

Характерный бугор, для *P. zhajremensis*, нижнего края челюсти, расположенный на уровне за М/3, обломан. Высота горизонтальной ветви за М/3 около 185 мм (с учетом обломанного нижнего края). Нижнечелюстной угол около 90°, снизу вогнутый. Толщина угловой части сзади 56 мм.

Нижние коренные зубы. М/2 - длинный, изгибы протоконоида прямоугольные. Передняя внутренняя долинка относительно узкая, короткая. Задняя долинка широкая, переднее-лабиальный угол на жевательной поверхности вытянут вперед. Наибольшая длина зуба – 90 мм.

Таблица 1 - Верхние коренные зубы рода *Paraceratherium*

Промеры в мм и индексы в %	<i>P. zhajremensis</i> (из Кызылжар № 3/50-07 и 3/51-07)	<i>P. zhajremensis</i> (из Жайрем № 946/Ж-85)	<i>P. prohorovi</i> (из Акеспе по Громовой, 1959)
Р\2 Длина наружная Длина внутренняя Ширина наибольшая Высота по эктолофу Индекс ширины к длине	- - 59 37 -	64 - 62 52 96,8	48- 51 40-46 44-52 67 87,2- 108,4
Р\3 Длина наружная Длина внутренняя Ширина наибольшая Высота по эктолофу Индекс ширины к длине	71 55 86 36 121,1	70 - 81 59 115,7	55, 60 53 68, 70 113,3- 138,7
Р\4 Длина наружная Длина внутренняя Ширина наибольшая Высота по эктолофу Индекс ширины к длине	ок. 70 61 104 42 148,5	74 - 87 65 194,0	60-69 - 80-94 75 119,0- 136,7
М\1 Длина наружная Длина внутренняя Ширина наибольшая Высота по эктолофу Индекс ширины к длине	89 72 112 47 125,8	- - - - -	73-89 67-77 84-103 - 115,0-115,7
М\2 Длина наружная Длина внутренняя Ширина наибольшая Высота по эктолофу Индекс ширины к длине	- 94 108 - -	- - - - -	96-108 77-83 92-111 - -



Рисунок 2 - Фрагмент нижней челюсти № 3/52 – 07.

По сохранившимся фрагменту, нижняя челюсть крупная.

М/3 – детальное строение и размеры, такие же, как на М/2. Внутренние долинки глубокие, передняя – короткая, узкая, а задняя – более широкая.

Сравнение. *Paraceratherium zhajremensis* из Кызылжар отличается от *Paraceratherium prohorovi* из Акеспе присутствием сильно выраженного бугра, снизу горизонтальной ветви, на уровне сзади заднекоренных зубов, нижней челюсти; отсутствием парастилия и парастильной складки на верхних переднекоренных зубах; сравнительно небольшой задней долинкой; высоким воротничком на лингвальной стороне переднекоренных; изолированной внутренней долинкой, широким и хорошо выраженным протоком на коренных.

Литература

1. Байшашов Б.У. Находки костей гигантского носорога у пос. Кызылжар // Фауна позвоночных и флора мезозоя и кайнозоя Казахстана. 1990. Том. 11. С. 60-67.
2. Громова В.И. Гигантские носороги // Труды ПИН АН СССР. М. 1959. Т. 71. 164 с.
3. Кудерина Л.Д., Байшашов Б.У., Раюшкина Г.С. Геолого-геохимические особенности и палеонтология жайлминского местонахождения Центрального Казахстана // Известия АН СССР. Сер. Геол. 1988. № 9. С. 51-63.
4. Lucas S.G., Bayshashov B.U. The giant rhinoceros *Paraceratherium* from the late Oligocene at Aktau Mountain, Southeastern Kazakhstan, and its biochronological significance // N. Jb. Geol. Palaont. Mh. 1996. H. 9. S. 539-548.

Тұжырым

Б.У.Байшашов. Кызылжар (Оңтүстік-Шығыс Қазақстан) қазба орнынан табылған алып мүйізтұмсық туралы.

Мақалада Кызылжар қазба орнынан жаңадан табылған алып мүйізтұмсықтың сүйектері туралы жазылған. Оларды мұқият зерттеудің нәтижесінде мүйізтұмсықтың *Paraceratherium zhajremensis* Bayshashov, 1988 түріне жататыны анықталды.

Summary

B.U.Bayshashov. About the huge rhinoceros of locality Kyzylzhar (Southeast Kazakhstan).

In article are described bones of the huge rhinoceros from locality Kyzylzhar. As a result of studying new finds the kind of the rhinoceros is certain as *Paraceratherium zhajremensis* Bayshashov, 1988.

УДК 576.895

Тарасовская Н.Е.

АДАПТАЦИИ ПАРАЗИТОВ К БЕДНОЙ КИСЛОРОДОМ СРЕДЕ В АСПЕКТЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО ОСВОЕНИЯ ОРГАНОВ ЛОКАЛИЗАЦИИ

(Павлодарский государственный педагогический институт)

Выдвигаются предположения о механизмах и способах формирования адаптаций паразитических червей к бедной кислородом среде в организме хозяина. В числе таких адаптаций названы: гематофагия (в том числе кишечная), кумуляция каротиноидов, депонирующих кислород использование углеводов как частично окисленных энергетических субстанций.

При современном разнообразии паразитических организмов (таксономическом и эколого-морфологическом) до сих пор остается дискуссионным вопрос об эволюционном порядке освоения органов локализации. Согласно одной из точек зрения /1/, первичной локализацией паразитов, и, в частности, гельминтов, является кровеносная

система и дыхательные пути как органы животного, наиболее богатые кислородом; освоение же бедной кислородом пищеварительной трубки свободноживущими видами сразу вряд ли было бы возможным.

Таблица 1 – Способы адаптации паразитических и свободноживущих организмов с аэробным дыханием к дефициту кислорода

АДАПТАЦИИ ОРГАНИЗМОВ К ДЕФИЦИТУ КИСЛОРОДА			
С помощью соединений, запасующих или имеющих в своем составе кислород		С помощью высоковосстановленных соединений, привлекающих или запасующих окислитель	С помощью металлоорганических соединений, образующих нестойкие соединения с кислородом
Углеводы как наиболее окисленные органические соединения – являются запасными питательными веществами, наиболее рациональными в условиях дефицита кислорода.	Перекисные соединения (пероксиды), легко выделяющие кислород при спонтанном или ферментативном (с помощью каталазы) разложении	Каротиноиды (изопреноиды), имеющие по 2 двойных связи C=C в каждом звене C ₅ H ₈ .	Гемоглобин, гемоцианин, хлоркруорин
	Углеводы запасаются растениями, растущими на плотных суглинистых почвах, где нарушено дыхание корней, погруженными растениями.	Возможно, это эволюционно древний и универсальный способ фиксации кислорода, поскольку в клетках всех организмов имеются ферменты оксидазы, катализирующие взаимодействие кислорода с водой с образованием пероксидов, и каталаза – для разложения перекиси; они содержатся в специальных органоидах пероксисомах.	Используются солонowodными организмами, живущими в бедной кислородом воде (рачки артемии; водоросли и цианобактерии, накапливающие каротиноиды в родопластах).
Углеводы являются основным видом запасных питательных веществ в яйцах артемий, обитающих в соленых водоемах, бедных кислородом.		Используются водными растениями, растениями с погруженными корнями, растениями, растущими на соленом почвенном растворе для профилактики замокания	Используются для улавливания кислорода поверхностью тела в бедной кислородом воде, загрязненной органикой (хириномиды).
Повышенное накопление гликогена идет при усиленной аэробной нагрузке человека или животного.		Используются гастроинтестинальными гельминтами, живущими в условиях дефицита кислорода в желудочно-кишечном тракте.	Использование паразитом-гематофагом гемоглобина хозяина не только для питания, но и для восполнения дефицита кислорода (что может быть актуально для кишечных гематофагов, обитающих в бедной кислородом среде).
Гастроинтестинальные гельминты активно используют углеводы, в пользу чего свидетельствует высокая активность сахараз и амилаз.		Используются организмами, обитающими в загрязненной органикой воде с повышенной окисляемостью.	
		Могут быть использованы в условиях высокогорий.	

Сторонники другой точки зрения – о первичной гастроинтестинальной локализации паразитов /2/ – в качестве наиболее весомого аргумента указывают легкость попадания гельминтов в желудочно-кишечный тракт (алиментарным путем) и беспрепятственная возможность выхода их инвазионных элементов во внешнюю среду для дальнейшей диссеминации.

Эти две точки зрения не исключают и возможности того, что разные группы паразитов могли, независимо друг от друга, осваивать разные органы локализации, как и паразитизм в разных группах даже одного и того же класса гельминтов мог возникать разными путями /3/. Так что речь может идти не о первичном органе локализации паразитов или гельминтов вообще, а об этапах адаптации каждой группы к своему органу обитания.

Вместе с тем, независимо от порядка филогенетического освоения органов локализации, возникает вопрос о способах и механизмах адаптации гельминтов к недостатку кислорода в желудочно-кишечном тракте (кстати, аналогичные физиологические и биохимические адаптации возникают и у свободноживущих организмов в

гипоксических условиях). Сопоставление адаптаций свободноживущих организмов и паразитов к бедной кислородом среде приведено в таблице 1.

С учетом того, что дыхание всех низших червей осмотическое, то источником кислорода как для свободноживущих, так и для паразитических сколецид будут служить окружающие жидкости или смеси газов (таблица 2). Из жидкостей, окружающих паразита, наиболее богата кислородом кровь (за счет не только физического растворения кислорода, но и присоединения его к гемоглобину), достаточно богаты тканевые жидкости (за счет постоянной диффузии кислорода через стенки капилляров), а наиболее бедно содержимое желудочно-кишечного тракта, где дефицит кислорода усиливается за счет процессов гниения и брожения и создания восстановительной среды.

Сопоставление ряда собственных и литературных данных дают основание предположить, что базовой физиологической адаптацией гельминтов к недостатку кислорода в желудочно-кишечном тракте явилось использование соединений, способных так или иначе связывать или запасать кислород. Роль таких соединения могут сыграть либо металлоорганические соединения, вступающие в непрочное соединение с кислородом (гемоглобин, гемоцианин), либо вещества с кратными связями атомов углерода (каротиноиды и, возможно, полиеновые жирные кислоты).

В качестве металлоорганических соединений позвоночные и беспозвоночные с кровеносной системой используют гемоглобин, гемоцианин, хлоркруорин /4/, и эти вещества, присоединяя кислород в органах газообмена животного, легко отдают его в тканях, присоединяя углекислый газ. Есть примеры использования гемоглобина и для регуляции внешнего дыхания: личинки хирономид, способные обитать в загрязненной органикой (а значит, бедной кислородом) воде, содержат гемоглобин в тканях и покровах тела, за счет чего приобретают красную окраску /5/.

В отношении паразитических червей, и особенно нематод, обитающих в пищеварительной трубке, не исключено, что кишечная гематофагия служит не только способом питания, но и источником кислорода. И с этой точки зрения она, возможно, была первичным способом питания гастроинтестинальных гельминтов по сравнению с усвоением химуса. Кровь – не только высококалорийная и легко усвояемая пища, но и способ пополнить дефицит кислорода за счет оксигемоглобина из капилляров. Гематофагия, безусловно, требует специальных адаптаций (противостояние иммунным реакциям, перфорация сосудов), но она оправдывает себя за счет адаптаций к сочетанию дыхания и питания. Оксигемоглобин в кишечнике нематоды отдаст кислород, который затем легко диффундирует во все ткани гельминта. Капиллярное кровотоечение в кишечнике, неизбежно возникающее при повреждении мелких сосудов, также может быть выгодно гельминту как источник кислорода, и в итоге дыхание у гематофага было и «изнутри», и «снаружи». Позже органы перфорации сосудов могли превратиться в органы прикрепления паразита, чтобы противостоять перистальтике и движению химуса.

И, таким образом, кишечный гематофаг должен был иметь те же адаптации к дыханию и питанию, что и паразит легких: приспособления к перфорации тканей и сосудистых стенок, чтобы получить доступ к крови. Органы перфорации не требовались лишь гельминтам, обитавшим непосредственно в кровяном русле.

Усвоение крови требует едва ли не больше адаптаций по сравнению с усвоением химуса – в частности, денатурации и гидролиза белков (ведь было бы нецелесообразно использовать только растворенные в крови мономеры – глюкозу и аминокислоты). Между тем гельминты утрачивают первый этап усвоения белка – его денатурацию /6/. Но ведь при предполагаемой первичной кишечной гематофагии (по отношению к питанию химусом) гельминты, возможно, еще сохранили многие пищеварительные ферменты.

Безусловно, питание кровью по сравнению с пищевой кашицей приводило к более интимным контактам паразита и хозяина, а значит, вызывало бурные иммунные реакции организма (специфические и неспецифические). Противостояние этим реакциям также требовало определенных адаптаций, но «игра стоила свеч» - паразит выигрывал прежде всего источник кислорода, а также высококалорийный и сбалансированный питательный субстрат.

Питание тканями (в любых органах) также могло решить проблему снабжения кислородом: тканевая жидкость и содержимое клеток снабжаются кислородом постоянно за счет за счет диффузного обмена через стенки капилляров (таблица 2). У теплокровных хозяев с их интенсивным метаболизмом снабжение тканей кислородом наиболее бесперебойное, а значит, для паразитических червей (с их куда более медленным метаболизмом) кислорода в тканях гомойотермных хозяев вполне достаточно.

Переход к питанию химусом в желудочно-кишечном тракте, особенно в тонком отделе кишечника, позволил паразитам усваивать мономеры или ферменты кишечника хозяина и привел к утрате ряда пищеварительных функций /6, 7, 8/, а также поставил вопрос об адаптациях к недостатку кислорода (который усиливается неизбежными процессами гниения и брожения).

Многие гастроинтестинальные гельминты, питающиеся химусом, видимо, используют для фиксации кислорода вещества с кратными связями в углеродном скелете, в частности, каротиноиды. Роль этих соединений в адаптации желудочно-кишечных гельминтов к анаэробным условиям была убедительно показана З.К.Леутской /9/. Ссылаясь на данные ряда авторов, З.К.Леутская пишет, что каротиноиды обнаружены в значительных количествах в тканях всех исследованных трематод, цестод, скребней, гастроинтестинальных нематод, причем определенная часть каротиноидов содержалась в тканях, и значительная – в кишечнике (где должно было происходить их превращение в витамин А). Постоянное и значительное содержание каротиноидов в теле гельминтов

свидетельствует об их значительной физиологической роли, причем не только источника витамина А, но и для депонирования кислорода и транспорта электронов в гипоксических условиях /10, 11, 12/.

Переход гастроинтестинальных гельминтов к использованию каротиноидов мог осуществиться сразу же после перехода в бедную кислородом среду по ряду причин. Во-первых, механизм использования изопреноидов для транспорта электронов универсален у многих живых организмов. Во-вторых, этот механизм хорошо отлажен у различных групп свободноживущих организмов в онто- и филогенезе. Каротиноиды активно используются многими группами солоноводных организмов, поскольку соленая вода весьма бедна кислородом /13/. Каротиноиды запасаются в родопластах морских водорослей и цианобактерий. У рачков рода *Artemia*, обитающих в соленых озерах, интенсивность желто-красной пигментации увеличивается по мере возрастания солености воды. В-третьих, каротиноиды всегда есть в организме большинства животных, а гельминт может получить их в нужном количестве из пищи (химуса) или тканей хозяина.

По нашим наблюдениям, нематоды и трематоды, паразитирующие в желудочно-кишечном тракте ряда видов хозяев, благодаря накоплению каротиноидов с возрастом становятся из молочно-белых желтыми, а иногда и оранжевыми. Так что цвет в некоторых случаях можно использовать как косвенный индикатор возраста гельминта (чтобы отметить, например, смену генераций).

Так, у остромордой лягушки в большинстве биотопов Павлодарской области в тонком кишечнике обитает нематода *Oswaldocruzia filiformis* и трематода *Opisthioglyphe ranae*. Молодые черви обычно молочно-белого цвета, тогда как старые начинают приобретать интенсивно-желтую, а трематоды – даже желто-оранжевую окраску. Освальдокруции обычно зимуют в кишечнике лягушек; интенсивная смена генераций происходит поздней весной и в начале лета, и именно в это время отмечаются нематоды разного цвета. Молодые, но уже половозрелые освальдокруции имеют белую окраску, тогда как нематоды уходящей генерации, как правило, интенсивно-желтые. Желтоватую окраску приобретают также паразиты кишечника кур – нематода *Ascaridia galli* и цестоды *Davainea proglottina* и *Railletina echinobothrida*.

Таблица 2 – Источники кислорода и адаптации к дыханию у низших червей

ИСТОЧНИКИ КИСЛОРОДА ДЛЯ НИЗШИХ ЧЕРВЕЙ							
Свободноживущих		Паразитических					
Из смеси газов воздуха	Из воды в растворенном виде	Извлеченное непосредственно из воды	В органах и полостях, куда непосредственно попадает воздух	При гематофагии за счет оксигемоглобина: Непосредственно в кровяном русле	За счет снабжения клеток кислородом при газообмене через стенки капилляров хозяина:	Растворенное кислород в жидкостях, заполняющих их органы и полости – как в воде:	Обитание паразитов в проксимальных или дистальных частях органов, имеющих выход во внешнюю среду:
Наземные и почвенные черви	Морские и пресноводные виды	Имеет место у эктопаразитов – моногенной, прикрепленных на жабрах рыб	Паразиты трахеи, легких, бронхов, носовой и ротовой полости	В органах дыхания	При питании тканями	В химусе	В заднем отделе кишечника
				В паренхиматозных органах и замкнутых полостях	Осмотическое и адсорбционное усвоение кислорода в тканях хозяина	В желчи	Во рту и пищеводе
				В желудочно-кишечном тракте при кишечной гематофагии		В моче	В протоках млечных желез

В то же время у слишком короткоживущих гельминтов (например, оксиураты мышевидных грызунов *Syphacia obvelata* и *Aspiculuris tetraptera*) мы не наблюдали изменения окраски с белой на желтую. В данном случае причиной являются не только короткий срок жизни нематоды (несколько суток, при котором каротиноиды не успевают кумулироваться), но и локализация в заднем отделе кишечника, связанном с внешней средой, из которого самки выползают наружу для откладки яиц.