРНК у жгутиконосцев *L. jaculum*, взятых из природных микропопуляций.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полужесткокрылые *Nepa cinerea* были собраны в оз. Осиновское в окрестностях пос. Сосново Ленинградской обл. (2 экз.) и в Колонском пруду г. Элиста Республики Калмыкия (1 экз.). Живые насекомые содержались до вскрытия в индивидуальных пластиковых пробирках. Вскрытие насекомых и приготовление сухих мазков, окрашенных по Романовскому-Гимза, осуществляли по методикам, описанным ранее (Малышева, 1998).

Подготовку образцов и выделение ДНК производили по ранее описанной схеме (Westenberger et al., 2004): фрагменты кишечника зараженных насекомых помещали в пробирки с раствором 0.5 ml 1 % SDS и 0.1 M EDTA, служившим для хранения и для последующей экстракции ДНК. Из этих образцов впоследствии выделяли ДНК: лизис при 60 °C в присутствии протеиназы К (200 мкг/мл), двойная экстракция фенол-хлороформом, преципитация 96%-ным этанолом в присутствии 0.3 M ацетата натрия и гликогена

(10 мкг/мл), промывка 70%-ным этанолом, высушивание и разведение в деионизированной воде.

Фрагмент гена 18S рРНК (863 п. н.) амплифицировали при помощи специально разработанных нами высокоспецифичных праймеров 1127F (5'-AGGCATTCTTCAAGGATACCTTCC-3') и 1958R (5'-TGATGAGCTGC-GCCTACGAGA-3'). Амплификация производилась по следующей схеме: первичная денатурация 5 мин при 95 °С, затем 30 циклов с денатурацией 30 с при 95 °С, отжигом 1 мин при 55 °С и элонгацией 1 мин при 72 °С; достройка концов ПЦР-фрагментов 10 мин при 72 °С. Реакционная смесь содержала 1 мкл образца с выделенной ДНК, 1 мкМ каждого праймера, 2.5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 0.2 мМ дНТФ (каждого), 0.2 ед/мкл Taq-полимеразы и ПЦР-буфер (0.01 М Tris Cl, 0.05 М KCl, 0.1 % Triton X-100; pH 9.0). Полученные ПЦР-фрагменты очищали путем гель-экстракции из 1.5%-ного агарозного геля при помощи набора Qiaquick Gel Extraction kit (Qiagen) и секвенировали на автоматических секвенаторах AlfExpress II (GE Healthcare) и ABI Prism 3130 (Applied Biosystems) с использованием наборов Thermo Sequenase Cy5 Dye Terminator Kit и ABI PRISM®BigDye™ Terminator v. 3.1 соответственно.

Полученные последовательности выравнивали в программе Bioedit v. 7.0.3. при помощи встроенного модуля ClustalW и затем правили вручную. Первичное выравнивание содержало 876 позиций, после удаления плохо выровненных участков, содержащих большое количество инделов и несовпадений, осталось 792 позиции, из них инвариантных — 624 и информативных для метода максимальной экономии — 128.

Модель эволюции последовательностей подбирали при помощи программы Modeltest 3.7, используя тест соотношения значений правдоподобия (LRT), полученные таким образом параметры (модель TrNef+I+G, доля инвариантных сайтов = 0.6782, параметр формы гамма-распределения = 0.8917, темпы замен R(a) [A-C] = 1.0000, R(b) [A-G] = 2.6468, R(c) [A-T] = 1.0000, R(d) [C-G] = 1.0000, R(e) [C-T] = 5.3237, R(f) [G-T] = 1.0000) применяли для реконструкции филогении по алгоритму максимального правдоподобия в программе RAUP 4.0b10 (Swofford, 1998), используя эвристический поиск деревьев методом TBR с пошаговым добавлением таксонов (stepwise addition). Построение филогенетических деревьев методами объединения соседей (с использованием упомянутых модели и параметра формы гамма-распределения) и максимальной экономии осуществляли в программе Mega 3.1 (Kumar et al., 2004). Для поиска деревьев, соответствующих критерию максимальной экономии, применяли эвристический поиск методом NNI со случайным добавлением таксонов (random addition sequence) с использованием 10 репликаций. В качестве статистического теста применяли метод бутстрепа с использованием 100 (для алгоритма максимального правдоподобия) или 1000 псевдорепликаций (для алгоритмов объединения соседей и максимальной экономии). Филогенетический анализ последовательностей методом Байеса производили при помощи программы MrBayes 2.01 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001) с использованием модели GTR и гамма-коррекций и следующими параметрами: 4 цепи Маркова, 3 млн генераций, подбор деревьев после каждых 100 генераций, удаление первых 10 тыс. деревьев при построении консенсуса.

В анализ были включены следующие последовательности, взятые из базы GenBank: *Blastocrithidia culicis* U05679, *Blastocrithidia triatoma* AF153037, *Crithidia fasciculata* Y00055, *Crithidia oncopelti* AF038025, *Herpetomonas megaseliae* U01014, *Herpetomonas muscarum muscarum* L18872, *Herpetomonas roitma-*

*ni* AF038023, *Herpetomonas ztiplika* AF416560, *Leptomonas collosoma* AF153038, *Leishmania amazonensis* X53912, *Leishmania donovani* X07773, *Phytomonas serpens* AF016323, *Phytomonas* sp. (isolate HART1) L35076, *Leptomonas costaricensis* DQ383648, *Leptomonas peterhoffi* AF153039, *Leptomonas podlipaevi* DQ383649, *Leptomonas seymouri* AF153040, *Leptomonas* sp. Nfm AF153043, *Trypanosoma boissoni* U39580, *Trypanosoma avium* AF416559, *Trypanosoma lewisi* AJ009156, *Wallaceina brivicula* AF153045, *Wallaceina inconstans* AF153044.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Последовательности гена 18S рРНК *L. jaculum* во всех исследованных образцах оказались идентичными. Они размещены в базе GenBank под номерами EF184218, EF184219.

Филогенетические деревья, реконструированные всеми четырьмя методами, примененными в настоящей работе, имеют сходную топологию (рис. 1–4). Различия в основном касаются ветвей, имеющих невысокую статистическую поддержку. В каждом случае род *Leptomonas* оказывается полифилети-

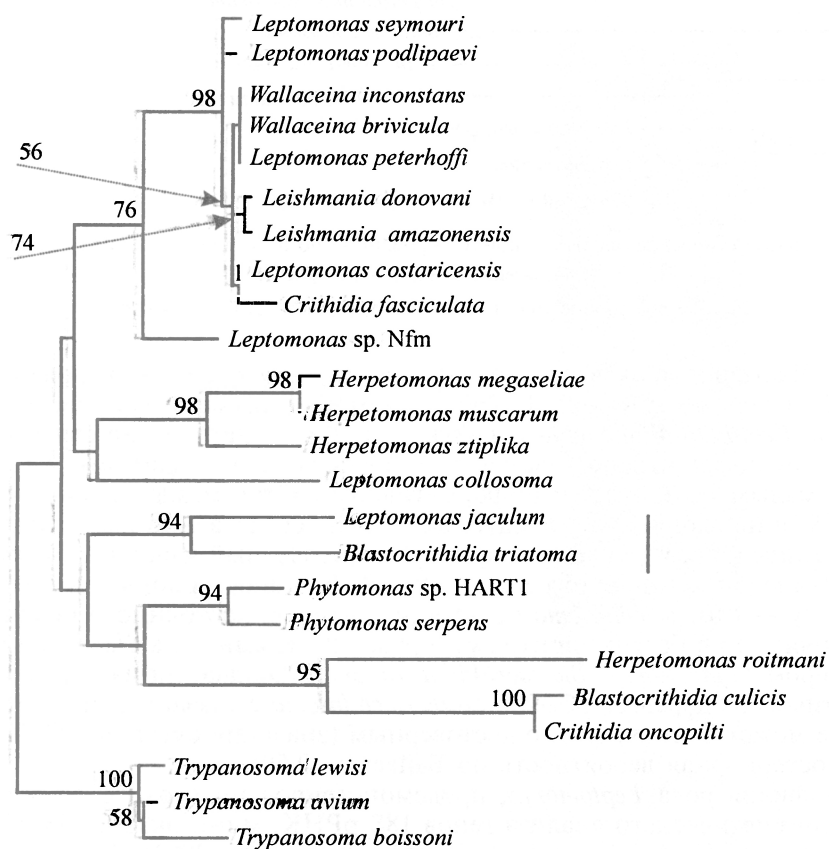


Рис. 1. Филогенетическое дерево, реконструированное по критерию максимального правдоподобия ( $-\ln L = 2914.22883$ ).

Значения бутстрепа указаны для ветвей, имеющих 50 % поддержку и более.

Fig. 1. Phylogenetic tree inferred using maximum likelihood criterion ( $-\ln L = 2914.22883$ ).

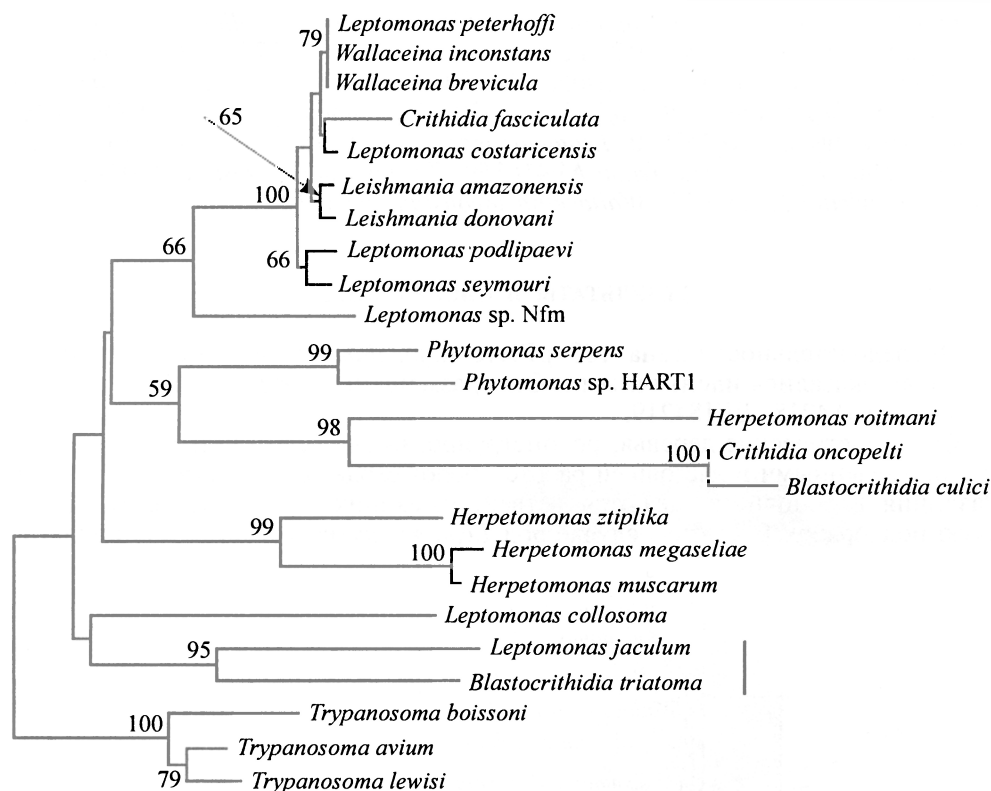


Рис. 2. Филогенетическое дерево, реконструированное по алгоритму объединения соседей. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. Phylogenetic tree inferred using neighbor-joining algorithm.

ческим. Часть видов оказывается в так называемой «медленно эволюционирующей» кладе (Merzlyak et al., 2001), в которую также входят представители родов *Crithidia*, *Wallaceina* и *Leishmania*. Филогенетические связи внутри данной группы почти не удается разрешить, что, по-видимому, связано с крайне малым количеством информативных сайтов между ними. *Leptomonas* sp. Nfm не входит в эту кладу, однако непосредственно к ней примыкает. *L. jaculum* на всех деревьях формирует достоверный кластер с *Blastocrithidia triatoma* (значения бутстрепа от 92 до 95 % и апостериорная вероятность по Байесу — 1.0). *L. collosoma* не находит для себя постоянного положения, объединяясь то с бессимбионтными представителями рода *Herpetomonas*, то с кластером *L. jaculum* — *Blastocrithidia triatoma*. Однако ни на одном из филогенетических деревьев объединение *L. collosoma* с указанными группировками не может быть признано достоверным (значения бутстрепа 50 % и менее, апостериорная вероятность по Байесу — 0.59).

Полифилия рода *Leptomonas*, продемонстрированная ранее по результатам филогенетического анализа генов 18S рРНК, мини-экзона, 5S рРНК и глицеральдегидфосфатдегидрогеназы (Merzlyak et al., 2001; Podlipaev et al., 2004; Yurchenko et al., 2006a, b), нашла подтверждение и в настоящей работе. Добавление в анализ еще одного представителя этого рода только усугубило эту ситуацию. *L. jaculum* образовал еще одну «леptomonассодержащую» группу, объединившись с видом *Blastocrithidia triatoma*, который, по дан-

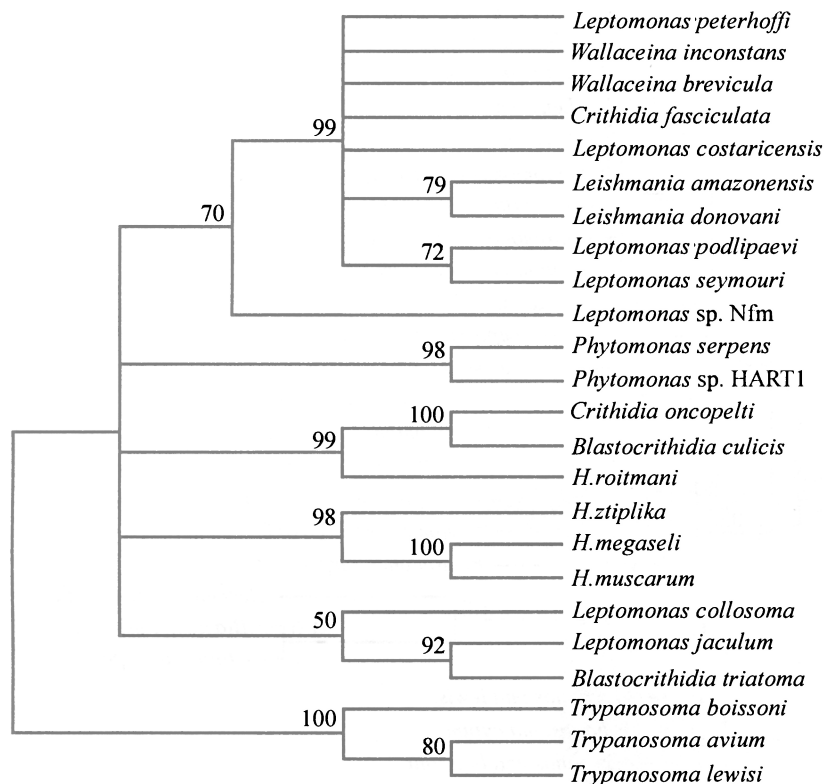


Рис. 3. Дерево бутстреп-консенсуса, реконструированное по критерию максимальной экономии. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 3. Maximum parsimony bootstrap consensus tree.

ным филогенетического анализа генов мини-экзона и 5S рРНК, представляет вместе с *B. leptocoridis* монофилетическую кладу (Podlipaev et al., 2004).

Полученные в этой работе данные подтверждают ранее высказанные предположения относительно возможной филогенетической близости *L. jaculum* к бластокритидиальной кладе трипаносоматид (сравни: рис. 1—4 и рис. 5). Рассмотрим подробнее совокупность «немолекулярных» признаков, сближающих *L. jaculum* с представителями рода *Blastocrithidia*. Ключевым признаком бластокритидий в соответствии с доминирующей в настоящее время в систематике трипаносоматид концепцией морфотипов (Hoare, Wallace, 1966) является наличие в жизненном цикле эпимастигот — клеток, обладающих ундулирующей мембраной. Морфологически ундулирующей мембране соответствует более или менее протяженная зона десмосом, формирующаяся при контакте жгутика с телом клетки простейших. У бластокритидий ундулирующая мембрана формируется за пределами жгутикового кармана, который открывается на латеральной поверхности клетки. У лептомонасов в соответствии с той же концепцией морфотипов жгутиковый карман открывается терминально, а дискретные десмосомы формируются локально в месте выхода жгутика из жгутикового кармана.

У *L. jaculum* мы можем наблюдать уникальный пример формирования «скрытой» ундулирующей мембраны (Фролов, Скарлато, 1989; Фролов и др., 1991). Теперь на фоне новых молекулярно-биологических данных трактов-

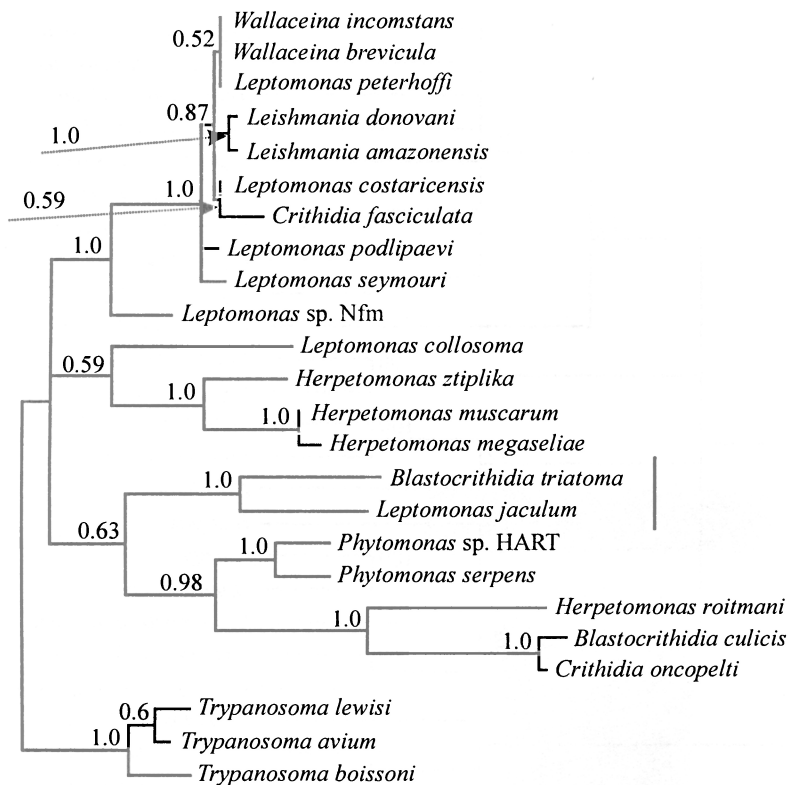


Рис. 4. Филогенетическое дерево, реконструированное по методу Байеса. Числа над ветвями обозначают апостериорные вероятности (значения меньше 0.5 не указаны).

Fig. 4. Phylogenetic tree inferred using Bayesian approach.

ка этого признака приобретает особое значение. Жгутиковый карман *L. jaculum* открывается терминально, однако уже в его глубине можно наблюдать плотный контакт между мембранами жгутика и жгутикового кармана и формирование множественных десмосом (Фролов, Скарлато, 1989). Аналог наружной ундулирующей мембраны формируется у этого вида жгутиконосцев при трансформации жгутика в органеллу прикрепления (Фролов, Скарлато, 1995). В этом случае апикальная часть жгутикового кармана выворачивается наружу, причем контакт между жгутиком и телом клетки сохраняется за пределами жгутикового кармана. Среди всех изученных видов *Leptomonas* только *L. oncopelti* обладает подобной «скрытой» ундулирующей мембраной (Малышева и др., 2006), и, как будет показано далее, это неслучайное сходство.

Другой важной чертой организации бластокритидий служит облигатное отсутствие в их клетках цитостом—цитофарингеальных комплексов (Frolov, Karov, 1995). Кроме *Blastocrithidia*, среди изученных гомоксенных трипаносоматид ротовой аппарат отсутствует только у ряда *Leptomonas*, в том числе у *L. jaculum* и *L. oncopelti* (Фролов, 1997). Вероятно, с отсутствием ротового аппарата у *Blastocrithidia* коррелирует такой косвенный признак, как невозможность получения их культур на синтетических питательных средах. *L. jaculum* и *L. oncopelti* также не поддаются культивированию на синтетических средах.

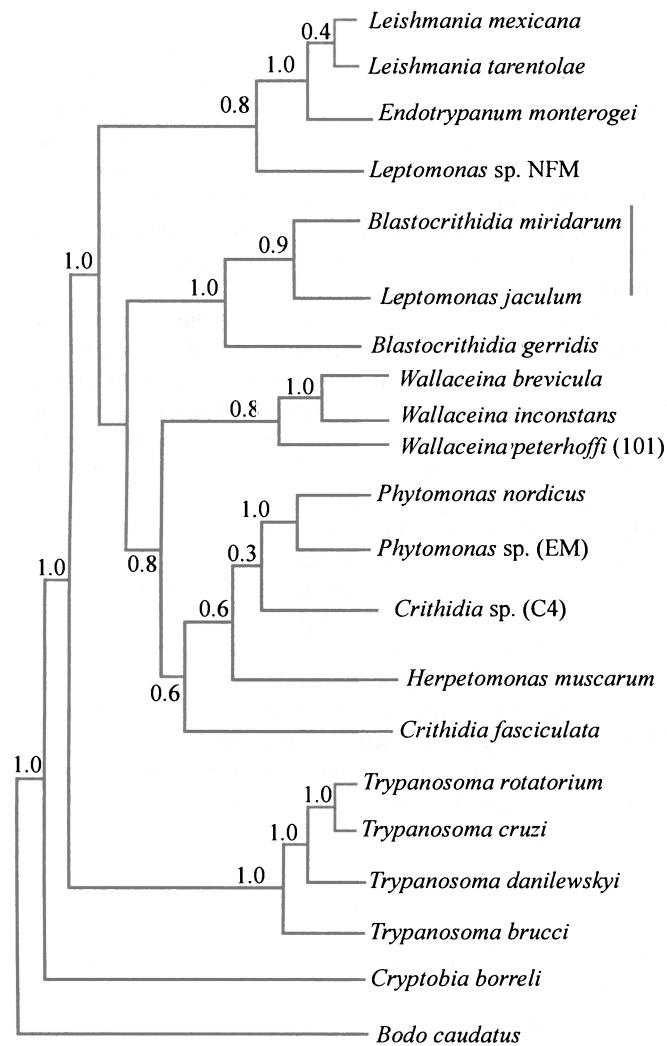


Рис. 5. Консенсус 100 филогенетических деревьев кинетопластид, построенных по алгоритму polymorphism parsimony в программе Phylip 3.5c (Felsenstein, 1993) с использованием 39 морфологических признаков.

Числа указывают процент деревьев, имеющих соответствующие ветви (по: Фролов, 1997).

Fig. 5. Consensus of 100 phylogenetic trees of kinetoplastids inferred with polymorphism parsimony algorithm as implemented in Phylip 3.5, considering 39 morphological characters.

Еще одним важным признаком, объединяющим группу *Blastocrithidia* + *L. jaculum*, *L. oncopelti*, является наличие в жизненных циклах этих трипаносоматид цистоподобных амастигот (Wallace, 1966; Подлипаев, Фролов, 2000). «Цисты» имеют необычное строение: наружные оболочки отсутствуют, а под плазмалеммой располагается зона плотной цитоплазмы, в которую погружены субмембранные микротрубочки, хроматин в ядре формирует характерную структуру. У *L. jaculum* эти стадии формируются в результате серии равных делений, не сопровождающихся ростом дочерних клеток (Фролов и др., 1991). У *B. gerridis* цистообразование идет по типу множественного деления (Фролов и др., 1997). У остальных *Blastocrithidia* и у *L. on-*



*copelti* процесс формирования «цист» происходит путем почкования, в результате чего образуются так называемые «жгутиковые цисты», созревающие на жгутике материнской особи (Малышева и др., 2006).

Из всех хорошо изученных видов рода *Blastocrithidia* только *B. culicis* не обладает комплексом перечисленных признаков. По данным молекулярной филогении, этот вид входит в своеобразную группу симбионт-содержащих трипаносоматид (Hollar et al., 1998). Интересно, что эта группа объединяет жгутиконосцев из разных родов (*Crithidia*, *Herpetomonas*, *Blastocrithidia*), но тем не менее ее обособленность подтверждается комплексом морфологических признаков (Freymuller, Camargo, 1981).

В завершении попробуем сформулировать ответ на вопрос, вынесенный в название статьи. Совершенно очевидно, что *L. jaculum* по совокупности молекулярно-биологических и морфологических признаков должен быть выведен за рамки полифилетической группировки, которую представляет собой род *Leptomonas* Kent, 1880 в его современной трактовке (Merzlyak et al., 2001; Podlipaev et al., 2004; Yurchenko et al., 2006a, b). Не вызывает, на наш взгляд, сомнений целесообразность объединения в один таксон всех цистообразующих трипаносоматид, формирующих общую кладу на молекулярных филограммах и характеризующихся очевидным морфологическим сходством. Вместе с тем перемещение *L. jaculum* в род *Blastocrithidia* Laird, 1959 выглядит преждевременным по крайней мере до получения результатов филогенетического анализа гена 18S рРНК типового вида этого рода — *B. gerridis*, поскольку монофилия рода *Blastocrithidia* в настоящее время также подвергается обоснованной критике. Эти исследования проводятся нами в настоящий момент и должны ответить на ряд вопросов, в первую очередь о статусе нового таксона и месте в нем трипаносоматид с различными типами ундулирующей мембраны и разными способами формирования цистоподобных стадий.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке программ президиума РАН «Биоразнообразии», «Динамика генофондов животных, растений и человека» и «Происхождение и эволюция биосферы».

#### Список литературы

- Малышева М. Н. Жизненный цикл и морфология стадий развития жгутиконосцев *Proteomonas brevicula* (Kinetoplastida, Trypanosomatidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1998. 18 с.
- Малышева М. Н., Фролов А. О., Скарлато С. О. Образование цистоподобных клеток жгутиконосцев *Leptomonas oncopelti* в средней кишке клопа *Oncopeltus fasciatus* // Цитология. 2006. Т. 48, № 9. С. 723—733.
- Подлипаев С. А. Каталог мировой фауны простейших семейства Trypanosomatidae // Тр. Зоол. ин-та РАН. Л., 1990. Т. 217. 177 с.
- Подлипаев С. А., Фролов А. О. Филогения трипаносоматид: молекулярный и морфологический подходы // Паразитология. 2000. Т. 34. С. 169—182.
- Фролов А. О. Жизненные циклы трипаносоматид — паразитов полужесткокрылых насекомых: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 19 с.
- Фролов А. О. Новая гипотеза происхождения трипаносоматид: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1997. 50 с.
- Фролов А. О., Скарлато С. О. Электронно-микроскопическое исследование жгутиконосцев *Leptomonas jaculum* из средней кишки *Nepa cinerea* // Паразитология. 1989. Т. 23, № 5. С. 383—389.

- Фролов А. О., Скарлато С. О. Структура розетковидных клеточных ассоциатов у низших трипаносоматид // Цитология. 1990. Т. 326, № 5. С. 455—460.
- Фролов А. О., Скарлато С. О. Тонкое строение и механизмы адаптации низших трипаносоматид // Цитология. 1995. Т. 37, № 7. С. 612—636.
- Фролов А. О., Малышева М. Н., Подлипаев С. А. Необычный способ формирования цистоподобных стадий у *Blastocrithidia* sp. (Kinetoplastida: Trypanosomatidae), паразитирующих в кишечном тракте клопов-водомеров (Hemiptera: Gerridae) // Паразитология. 1997. Т. 31, № 4. С. 351—363.
- Фролов А. О., Скарлато С. О., Шаглина Е. Г. Морфология цистоподобных клеток у жгутиконосца *Leptomonas jaculum* // Цитология. 1991. Т. 33. С. 55—58.
- Bütschli C. M. Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandten Organismen // Zeitschrift. Wiss. Zool. 1878. Bd 30. S. 205—281.
- Freymuller E., Samargo P. Ultrastructural differences between species with and without symbionts // Journ. Protozool. 1981. Vol. 28, N 1. P. 175—182.
- Frolov A. O., Karpov S. A. Comparative morphology of kinetoplastids // Cytology. 1995. Т. 37. P. 1072—1096.
- Hoare C. A., Wallace F. G. Developmental stages of trypanosomatid flagellates: a new terminology // Nature. 1966. Vol. 212. P. 111—112.
- Hollar L., Lukes J., Maslov D. M. Monophyly of endosymbiont — containing trypanosomatids: phylogeny versus taxonomy // Journ. Eukar. Microbiol. 1998. Vol. 45, N 3. P. 293—297.
- Huelsenbeck J. P., Ronquist F. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // Bioinformatics. 2001. Vol. 17. P. 754—755.
- Kent W. S. A manual of the Infusoria. Part 1—3. London, 1880. 433 p.
- Kumar S., Tamura K., Nei M. MEGA3: Integrated software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and sequence alignment // Briefings in Bioinformatics. 2004. P. 150—163.
- Léger L. Sur la structure et le mode de multiplication des Flagellés du genre *Herpetomonas* Kent // Comp. Rend. Soc. Biol. 1902a. T. 54, N 14. P. 398—400.
- Léger L. Sur la forme grégarinienne des *Herpetomonas* // Compt. Rend. Soc. Biol. 1902b. T. 54, N 14. P. 400—401.
- Merzlyak E., Yurchenko V., Kolesnikov A., Alexandrov K., Podlipaev S., Maslov D. Diversity and phylogeny of insect trypanosomatids based on small subunit rRNA genes: polyphyly of *Leptomonas* and *Blastocrithidia* // Journ. Eukar. Microbiol. 2001. Vol. 48. P. 161—169.
- Nicoli R. M., Penaud A., Timon-David P. Recherches systématiques sur les trypanosomides I. Le genre *Nepatodomonas* n. gen. // Bull. Soc. Pathol. France. 1971. T. 96. P. 405—415.
- Podlipaev S. A., Sturm N. R., Fiala I., Fernandes O., Westenberger S. J., Dollet M., Campbell D., Lukesi J. Diversity of Insect Trypanosomatids Assessed from the Spliced Leader RNA and 5S rRNA Genes and Intergenic Regions // Journ. Eukar. Microbiol. 2004. Vol. 51, N 3. P. 283—290.
- Poisson R. Les *Herpetomonas* de hemipteres cryptocerates aquatiques. Quelques remarques sur *Herpetomonas notonectae* n. sp. parasite intestinal de *Notonecta viridis* Delcourt // Bull. Biol. Franc. et Belg. 1927. T. 61. P. 374—383.
- Porter A. The life-cycle of *Herpetomonas jaculum* (Léger) parasitic in the alimentary tract of *Nepa cinerea* // Parasitology. 1912. Vol. 2, N 3. P. 367—391.
- Swofford D. L. PAUP\* 4.0: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods), Beta Version. 1998. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- Wallace F. G. The trypanosomatid parasites of Insects and Arachnids // Exp. Parasitology. 1966. Vol. 18. P. 124—193.
- Westenberger S. J., Sturm N. R., Yanega D., Podlipaev S. A., Zeledo R., Campbell D. A., Maslov D. A. Trypanosomatid biodiversity in Costa Rica: genotyping of parasites from Heteroptera using the spliced leader RNA gene // Parasitology. 2004. Vol. 129. P. 537—547.
- Woodcock H. M. Observations on coprozoic flagellates // Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1916. Vol. 207. P. 375—412.
- Yurchenko V., Lukes J., Xu X., Maslov D. A. An Integrated Morphological and Molecular Approach to a New Species Description in the Trypanosomatidae: the Case of *Leptomonas podlipaevi* n. sp., a Parasite of *Boisea rubrolineata* (Hemiptera: Rhopalidae) // Journ. Eukar. Microbiol. 2006a. Vol. 53, N 2. P. 1—9.

Yurchenko V. Y., Lukes J., Jirku M., Zeledon R., Maslov D. A. *Leptomonas costaricensis* sp. n. (Kinetoplastea: Trypanosomatidae), a member of the novel phylogenetic group of insect trypanosomatids closely related to the genus *Leishmania* // Parasitology. 2006b. Vol. 133, Pt. 5. P. 537–546.

LEPTOMONAS JACULUM (LEGER, 1902) WOODCOCK 1914:  
A LEPTOMONAS OR A BLASTOCRITHIDIA?

A. Yu. Kostygov, A. O. Frolov

*Key words:* *Leptomonas*, *Blastocrithidia*, cyst-forming trypanosomatids, molecular systematics.

SUMMARY

Flagellates *Leptomonas jaculum*, inhabiting the intestine of the water scorpion *Nepa cinerea* possess promastigote organization, typical of the genus *Leptomonas*. Nevertheless phylogenetic analysis of the 18S rRNA gene revealed that these trypanosomatids form a common phylogenetic clade with cyst-forming representatives of the genus *Blastocrithidia*. Morphological characters supporting the unity of the group *Blastocrithidia* + *L. jaculum* and the probability of including *L. oncopelti* in it are discussed.

---