

Санкт-Петербургский государственный университет

АЛЕКСЕЕВА Ольга Сергеевна

Выпускная квалификационная работа

***Комплексный анализ сообществ инфузорий-эндобионтов *Equus ferus przewalskii* из
Оренбургского заповедника***

Магистратура

Направление подготовки 06.04.01 «Биология»

Основная образовательная программа магистратуры ВМ.5514 «Биология»

Научный руководитель: профессор, д.б.н.,

Карпов Сергей Алексеевич

Научный консультант: с.н.с. ЗИН РАН, к.б.н.,

Чистякова Людмила Валерьевна

Рецензент: вед. н. сотр. ИНЦ РАН, к.б.н.,

Гудков А.В.

Санкт-Петербург, 2025

Оглавление

Общая проблематика, актуальность.....	2
Цель и задачи.....	3
Литературный обзор.....	4
Краткий обзор истории изучения эндобийонтных инфузорий	4
Распространение эндобийонтных инфузорий и их влияние на хозяина.....	23
История и особенности биологии <i>Equus ferus przewalskii</i>	26
Физико-географические и экологические характеристики Оренбургского заповедника	28
Популяция лошадей Пржевальского на территории Оренбургского заповедника	29
Материалы и методы	30
Результаты	32
Видовой состав <i>Equus ferus przewalskii</i> и <i>Equus caballus</i>	32
Изучение особенностей тонкого строения некоторых представителей отряда Entodiniomorphida.....	40
Обсуждение	46
Видовой состав <i>Equus ferus przewalskii</i>	46
Особенности тонкого строения некоторых представителей отряда Entodiniomorphida	49
Выводы.....	54
Благодарности	55
Список литературы	55

Общая проблематика, актуальность

Инфузории-эндобионты из кишечника лошадиных – обширная группа протистов, которая имеет широкое распространение в различных видах хозяев. С изучением инфузорий-эндобионтов связан ряд теоретических проблем протозоологии, таких как изучение фауны, происхождение паразитизма и внутривидовой полиморфизм. Однако рассматривая сообщества паразитических инфузорий, исследователи не уделяют должного внимания хозяину, в частности условиям его обитания и поведенческим особенностям. Кроме того, на сегодняшний день остаются неизученными сообщества инфузорий-эндобионтных множества малочисленных, редких хозяев.

Настоящее исследование посвящено изучению структуры сообществ инфузорий-эндобионтов лошади Пржевальского (*Equus ferus przewalskii*), которая на сегодняшний день не встречается в дикой среде и занесена в Красный список Международного союза охраны природы (МСОП). Это редкий охраняемый вид, который практически не был исследован с точки зрения паразитофауны. Из-за вымирания и потери естественного ареала сообщества инфузорий-эндобионтов лошади Пржевальского формировалась фактически *de novo* с момента их разведения в зоопарках Европы в начале XX века.

В 2015 г. на территории нашей страны был запущен проект по реинтродукции лошади Пржевальского в дикую среду в Оренбургском заповеднике. Для данного исследования были получены пробы из лошадей, населяющих разные участки обширного заповедного ареала. Таким образом, был собран уникальный материал, позволяющий не только определить видовой состав эндобионтных инфузорий из лошади Пржевальского, но и провести сравнительный анализ отдельных особей в зависимости от различных экологических характеристик. На сегодняшний день практически нет исследований, оценивающих влияние факторов среды на структуру сообществ инфузорий-эндобионтов: данная работа является пионерной в этой области.

Также в ходе данного исследования было изучено тонкое строение некоторых видов инфузорий-эндобионтов лошадиных. Большинство работ по тонкому строению инфузорий-эндобионтов были выполнены во второй половине XX века, однако не все электронограммы, полученные в то время, позволяют подробно различить детали строения инфузорий-эндобионтов, в частности, покровов и связанных с ними элементов цитоскелета. Таким образом, была предпринята попытка дополнить данные о тонком строении инфузорий-эндобионтов с помощью полученных электронограмм.

Цель и задачи

Цель данной работы – анализ видовой структуры сообществ инфузорий-эндобионтов пищеварительного тракта лошадей Пржевальского из Оренбургского заповедника и сравнительное исследование тонкого строения некоторых видов эндобионтных инфузорий.

В задачи данной работы входит:

1. Сбор фекальных проб от лошадей Пржевальского из Оренбургского заповедника, а также от домашних лошадей, обитающих на данной территории
2. Определение качественного и количественного состава эндобионтных инфузорий в пробах
3. Оценка влияния на структуру сообществ инфузорий-эндобионтов таких факторов, как условия содержания и происхождение животных-хозяев
4. Сравнительный анализ видового разнообразия эндобионтных инфузорий у представителей р. *Equus* из разных местообитаний, с использованием оригинальных и литературных данных
5. Изучение тонкого строения инфузорий видов *Cycloposthium sp* и *Tripalmaria sp*
6. Сравнительный анализ организации покровов и связанных с покровами элементов цитоскелета у представителей разных семейств отряда Entodiniomorphida

Литературный обзор

Краткий обзор истории изучения эндобиионтных инфузорий

Самые ранние свидетельства о нахождении инфузорий в пищеварительной системе млекопитающих относятся к XIX веку, когда Грюби и Делафон (Gruby, Delafond, 1843) открыли 7 видов инфузорий из кишечника лошади, собаки, свиньи и из желудка быка.

Большинство первых шагов в классификации эндобиионтных инфузорий было сделано при помощи наблюдения и морфологического описания с использованием световой микроскопии и окрашивания клеток гематоксилином или йодом (Корнилова, 2004). Несмотря на простоту подобных методов, многие признаки эндобиионтных инфузорий, такие как ядра, скелетные пластины (Dogiel, 1923; Schulze, 1924, 1927; Dogiel and Fedorowa, 1925), сократительные вакуоли (Kraschnnikow, 1929) или вакуоли с конкрециями (Dogiel, 1929) можно было обнаружить с большой точностью.

Штейн в 1859 г. впервые дал научное описание инфузориям из рубца жвачных (Stein, 1859 а,б). Он предложил разделить всех эндобиионтов на отряды Holotricha Stein, 1859, с одинаковыми ресничками, покрывающими всю клетку, и Heterotricha Stein, 1859, с разными ресничками. Бючли (Butschli, 1889) усовершенствовал эту систему, разделив отряд Holotricha Stein, 1859 на два подотряда: Gymnostomata Butschli, 1889 и Trichostomata Butschli, 1889. В своём разделении он руководствовался принципом отсутствия/наличия ресничек в “ротовой полости” (Корнилова, 2006а).

В 1890 г. итальянский учёный Анжело Фиорентини опубликовал работу об инфузориях из толстой и слепой кишки лошади, которая стала началом изучения эндобиионтов из кишечника травоядных млекопитающих (Fiorentini, 1890). После того, как у лошадиных была обнаружена специфическая фауна в кишечнике, инфузорий разделили на две группы: “форгутные”, обитатели рубца жвачных, и “хиндгутные”, обитатели слепой и толстой кишки.

Развитие методов импрегнации серебром в 1930-е годы (Bodian, 1936, 1937), помогающих детально рассмотреть инфрацелиатуру, а также методов электронной микроскопии произвело настоящую революцию в систематике типа Ciliophora (Lynn, 2008). Впервые серебрение инфузорий-эндобиионтов было проведено в 1956 г. исследовательницей Нуаро-Тимати (Noirot-Timothee, 1956). С помощью данного метода она описала строение ресничного аппарата *Epidinium* и *Ophryoscolex*. В дальнейшем подобные работы проводились многими учеными, но наиболее значительный вклад внесла М. Вольская, описав строение ресничного аппарата и изучив ультраструктуру многих представителей эндобиионтных инфузорий лошадиных (Wolska, 1964–1985). В частности, Вольской были подробно описаны и изучены покровы семейства Spirodiniidae в ресничных и безресничных

регионах клетки (Wolska, 1978a, б; 1980; 1985). Большой вклад в изучение ультраструктуры эндобионтных инфузорий внес Ж. Грейн (Grain, 1963, 1966, 1994). В том числе, на основании изучения тонкого строения представителей семейства Ophryoscolecidae им была составлена схема, демонстрирующая особенности покровов инфузорий-эндобионтов (Grain, 1994).

Начиная с работы Штейна (1858) было обнаружено более четырёхсот видов эндобионтных инфузорий (Cedrola, 2020). Светооптические наблюдения в сочетании с импрегнацией серебром остаются основными методами не только при определении видовой принадлежности инфузорий, но и при описании новых видов этих протистов. Так, например, в 2006 г. по результатам светомикроскопических исследований проб из кишки белого носорога в составе отряда Entodiniomorphida было описано новое семейство, Gilchristidae, два новых рода, *Gilchristia sp* и *Digilchristia sp* и два новых вида, *Gilchristia artemis* и *Digilchristia draconis* (Ito et al., 2006), а в 2020 году было описано три новых вида эндобионтных инфузорий *P. sabyinyo*, *P. sulcata*, и *P. curiosa* из кишечника горных горилл (Ito et al., 2020).

На протяжении более чем 100-летней истории изучения эндобионтных инфузорий было предложено немало вариантов их классификации и построения системы, каждая из которых в той или иной мере отражала совершенствование методов научных исследований (Песенко, 1989). Первые системы были построены на основе морфологических признаков, доступных для рассмотрения в световом микроскопе, и опирались на внешний вид цилиатуры эндобионтных инфузорий и признаки ротового аппарата (Stein, 1859 а,б; Butschli, 1889). Позднее для различения таксонов невысокого ранга к этим признакам были добавлены форма тела и расположение ядерного аппарата (Янковский, 1980). С развитием методов электронной микроскопии система была пересмотрена на основе ультратонкого строения кортекса и цилиатуры (Lynn, 1981; Small, Lynn, 1981). Развитие молекулярно-генетических методов в конце XX века привело к пересмотру системы эндобионтных инфузорий на основании анализа последовательностей 18S РНК. Так, например, в отдельный отряд Macropodiniidae были выделены инфузории – эндобионты австралийских сумчатых, которые образуют отдельную кладу на филогенетическом древе (Cameron, O'Donoghue, 2004).

Система Линна и Смолла, построенная на основе ультраструктурных признаков, в том числе особенностей строения кинетосом и их дериватов, оказалась наиболее удачной (Lynn, 1981; Small, Lynn, 1981; Lynn, 2008). В рамках данной системы большинство эндобионтных инфузорий млекопитающих оказываются в пределах класса Litostomatea Small & Lynn, 1981, подкласса Trichostomatia Butschli, 1889. Основным отличительным

признаком для данной группы является наличие двух трансверсальных фибрилл, связанных с кинетосомами, обычно хорошо выражена фибриллярная граница между эндо- и эктоплазмой, оральные кинетосомы связаны с пучками микротрубочек – немадесмами, укрепляющими цитофаринкс (Lynn, 2008). Подкласс делится на три отряда – Vestibuliferida de Puytorac et al., 1974 и Entodiniomorphida Reichenow in Doflein & Reichenow, 1929 и Macropodiniida Lynn, 2008.

Отряд Vestibuliferida содержит шесть семейств, инфузории из которых имеют сплошной ресничный покров и плотный слой ресничек на вестибулуме (Lynn and Small, 2002). Последний содержит множество соматических кинет и не имеет поликинетидной организации. Вестибулифериды являются эндосимбионтами травоядных плацентарных млекопитающих, за исключением видов *Balantidium*, которые были обнаружены у широкого круга хозяев (Corliss, 1979). Семейство Paraisotrichidae, представители которого широко встречаются у лошадиных, характеризуется сплошным ресничным покровом и наличием вакуоли с конкрециями на адоральном конце (Корнилова, 2003б).

Отряд Entodiniomorphida содержит 12 семейств и включает инфузорий с редуцированной соматической цилиатурой, реснички которых собраны в пучки, а на адоральном полюсе есть функциональные поликинетиды (Lynn and Small, 2002). Вестибулум может развиваться как небольшое углубление или как глубокое впячивание поверхности клетки. Entodiniomorphida разделены на три подотряда: Archistomatina de Puytorac et al., 1974, Blepharocorythina Wolska, 1971 и Entodiniomorphina Reichenow in Doflein & Reichenow, 1929 (Lynn, 2008).

Подотряд Archistomatina включает одно семейство – Buetschliidae. Ресничный покров у его представителей чаще всего редуцирован, а позади ротового отверстия находится вакуоль с конкрециями (Корнилова, 2003б). Подотряд Blepharocorythina включает одно семейство – Blepharocorythidae. Ресничный покров у его представителей редуцирован на большей части тела, а соматическая цилиатура представлена в виде пучков и полос. Представители подотрядов Archistomatina и Blepharocorythina являются эндосимбионтами лошадей, верблюдов, гиппопотамов, но несколько видов также встречаются у крупного рогатого скота и грызунов (Lynn, 2008).

Третий подотряд, Entodiniomorphina, включает десять семейств (Lynn, 2008). Характерной чертой для данного подотряда является наличие утолщенной пелликулы со скелетными пластинами (Lynn and Small, 2002). Соматическая цилиатура представлена

пучками, иногда удлинёнными в виде спиральных полос, организованных в виде полибрахикинет¹ (рис.1.).

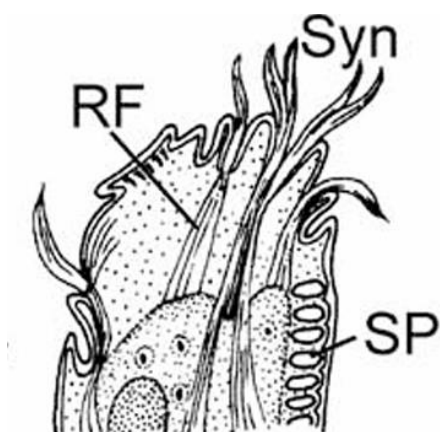


Рис. 1. Продольный срез через передний конец *Epidinium sp.*, показывающий ретроцилиарные фибриллы (RF), скелетные пластины (SP) и сложные ресничные комплексы – синцилии (Syn). По Lynn, 2008

Адоральная цилиатура представлена двумя компонентами: она состоит из превестибулярной полосы в области перистомы и самого вестибулума (Adl. et al., 2018). Инфузории из подотряда Entodiniomorpha встречаются у жвачных животных, непарнокопытных, приматов, грызунов, лошадей и их ближайших родственников. В частности, у лошадиных широко распространены представители семейств *Cycloposthiidae* и *Spirodiniidae*. Первые характеризуются сгруппированными ресничными пучками или циррами, из которых обязательно присутствуют два каудальных (Корнилова, 2003б). У представителей семейства *Spirodiniidae* (рис. 2) цирри образуют дуги, спирально опоясывающие клетку на разных уровнях (Lynn, 2008).

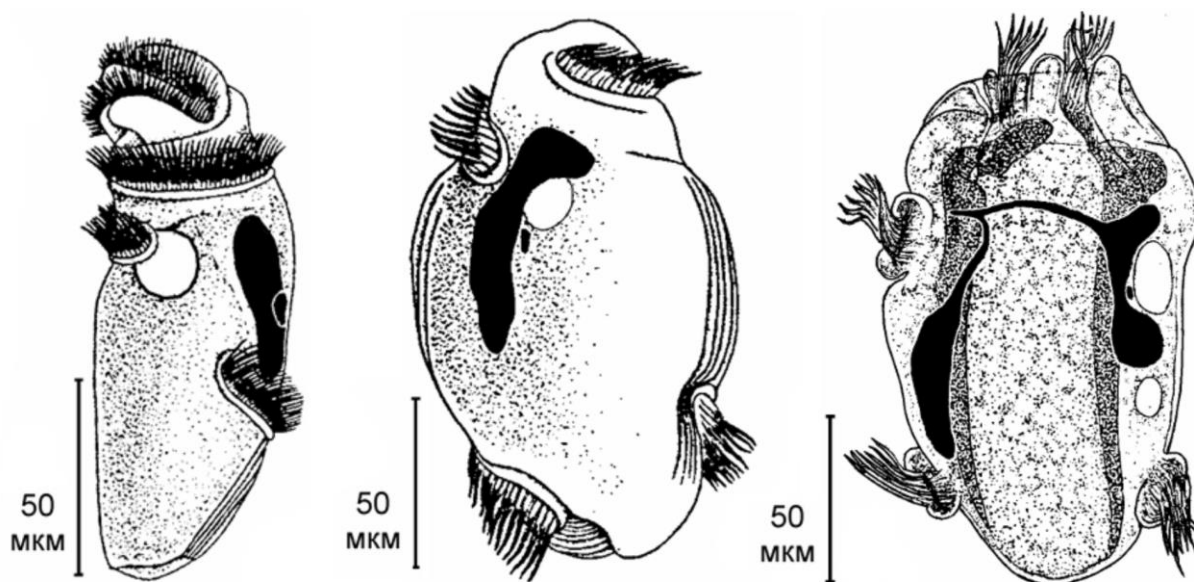


Рис. 2. Типичные представители семейства *Spirodiniidae* (слева направо): *Spirodinium equi* (по Hsiung, 1930), *Tetratoxum unifasciculatum* (по Hsiung, 1930) *Tripalmaria dogieli* (по Гассовскому, 1919)

¹ Ленты или дуги синцилиев иногда называют "полибрахикинетами" (по Ito, Imai, 1998); синцилием же называют группу плотно расположенных соматических ресничек, образующих пучок; кинетосомы, образующие данный пучок, связаны между собой (по Lynn, 2008)

Отряд Macropodiniida включает инфузорий, равномерно покрытых ресничками и имеющих густой ресничный покров на вестибулуме (Cedrola et al., 2020). Встречаются в преджелудках австралийских сумчатых (Lynn, 2008).

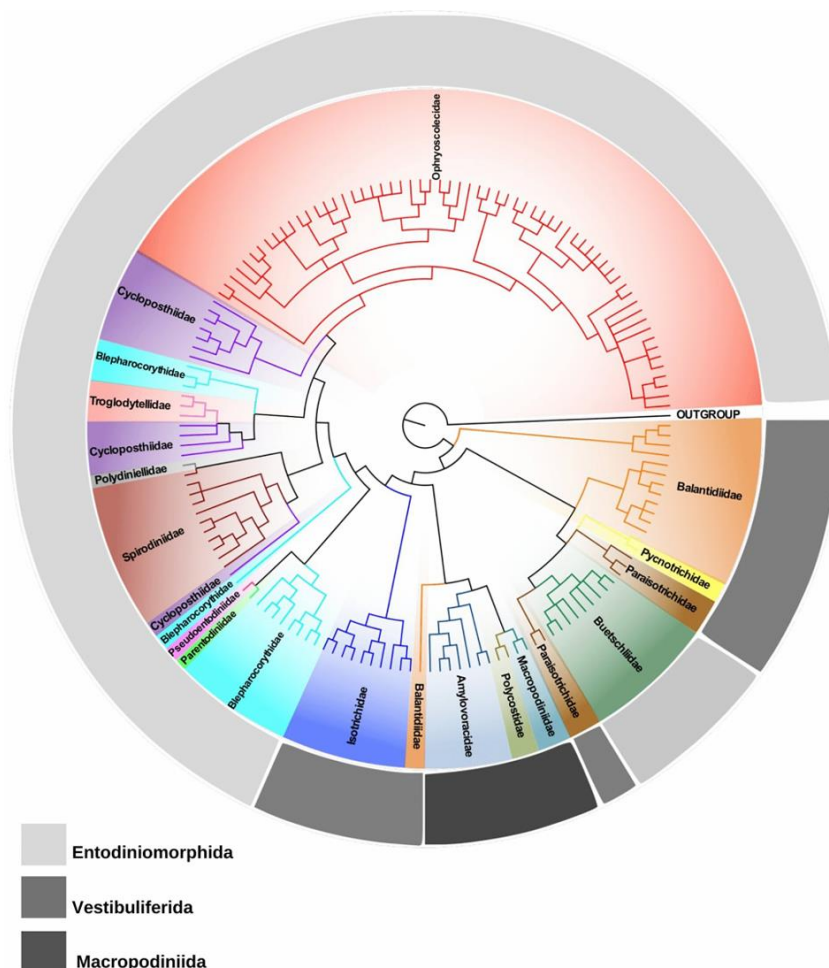


Рис. 3. Филогенетическое дерево трихостоматид (тип Ciliophora, кл. Litostomatea, п/кл Trichostomatia), построенное на основе анализа генов 18S р-РНК по методу Байеса; в качестве аутгруппы выбран *Spathidium papilliferum* (по Cedrola et al., 2020)

Особая экологическая группа инфузорий-эндобионтов – суктории – выделяется в рамках класса Phyllopharyngea de Puytorac et al., 1974, подкласса Suctoria Claparède & Lachmann, 1858, отряда Exogenida Collin, 1912 и семейства Allantosomatidae Jankowski, 1967 (Lynn, 2008). Для представителей данного семейства характерно отсутствие ресничного покрова и наличие щупалец, которые могут образовывать правильные ряды или располагаться хаотично (Корнилова, 2003б).

Филогенетический анализ показал, что класс Litostomatea входит в суперкластер SAL, который объединяет ещё два класса инфузорий – Spirotrichea и Armophorea (Gentekaki

et al. 2017; Chen et al. 2018). Несмотря на экологическую неоднородность Litostomatea, их монофилетичность подтверждается ультраструктурными и молекулярно-генетическими данными (Lynn, 2008, Adl et al., 2018). Эти эукариоты образуют единую группу (рис. 3), состоящую из более 1000 видов, 129 родов и 21 семейства (Cedrola, 2020). Последний вариант системы, предложенный на основании анализе генов 18S р-РНК, отличается от представлений Линна и Смолла (Adl et al., 2018). Однако для выделенных в данной системе таксонов до настоящего времени не удалось обнаружить морфологических синапоморфий, и до сих пор многие научные группы продолжают использовать систему Линна (Lynn, 2008), которая основана на морфологических признаках (см. например Cedrola et al., 2024).

Особенности внутреннего строения инфузорий-эндобионтов

Эндобионтные инфузории имеют ряд специфических черт, связанных с адаптациями к эндобионтному образу жизни. Ниже будут рассмотрены основные из них, особое внимание будет уделено особенностям организации покровов и укрепляющих покровы элементов.

Ресничный аппарат

Для многих трихостоматид характерны редукция соматической цилиатуры, компактное группирование ресничных пучков и дуг, формирование глубокого вестибулума, способного втягиваться, с хорошо развитой адоральной цилиатурой. (Корнилова, 2006а). Предположительно, подобные трансформации могут быть связаны с обитанием в плотном вязком содержимом пищеварительного тракта позвоночных.

Редукция соматической цилиатуры происходила независимо в разных систематических группах: Macropodiniidae, Buetschliidae, Blepharocorythidae, Entodiniomorpha. В любой группе степень редукции у разных видов неодинакова: существует ряд переходных форм от видов, полностью покрытых ресничками, к бесресничным видам (Корнилова, 2006а). Так, например, у представителей семейства Buetschliidae (рис. 4) *Holophryoides sp*, *Prorodonopsis sp* и *Paraisotrichopsis sp* имеют сплошной ресничный покров (Стрелков, 1939). У *Hemiprorodon sp*, *Blepharozoum sp*, *Blepharosphaera sp* редукция проходит в разных направлениях. *Hemiprorodon sp* имеет сплошной ресничный покров во всех участках клетки, кроме заднего конца. *Blepharosphaera sp* также не имеет сплошного ресничного покрова сзади, но имеет терминальный пучок ресничек. *Blepharozoum sp* имеет три ресничных зоны с промежутками между ними. Дальнейшая редукция происходит у *Didesmis sp* и *Bundleia sp*, у которых развиваются только оральные и/или аборальные реснички (Стрелков, 1939).

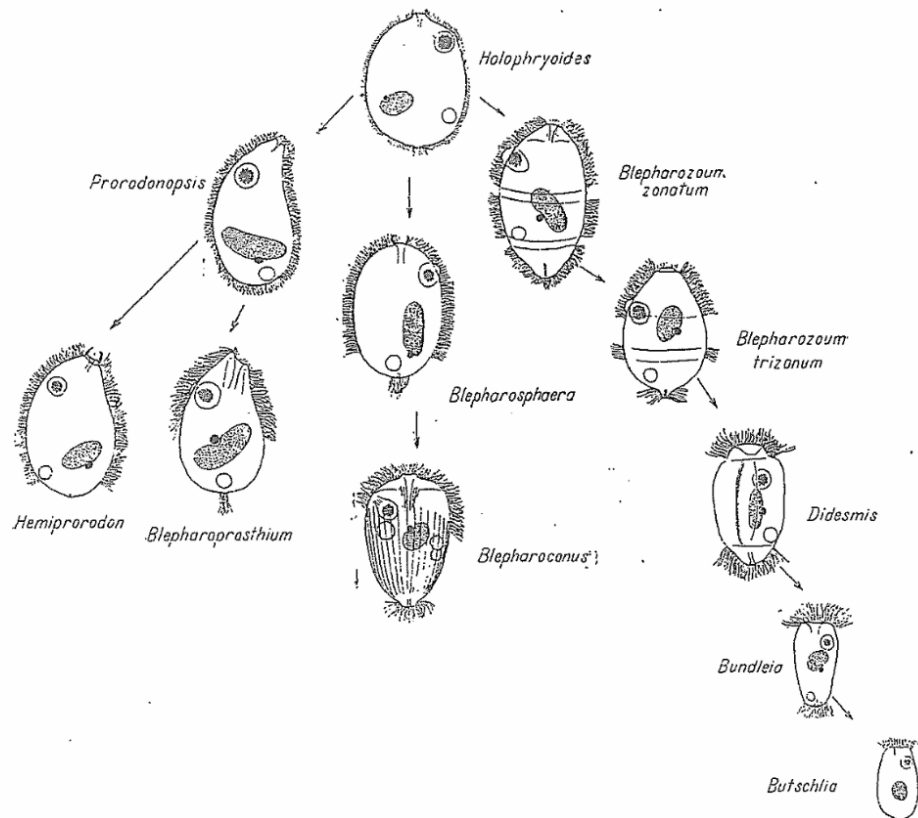


Рис. 4. Пути редукции ресничного аппарата у инфузорий сем. Buetschliidae (по Стрелкову, 1939)

У многих видов эндобионтов реснички сгруппированы в цирры или синцилии (Gelei, Sebestyen, 1932). Некоторые авторы называют дуги синцилиев “полибрахикинетами” (Ito, Imai, 1998; Ito, Miyazaki, Imai, 2001). Кинетосомы в основании синцилиев расположены сплошными рядами. Каждый синцилий физиологически обособлен от другого, т.к. их биение происходит отдельно (Герасимова, Серавин, 1979).

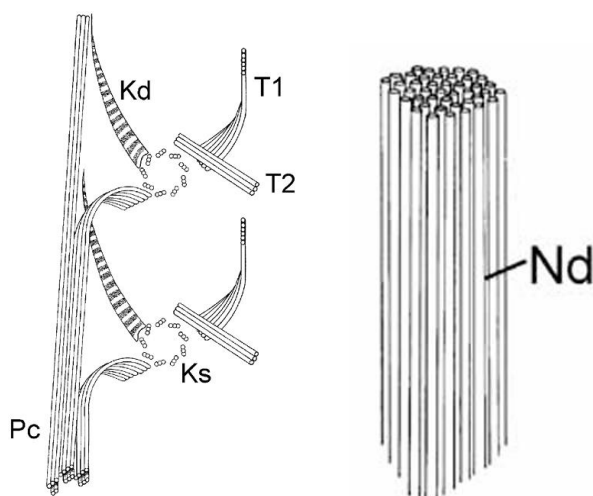
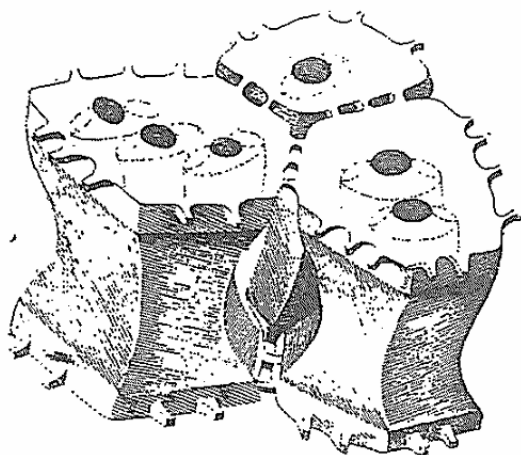


Рис. 5. Слева: соматические кинетиды инфузорий класса Litostomatea, для которых характерно наличие двух трансверсальных фибрилл (T1 и T2); справа: трёхмерное строение пучка микротрубочек, который представляет собой типичную немадесму (Nd). По Lynn, 2008

Фибриллярная система эндобионтных инфузорий также имеет ряд специфических черт. Для всех инфузорий класса Litostomatea характерно наличие двух трансверсальных фибрилл, а не одной (рис. 5). Особенностью представителей подкласса Trichostomatia является наличие пучков ретроцилиарных фибрилл (рис.5) или немадесм², монокинетидная организация соматической цилиатуры и трансверсальные фибриллы, образующие “занавесы” вокруг глотки (Корнилова и др., 2006б). Также у представителей подкласса Trichostomatia сильно развита адоральная цилиатура, где иногда ресничный аппарат представлен поликинетидами (Adl. et al., 2018).

Скелетные пластины

Плотные ячеистые пластины, характерные для многих эндобионтных инфузорий, изучались неоднократно: впервые на них обратил внимание Догель при изучении представителей семейства *Ophryoscolecidae* (Dogiel, 1923), и именно он использовал термины “скелет” и “скелетные пластины”. Стрелков (1939) в своей работе детально описал схему строения скелетных пластин рода *Cycloposthium*. Он обнаружил, что скелет *Cycloposthiidae* располагается непосредственно под кутикулой и является твёрдым образованием. Более того, скелетная пластина не является сплошным образованием, а состоит из отдельных ячеек, связанных между собой анастомозами (рис. 6). Каждая ячейка имеет наружную и внутреннюю поверхности, параллельные друг другу. Также сбоку видна перетяжка, которая придаёт ячейке вид катушки. Наружная поверхность ячеек имеет поры,



которые образуют внутри небольшие полости. По мнению Стрелкова, промежутки между ячейками содержат вещество белковой природы, которое скрепляет их между собой. Сама же скелетная пластина имеет углеводную природу: её ячейки образованы веществом из группы гемицеллюлоз (Стрелков, 1939).

Рис. 6. Схематическое изображение строения ячеек скелета у *Cycloposthium* (по Стрелкову, 1939)

² Немадесмой называют пучок параллельных микротрубочек, имеющих гексагональную структуру в поперечном срезе и, как правило, связанных с кинетосомой (по Lynn, 2008)

В настоящее время скелетные образования известны в 7 семействах эндобийонтных инфузорий: Ophryoscolecidae, Cycloposthiidae, Polydiniellidae, Telamodiniidae, Troglodytelliidae, Pseudoentodiniidae, Rhinocetidae.

Морфология скелетных пластин является диагностическим признаком (Корнилова, 2004), который используется при определении родов и семейств эндобийонтных инфузорий. Так, у представителей сем. Cycloposthiidae скелет покрывает всё тело: он состоит из двух пластин и соединительной скелетной ленты (Leiste). У *Tripalmaria sp* из сем. Spirodiniidae скелетная пластина одна и занимает только правую сторону тела (Корнилова, 2004). У представителей Ophryoscolecidae пластины не занимают большую часть поверхности клетки: например, у *Eudiplodinium maggii* есть небольшая пластина, лежащая вентрально по отношению к макронуклеусу, а у *Epidinium caudatum* три небольшие скелетные пластины лежат обособленно, отходя от спинной борозды и исчезая на уровне заднего конца макронуклеуса. Функции скелетных пластин являются предметом дискуссии. Основной функцией, несомненно, является опорная, но некоторые авторы предполагали, что скелетные пластины также могут участвовать в обмене веществ (Westphal, 1934). Есть данные, которые подтверждают, что у голодающих Ophryoscolecidae скелет исчезает (Стрелков, 1939). Ряд исследователей утверждают, что скелетные пластины могут запасать вещества углеводной природы (MacLennan, 1934; Furness, Butler, 1983). Стоит отметить, что несмотря на развитие методов электронной микроскопии, данные о строении и положении скелетных пластин Entodiniomorpha весьма отрывочны. В публикациях, посвященных изучению тонкого строения *Cycloposthium bipalmatum* и *Tripalmaria dogieli* представлены отдельные электронограммы, отражающие строение скелетных пластин, однако их качество не всегда удовлетворительное (Grain, 1966, Wolska, 1978a).

Покровы

В связи с развитием методом электронной микроскопии покровные структуры многих видов инфузорий-эндобийонтов были подробно изучены во второй половине XX века.

Ophryoscolecidae

Тонкое строение представителей этого семейства было описано Грейном (Grain, 1966), Вольской и Бречнайдером (Bretschneider, 1960). Согласно представлениям Грейна, у представителей семейства Ophryoscolecidae в бесресничных регионах клетки под

мембраной находится электронно-плотный слой эпиплазмы, за которым следует слой микротрубочек и единый филаментозный пласт, который в случае сем. Ophryoscolecidae является границей между экто- и эндоплазмой (Grain, 1994). В связи с филаментозным пластом выявляются многочисленные безресничные кинетосомы. Схема Грейна в некоторой степени отличается от представлений Серавина и Герасимовой, которые выделяют под цитоплазмой толстый альвеолярный слой, под которым залегает тонкая эпиплазма (Серавин, Герасимова, 1979).

Наиболее подробные описания отдельных видов сем. Ophryoscolecidae появились позднее в работах Фёрнеса и Батлера (Furness, Butler, 1983; 1985 а, б). На основании анализа данных о тонком строении *Epidinium caudatum*, *Entodinium sp* и *Eudiplodinium maggii* можно заключить, что представители Ophryoscolecidae имеют сходное строение покровов. Цитоплазма разделена на экто- и эндоплазму, между которыми всегда выявляется фибриллярная граница (Furness, Butler, 1983). На поверхности плазматической мембраны есть развитый гликокаликс, под которым залегают слои из трёх мембран: первые две лежат вместе, за ними следует тонкий гомогенный слой, а под ним расположена последняя, внутренняя мембрана. Ниже залегает толстый гомогенный слой, имеющий гранулярное строение. Под ним расположены пучки продольных микротрубочек, которые могут располагаться в 1 (у некоторых видов рода *Entodinium*) или в два слоя. Между пучками микротрубочек имеются тонкие перегородки, септы, которые иногда имеют двухслойное строение. Под микротрубочками залегает толстый слой микрофиламентов, которые собраны в поперечные пучки. Верхние слои кортекса перфорированы порами, открытыми наружу. Единственным отклонением от этой схемы является наличие скелетных пластин в некоторых родах: их может быть несколько, как, например, у *Epidinium caudatum*, или всего одна, как у *Eudiplodinium maggii* (Furness, Butler, 1983a; 1985).

Таким образом, можно сделать вывод, что покровы изученных видов больше похожи на описание Грейна, т.к. эпиплазма является толстым гомогенным слоем. Тем не менее, в схеме Серавина и Герасимовой выделяется альвеолярный слой, который действительно может присутствовать у всех упомянутых видов в виде тонкого гомогенного слоя между первыми двумя мембранами и последней. Данная схема была предложена на основании изучения видов р. *Entodinium* (Серавин, Герасимова, 1979). Она хорошо отображает наличие филаментозного пласта под продольными микротрубочками, который на схеме Грейна вероятно был описан как пограничный слой. В действительности у Ophryoscolecidae толщина слоя волокон, образованных микрофиламентами, может в два раза превышать толщину слоя продольных микротрубочек.

Spirodiniidae

У *Cochliatoxum periachtum* в безресничных регионах в связи с плазматической мембраной выявляется тонкий слизистый слой, зернистый в некоторых участках (Senaud, Grain, 1972). Толстый слой эпиплазмы подстилается продольными микротрубочками. Под слоем микротрубочек обнаруживается электронноплотная субстанция, организованная в ламеллы, которые лежат плоскостями параллельно друг другу и присутствуют на протяжении всей клетки. Ламеллы имеют ширину 800 нм, толщину 80–100 нм и отстоят друг от друга на 70–90 нм (Корнилова, 2006 б). Ниже залегают кольцевые микрофибриллы.

У *Tripalmaria dogieli* поверхность клетки, лишенная ресничек, покрыта аморфным веществом неравномерной плотности, напоминающим слизистый слой у *Cochliatoxum periachtum*. Под мембраной располагается бесструктурный электронно-плотный слой эпиплазмы, под которым рядами залегают продольные микротрубочки (Wolska, 1978 а). На уровне микротрубочек имеется большое количество везикул. Глубже залегает электронно-плотная субстанция в виде сети: Вольская выделяет два элемента, столбцы и боковые ветви разных форм и толщины, отходящие от них. На протяжении большей части клетки “столбцы” сети параллельны друг другу, и она имеет регулярную структуру, которая утрачивается в задней части клетки. Под электронно-плотной сетью расположены кольцевые микрофибриллы, особенно заметные в областях с ресничками, где нет плотной сети и микротрубочек. Рядом с ними залегают безресничные кинетосомы, которые лежат в областях клетки без ресничек. Последний пласт микрофибрилл образует выраженную границу между экто- и эндоплазмой (Wolska, 1978 а).

У *Tetratoxum unifasciculatum* из того же семейства под пучками продольных микротрубочек также имеется электронно-плотная субстанция, но она организована иначе, в виде вытянутых столбцов, которые связаны между собой поперечными нитями (Wolska, 1980). Последние представляют собой тонкие перетяжки плотной субстанции, которые организованы в один слой и, как и столбцы, образуют регулярную структуру. Похожую организацию электронно-плотной субстанции имеют *Triadinium caudatum* и *Triadinium galea* (Wolska, 1981). У всех этих видов отмечено слабое развитие фибриллярной границы между экто- и эндоплазмой: она встречается в участках эктопласта с ядерным аппаратом и сократительными вакуолями, в других же местах эктоплазма отделена от эндоплазмы только везикулами ЭПР. По данным Вольской (Wolska, 1978б), у *Triadinium caudatum* цитоплазматическая мембрана в некоторых участках отходит от подстилающего её тонкого слоя эпиплазмы, однако эта морфологическая особенность может быть артефактом.

У видов рода *Spirodinium*, напротив, филаментозная граница между экто- и эндоплазмой выражена отчетливо на протяжении всей поверхности клетки (Wolska, 1985).

Покровы отличаются от других представителей семейства слабым развитием микротрубочек и сильным развитием кольцевых микрофибрилл. Последние могут собираться в пучки и образовывать плотный непрерывный слой. Остальные элементы покровов не отличаются от упомянутых выше. Наличие мощного слоя микрофиламентов обеспечивает видам рода *Spirodinium* способность к сокращению, что не характерно для других представителей сем. Spirodiniidae.

Таким образом, представители семейства Spirodiniidae имеют характерную особенность – наличие электронно-плотной субстанции, подстилающей продольные слои микротрубочек (Wolska, 1985). По мнению Вольской, плотная субстанция является аналогом скелетных пластин, делая клетку более прочной (Wolska, 1981). Из всех видов данного семейства наибольшее развитие плотная субстанция получает у *Cochliatoxum periachtum*, т. к. она образует ламеллы, глубоко уходящие в цитоплазму. У *Tripalmaria dogieli* есть одновременно две упрочняющие структуры: электронно-плотная сеть и скелетная пластина (Wolska, 1978 а). Остальные изученные виды имеют электронно-плотную субстанцию в виде столбцов и связующих их нитей. Вольская объясняет различное развитие электронно-плотной субстанции размерами клетки (табл. 1): чем крупнее тело, тем больше необходимость иметь поддерживающие структуры (Wolska, 1981).

Табл. 1. Размерные характеристики видов сем. *Spirodiniidae* и степень развития укрепляющих элементов

Минимальная и максимальная длина тела (мкм)	Укрепляющие элементы
<i>Cochliatoxum periachtum</i> (167-510)	Ламеллы электронно-плотной субстанции
<i>Tripalmaria dogieli</i> (123-210)	Скелетная пластина и сеть электронно-плотной субстанции
<i>Tetratoxum unifasciculatum</i> (91-179)	Столбцы электронно-плотной субстанции
<i>Spirodinium confusum</i> (73-131)	

<i>Triadinium caudatum</i> (58-118)	
<i>Triadinium galea</i> (45-96)	

Cycloposthiidae

Строение покровов Cycloposthiidae было изучено Грейном на примере вида *Cycloposthium bipalmatum* (Grain, 1966). Под цитоплазматической мембраной расположена кутикула³, под которой залегают продольные микротрубочки. Эктоплазма чётко отграничена от эндоплазмы двумя слоями хорошо различимых микрофибрилл. Между подкутикулярными микротрубочками и этой границей залегают скелетные пластины. Как было упомянуто выше, пластины у представителей данного семейства имеют вид ячеек, связанных между собой анастомозами (Стрелков, 1939). Пластины перфорированы порами разного размера, содержащими ЭПР. Важной особенностью этого вида является отсутствие кинетосом в областях без ресничек.

Таким образом, представители семейства Cycloposthiidae имеют один тип укрепляющих структур, скелетные пластины, залегающие в тех же участках эктоплазмы, что плотная субстанция у представителей семейства Spirodiniidae. По данным Грейна (Grain, 1966), больше всего сходств покровы Cycloposthiidae имеют с покровами Ophryoscolecidae.

Blepharocorythidae

Строение покровов Blepharocorythidae было изучено на примере *Blepharocorys uncinata* (Grain, 1966), *Circodinium minimum* (Wolska, 1979) и *Ochoterenaia appendiculata* (Wolska, 1979). Поверхность клетки *Blepharocorys uncinata* неоднородна и образует невысокие гребни, разделенные бороздами. В области борозд кутикула³ прилегает к цитоплазматической мембране, а в области гребней между кутикулой и мембраной есть небольшое пространство. Под кутикулой в два ряда расположены ряды продольный микротрубочек. Глубже расположена фибриллярная граница между экто- и эндоплазмой. У *Circodinium minimum* под цитоплазматической мембраной залегает тонкий слой эпиплазмы³, а за ним также в два ряда расположены продольные микротрубочки. Под слоем микротрубочек у *Circodinium minimum* расположен еле заметный слой кольцевых

³ При описании представителей сем. Blepharocorythidae и сем. Spirodiniidae Вольская называет электронно-плотный слой под мембраной эпиплазмой, а Грейн при описании сем. Cycloposthiidae и Blepharocorythidae ту же структуру называет кутикулой

микрофибрилл, под которыми изредка встречаются безресничные кинетосомы. В отличие от видов рода *Blepharocorys*, у *Circodinium minimum* нет чёткой границы между экто- и эндоплазмой.

Таким образом, покровы представителей Blepharocorythidae имеют много сходств как между собой, так и с другими инфузориями – трихостоматидами: наличие эпиплазмы, двойного слоя микротрубочек и микрофибрилл. Однако виды р. *Blepharocorys*, в отличие от видов р. *Circodinium* и р. *Ochoterenaia* имеют четкую фибриллярную границу между экто- и эндоплазмой. Также известно, что у видов данного рода слой эпиплазмы гораздо толще, чем у вышеупомянутых *Circodinium minimum* и *Ochoterenaia appendiculata*. Последние же отличаются от видов рода *Blepharocorys* наличием безресничных кинетосом.

Ни один представитель данного семейства не имеет скелетных элементов, описанных выше, однако можно предположить, что функцию упрочнения клетки берёт на себя кутикула (другими словами, утолщенная эпиплазма), которая у *Blepharocorys uncinata* занимает треть от общей толщины эктоплазмы. В рамках данного семейства более развитые покровы наблюдаются у видов р. *Blepharocorys*, что может быть обусловлено их более крупными размерами.

Buetschliidae

Строение покровов Buetschliidae было изучено Грейном (Grain, 1966) на примере видов *Alloiozona trizona*, *Didesmis quadrata* и *Polymorphella ampulla*. Характерной особенностью данного семейства является наличие эктоплазматических гребней, которые достигают наибольшей высоты в области вакуоли с конкрециями, т.е. рельеф поверхности клетки в разных частях неоднороден. Под цитоплазматической мембраной *Alloiozona trizona* расположены продольные микротрубочки, а под ними – одиночный ряд вакуолей. *Alloiozona trizona* имеет чётко выраженную фибриллярную границу между экто- и эндоплазмой. У *Didesmis quadrata* покровы устроены иначе: под цитоплазматической мембраной в два ряда залегают продольные микротрубочки, рядом с которыми расположены маленькие вакуоли. Между группами вакуолей встречаются ряды электронно-плотной субстанции, по своей структуре похожие на упрочняющие элементы Spirodiniidae, но отличные по форме. Под ними расположена тонкая фибриллярная граница между экто- и эндоплазмой (Grain, 1966).

Несмотря на нехватку данных о представителях данного семейства, можно выделить некоторые общие характеристики их покровов: неоднородный рельеф поверхности, наличие продольного слоя микротрубочек и фибриллярной границы между экто- и эндоплазмой.

Paraisotrichidae и Isotrichidae

В отличие от семейств, рассмотренных выше, для которых характерна выраженная редукция цилиатуры, представители семейств Paraisotrichidae и Isotrichidae полностью покрыты ресничками. Строение покровов этих инфузорий было изучено Грейном (Grain, 1966) на примере *Paraisotricha colpoidea*, *Paraisotricha minuta*, *Dasytricha sp* и *Isotricha sp*. Как и в случае с представителями отряда Entodiniomorphida, у представителей отряда Vestibuliferida цитоплазма разделена на экто- и эндоплазму, критерий разделения которых – наличие выраженной фибриллярной границы (Furness, Butler, 1983). Стоит отметить, что представители отряда Vestibuliferida имеют более толстую эктоплазму, чем представители отряда Entodiniomorphida. Например, у сходных по размеру *Paraisotricha colpoidea* и *Didesmis quadrata* толщина эктоплазмы – 1500 и 500 нм соответственно.

Представители рода *Isotricha* были изучены в работах Грейна (Grain, 1966), Серавина и Герасимовой (1981). *Isotricha intestinalis* имеет унитарную мембрану, под которой лежит неупорядоченный слой альвеол или вакуолей. У видов данного рода отсутствует эпиплазма. *Dasytricha sp* имеет похожее строение, но их вакуоли расположены в три или четыре ряда (Grain, 1966). Цитоплазма внутреннего слоя эктоплазмы у данных родов гомогенна. Виды рода *Paraisotricha* изучены более подробно: внешний слой эктоплазмы содержит кинетосомы, связанные с ним фибриллы и гранулы ЭПР, однако эктоплазма не содержит вакуолей, описанных выше. Внутренний слой гомогенный и отделён от внешнего гранулами, по размерам соответствующим рибосомам (Grain, 1966). Покровы *Paraisotricha sp* имеют складчатый рельеф (Корнилова, 2006а). Между экто- и эндоплазмой имеется фибриллярная граница.

Несмотря на отрывочность данных о тонком строении инфузорий отряда Vestibuliferida, можно отметить основные черты организации их покровов: наличие двухслойной эктоплазмы, наличие границы между экто- и эндоплазмой, отсутствие слоя продольных микротрубочек. Элементы кортекса Vestibuliferida, такие как пограничный филаментозный слой и дериваты кинетосом, напоминают таковые у Entodiniomorphida (Корнилова, 2006а). Исходя из того, что представители данной группы имеют сплошной ресничный покров, можно предположить, что функцию укрепления клетки у вестибулиферид берут на себя структуры, связанные с кинетосомами: постцилиарные, трансверсальные фибриллы и кинетодесмальные филаменты.

Таким образом, мы можем заключить, что у всех исследованных энтодиниоморфид покровы имеют общие черты строения: альвеолярный слой в виде тонкого гомогенного слоя, не всегда различимый на электронограммах, эпиплазма, продольный слой

микротрубочек, разные типы укрепляющих элементов и фибриллы, образующие границу между экто- и эндоплазмой.

Строение покровов некоторых семейств Entodiniomorpha согласуется с современными данными об их филогении, основанной на анализе генов 18S р-РНК. Например, на филогенетическом древе виды Spirodiniidae, для которых характерны наличие плотной субстанции в составе покровов, группируются вместе (Vd'acny, 2018). Стоит отметить, что вид *Tripalmaria dogieli*, который на основании морфологических данных (наличие скелетной пластины) включали в состав сем. Cycloposthiidae, на молекулярно-филогенетическом древе также группируется с представителями сем. Spirodiniidae, и при этом имеет сходное с представителями данной группы строение покровов. В семействе Ophryoscolecidae виды рода *Entodinium*, не имеющие скелетных элементов, группируются отдельно от остальных видов. Paraisotrichidae и Isotrichidae, имеющие много отличий в строении эктоплазмы, разделены на филогенетическом древе: виды рода *Paraisotricha* образует единую кладу с представителями семейства Buetschliidae (Vd'acny, 2018).

На основе анализа литературных данных автором были предложены схемы строения покровов некоторых семейств отряда Entodiniomorpha, которые отражают наличие укрепляющих элементов разных типов (рис. 7).

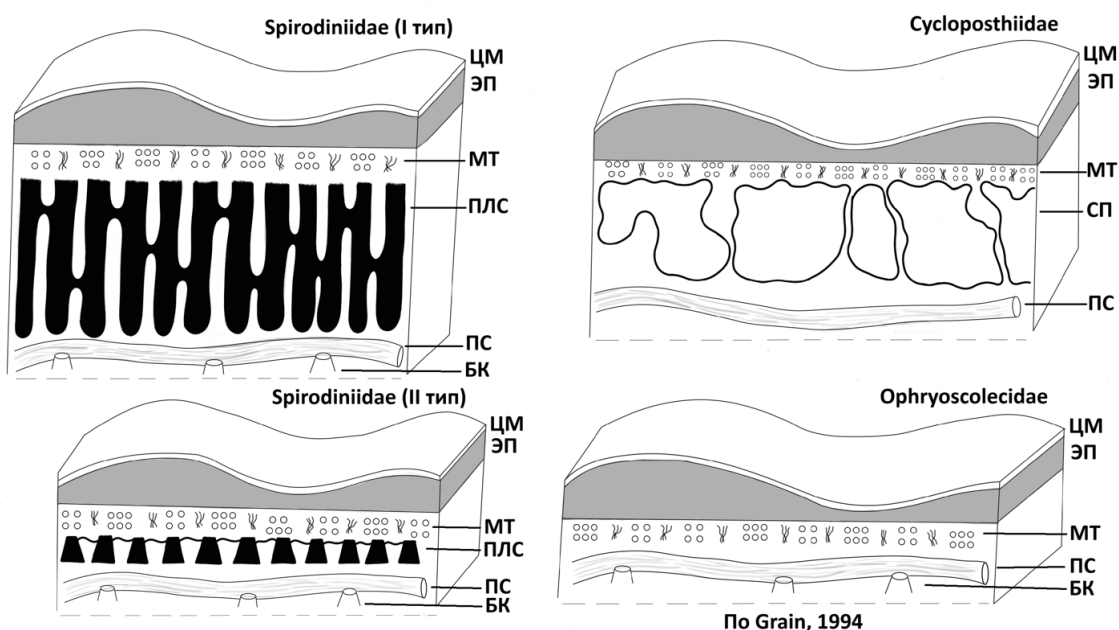


Рис. 7. Организация покровов некоторых семейств отряда Entodiniomorpha: Spirodiniidae (I тип) – от автора, Spirodiniidae (II тип) – от автора, Cycloposthiidae – от автора, Ophryoscolecidae – по Грейну (Grain, 1994). Обозначения: ЦМ – цитоплазматическая мембрана, ЭП – экиплазма, МТ – микротрубочки, СП – скелетные пластины, ПЛС – плотная субстанция, ПС – пограничный слой, БК – безресничные кинетосомы

Паралабиальный орган

Для энтодиниоморфид известна особая ресничная структура, “паралабиальный орган”, которая предположительно имеет сенсорную функцию (Bretschneider, 1962; Shrenk, Bardele, 1987). Он найден у некоторых видов семейств Ophryoscolecidae, Pseudoentodiniidae, Ditoxidae и Spirodiniidae (Fernandez-Galiano, 1958, 1959; Grain, 1994). Эта структура состоит из рядов ресничек в основании цитостома, сформированных одиночными или сдвоенными булавовидными ресничками (рис. 8). Продольные ряды ресничек разделены гребнями эктоплазмы. От кинетосом отходят мощные ретроцилиарные фибриллы.

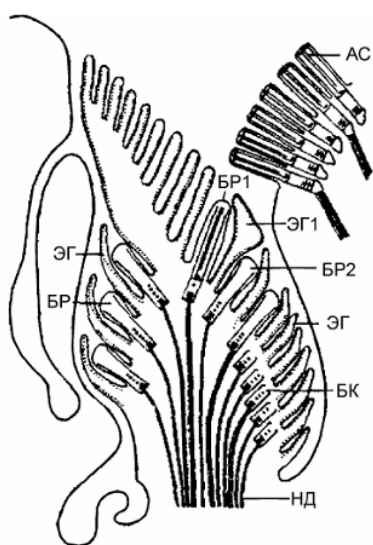


Рис. 8. Строение паралабиального органа (по Grain, 1994): ЭГ – эктоплазматический гребень (складка), ЭГ1 – увеличенный эктоплазматический гребень, БР – вентральная булавовидная ресничка (с аксонемой "9×2+0"), БР1 – апикальная булавовидная ресничка (с аксонемой "9×2+2"), БР2 – дорзальная булавовидная ресничка (с аксонемой "9×2+0"), БК – безресничная кинетосома, НД – немадесма, АС – адоральный синцилий

Гидрогеносомы

У многих эндобионтных инфузорий в цитоплазме обнаружены гидрогеносомы – органеллы, способные к образованию молекулярного водорода и АТФ (Müller, 1993). Гидрогеносомы окружены двойной мембраной, и у ряда видов имеют кристоподобные выросты (Hackstein et al., 2008). У эндобионтных инфузорий гидрогеносомы замещают энергетические функции митохондрий, родственных им по происхождению (Hausmann et al., 2003). Согласно современным представлениям, гидрогеносомы эндобионтных инфузорий являются дериватами митохондрий, принимая участие в энергетическом обмене клетки в отсутствие кислорода.

Метаболизм гидрогеносом был изучен у рубцовых инфузорий: представителей родов *Dasytricha*, *Isotricha*, *Epidinium* and *Eudiplodinium*. На сегодняшний день наиболее полно исследованы гидрогеносомы *Dasytricha ruminantium* (рис. 9), однако даже знания метаболизма этой инфузории далеки от полноты.

Многие инфузории из рубца используют в пищу целлюлозу и крахмал. Глюкоза – это основной моносахарид, высвобождаемый при деградации растительных полимеров, который может быть использован как субстрат для ферментации. Конечными продуктами метаболизма в гидрогеносомах являются водород, ацетат, лактат, бутират и

CO₂ (Yarlett et al. 1985; Ellis et al. 1991a–c). Соотношение этих продуктов определяется концентрацией водорода и углекислого газа в рубце. Рубцовые инфузории способны использовать кислород в качестве конечного акцептора электронов. Природа терминальной оксидазы до сих пор неизвестна, но цитохромы в этом процессе не участвуют.

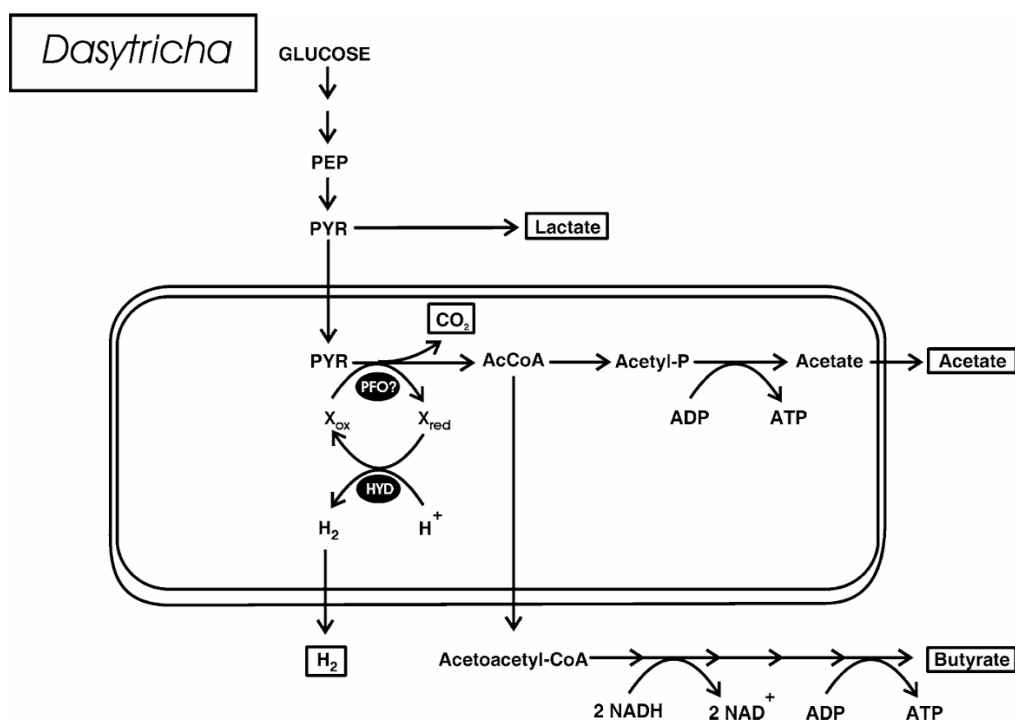


Рис. 9. Предположительные этапы метаболизма в гидрогеносомах у *Dasytricha sp* (по Ellis et al. 1991b)

В качестве субстрата *Dasytricha ruminantium* использует малат, в гидрогеносомах проходит полный биохимический цикл от малата через пируват до образования молекулярного водорода (Yarlett et al., 1981; Lloyd et al., 1989). Особенность биохимического цикла заключается в том, что обнаруженные в этих инфузориях ферменты сохраняют энергию тиоэфирной связи ацетил-КоА в виде АТФ по пути, характерному для анаэробных бактерий, но не для эукариот. Ацетил-КоА преобразуется в ацетилфосфат фосфотрансацетилазой. Этот фермент служит донором фосфила в реакции, сопровождающейся образованием ацетата и АТФ (Yarlett et al., 1982).

Другой особенностью рубцовых инфузорий является то, что гидрогеносомы производят короткоцепочечные жирные кислоты, например бутират, путем преобразования двух молекул ацетил-КоА. Для этой цели последний выводится за пределы гидрогеносом (Yarlett et al. 1985; Ellis et al. 1991a–c).

Гидрогеносомы инфузорий не были изучены так же детально, как у других организмов, т. к. их культивирование затруднено (Müller, 1993; Hackstein et al. 2001).

Известно, что у энтодиниоморфид гидрогеносомы в основном сосредоточены в районе ресничных полей (Корнилова и др., 2006а).

Вакуоль с конкрециями

Вакуоль с конкрециями (рис. 10) является структурой, характерной только для трихостоматид (Корнилова, 2006а). На сегодняшний день она встречается у представителей 27 родов 3 семейств (Buetschliidae, Paraisotrichidae, Polydiniellidae). Впервые эту структуру обнаружил Шуберг (Schuberg, 1888) и описал, как компактное скопление кристаллоидных гранул, заключенных в пузырек. Позднее Догель дал ей название “вакуоль с конкрециями” (Dogiel, 1929).

Догель предполагал, что вакуоль с конкрециями служит в качестве органа равновесия или “механорецепции”. Химически конкреции представляют собой соли кальция (Faure-Fremiet, 1957; Anderson, Dumont, 1966). Грейн (Grain, 1994) описал тонкое строение вакуоли с конкрециями (рис. 11). Известно, что компоненты вакуоли связаны с ресничками на её поверхности, а сами конкреции лежат в цитоплазме. Стенка вакуоли образована ретроцилиарными фибриллами, связанными с кинетосомами ресничек. Реснички располагаются между гребнями эктоплазмы. Функция вакуоли с конкрециями на данный момент неизвестна, однако для её осуществления нужны значительные энергозатраты, о чём говорит наличие большого количества гидрогеносом вокруг неё (Карпов, 2001; Hausmann et al., 2003).

В некоторых случаях конкреции могут свободно лежать в цитоплазме: это характерно для нескольких видов *Blepharocorythidae* (Wolska, 1979) и *Buetschliidae* (Grain, 1966)

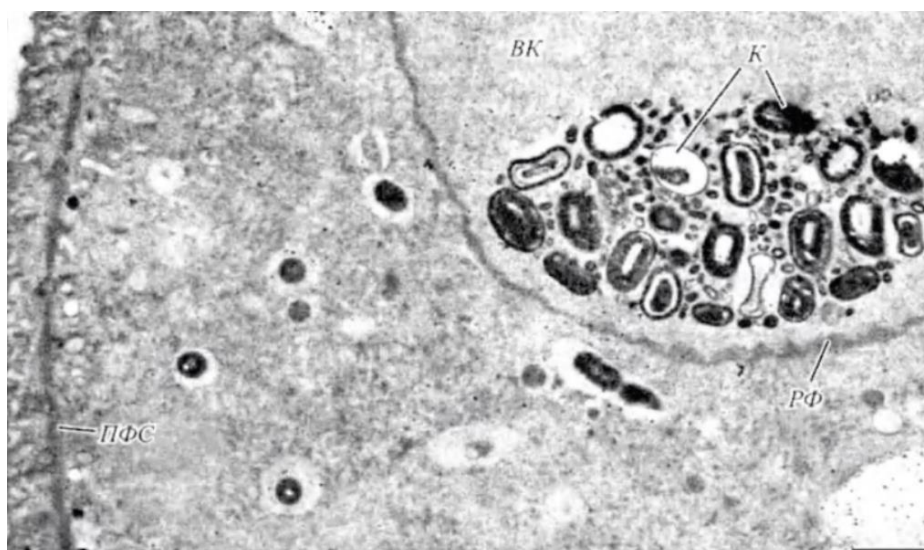


Рис. 10. Поперечный срез *Blepharoprosthium pireum* на уровне нижнего края вакуоли с конкрециями. ВК – вакуоль с конкрециями, К – конкреции, ПФС – пограничная фибриллярная система, РФ – ретроцилиарные фибриллы (по Корниловой и др., 2006б)

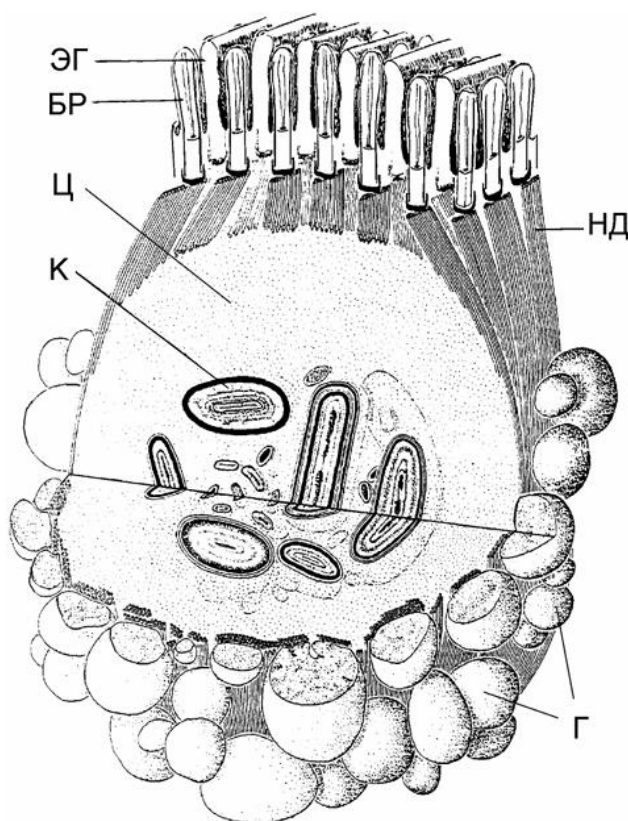


Рис. 11. Строение вакуоли с конкрециями у представителей сем. Buetschliidae (по Grain, 1994). К – конкреция, Ц – цитоплазма, НД – нематесма, БР – булабовидная ресничка, ЭГ – эктоплазматический гребень, Г – гидрогеносомы

Распространение эндобионтных инфузорий и их влияние на хозяина

На сегодняшний день открыто более двухсот видов инфузорий жвачных (Williams, Coleman, 1991) и около ста видов инфузорий из задней кишки лошади, слона и носорога (Adam, 1951; Hsiung, 1930; Ito et al., 2011; Obanda et al., 2007; Strelkov, 1939; Timoshenko, Imai, 1995; van Hoven et al., 1988). Кроме того, известны инфузории – эндобионты приматов, грызунов, птиц, рыб и некоторых беспозвоночных. Для многих видов хозяев характерна специфичность эндобионтной фауны несмотря на возможность обмена инфузориями (Корнилова, 2003а). Эта специфичность проявляется на уровне семейств: например, у эндобионтов задней кишки семейство Polydiniellidae приурочено к слонам, инфузории из семейства Spirodiniidae характерны для лошадей и носорогов, хозяева инфузорий из семейства Troglodyteliidae – человекообразные обезьяны. Исключением является семейство Cycloposthiidae, которое содержит инфузорий, встречающихся у различных хозяев – непарнокопытных (лошадей, зебр, носорогов, тапиров), хоботных, грызунов (капибар) и

парнокопытных (бегемотов) (van Hoven et al., 1988). Кроме того, недавно *Cycloposthium edentatum* был обнаружен у австралийских кенгуру (Strüder-Kypke et al., 2007).

Передача инфузорий от одной особи хозяина к другой у хиндгутных и форгутных инфузорий⁴ происходит по-разному. В первом случае молодые особи являются копрофагами, поэтому они заражаются инфузориями из фекалий матери или ближайших членов группы своего вида. У форгутных хозяев заражение происходит через содержимое жвачки, которую они отрыгивают, а затем слизывают, например, при питье воды. Таким образом, и молодые, и взрослые особи разных видов перекрестно заражаются (van Hoven et al., 1988).

У близкородственных таксонов хозяев фауна эндобионтов обычно сходна. Так, например, известно более 80 видов инфузорий – эндобионтов лошадиных, и подавляющее большинство из них не проявляет какой-либо специфичности относительно разных представителей рода *Equus*. Общность эндобионтной фауны лошадиных может говорить, с одной стороны, о степени близкого родства хозяев, с другой – об общих местах обитания (Корнилова, 1987, 2001, 2002). Среди непарнокопытных лошадиные также являются наиболее изученными в качестве хозяев инфузорий.

Роль инфузорий в системе взаимоотношений «эндобионт-хозяин» изучена не до конца. Трихостоматиды, обитающие в рубце, всегда были интересны для изучения в целях оптимизации эффективности питания хозяина (Newbold et al., 2015). По результатам исследований функций роли отдельных видов эндобионтов как одной из составляющих микробных сообществ рубца было выяснено, что некоторые инфузории благотворно влияют на расщепление и усвоение трудно перевариваемых компонентов кормов (Youssef, Allen, 1968). С другой стороны, часть исследователей рассматривает инфузорий из рубца жвачных как комменсалов, не принимающих участия в процессе пищеварения (Coleman, 1963; Jouany, Thivend, 1982).

Инфузории из кишечника лошадиных являются предметом больших споров. Например, Стрелков (1939) считает этих инфузорий патогенными для организма хозяина, но не приводит доказательств. Ещё несколько исследователей имеют похожую точку зрения (Kirkpatrick, Saik, 1988; French et al., 1996). Ряд авторов утверждают, что инфузории из кишечника являются комменсалами (Matthes, 1985), но другие рассматривают их как мутуалистов. Эти инфузории предположительно участвуют в переваривании и усвоении клетчатки в слепой и толстой кишках лошади (Двойнос, Кутимов, 1976), а также перемешивают пищевые массы в слепой кишке (Гассовский, 1919).

⁴ Хиндгутные эндобионтные инфузории населяют слепую и толстую кишку, а форгутные – преджелудки

Трихостоматиды представляют интерес для изучения процессов метаногенеза, т. к. многие из них находятся в симбиотических отношениях с метаногенными археями (Embley et al., 2003). Во время ферментации съеденной клетчатки некоторые трихостоматиды образуют большое количество водорода, создающегося в их гидрогеносомах, обеспечивая идеальные условия для метаногенных бактерий (Yarlett et al., 1984). Считается, что до 60 % процентов выбросов метана в земную атмосферу связано с инфузориями-эндобионтами жвачных и метаногенными прокариотами (Malmuthuge, Guan, 2017).

Интересно, что наличие инфузорий в кишечнике хозяина необязательно для его выживания (Moon-van der Staay et al., 2014). «Дефаунированные» животные, т. е. те, у которых фауна инфузорий была удалена экспериментально, чувствуют себя нормально в лабораторных условиях. Более того, содержание животных в неволе, одомашнивание и специальный корм влияют на состав инфузорий внутри ЖКТ хозяина (Kittelmann, Janssen, 2011). У некоторых зебр и слонов, обитающих в зоопарках, не было обнаружено эндобионтных инфузорий (Moon-van der Staay et al., 2014), что авторы связывают фактом длительной изоляции.

Изучение хозяина, особенностей его распространения, пищевого и социального поведения является неотъемлемой частью изучения эндобионтов инфузорий. Однако в мировой литературе хозяину почти не уделяется внимание. Были подробно изучены особенности пищевого и социального поведения кулана, оказывающие влияние на распространение его эндобионтных инфузорий (Корнилова, 2006а). В данной работе будет дан обзор по истории и биологии вида *Equus ferus przewalskii*, данные о котором немногочисленны.

История и особенности биологии *Equus ferus przewalskii*

Лошадь Пржевальского была обнаружена в Монголии в 1879 году русским исследователем Николаем Пржевальским (Климов, 1990). После этого европейцами было организовано несколько кампаний по добыче молодых особей лошадей Пржевальского для их размножения в зоопарках. Чтобы привезти молодых жеребят, нужно было убить всю семейную группу, так как кобылы и жеребцы яростно защищали своё потомство. С 1899 по 1904 год в Россию были привезены 14 жеребят лошади Пржевальского, в западную Европу – 39 (Климов, 1990). Сокращение численности лошадей Пржевальского началось зимой 1944 г., когда из-за летней засухи многие семьи потеряли свой скот и были вынуждены охотиться (Рожнов, 2011). В последний раз дикие лошади Пржевальского встречались в естественной среде обитания в 1968 году (ТАКН Association, 1990). Эти лошади, вероятно, были генетически смешаны с полудикими домашними лошадьми и утратили свои первоначальные черты. Только 11 особей, завезенных в начале века, составляют основу

генофонда большей части нынешней популяции. В 1947 из Монголии в зоопарк “Аскания-Нова” были доставлены две дикие кобылы, и это дало начало ещё одной линии (Климов, 1990).

Численность лошадей, содержащихся в неволе, начала расти только в 60-е годы XX века. Насчитывая всего 59 особей к началу 1960 г., на данный момент более 800 лошадей населяют зоопарки и особо охраняемые природные территории по всему миру. Существует международный проект по сохранению лошадей Пржевальского (Swaringen et al. 1997). Была создана международная племенная книга, в которой ведётся учёт родословной всех оставшихся лошадей. Это позволяет оптимизировать скрещивание внутри популяции и уменьшить вероятность инбридинга. В 1990-е годы было запущено несколько проектов по реинтродукции лошади Пржевальского, один в Китае и два в Монголии. В настоящее время лошади Пржевальского населяют зоопарки и заповедники. В международной красной книге МСОП лошадь Пржевальского обозначена как вид, находящийся под угрозой исчезновения (ТАКН Association, 1990).

Лошадь Пржевальского населяла травянистые пустыни и равнины Западной Монголии (Volf, 1990). Этот вид, как и все лошадиные, является социальным. Семейная группа лошадей Пржевальского состоит из нескольких самок и самца, возглавляющего постоянную группу, т. н. гарем. Также есть группы холостяков, состоящие только из самцов. Они появляются из-за того, что вожак семейной группы изгоняет молодых жеребцов из стада (Denver Zoo, 1997). Лошадь Пржевальского относится к нетерриториальным видам лошадиных: это означает, гаремный жеребец оберегает своих кобыл и изгоняет половозрелых самцов, но постоянную территорию не охраняет.

Копрофагия является основным способом передачи инфузорий у лошадиных (Корнилова, 2006а). Известно, что уже через неделю после рождения жеребенок начинает обнюхивать, а затем поедать фекалии своей матери (Климов, 1990). Таким образом лошади приобретают кишечную микрофауну, необходимую для пищеварения. В дальнейшем копрофагия может проявляться и у взрослых особей: в критические периоды при отсутствии пищи лошади поедают полупереваренные массы собственных фекалий. Однако можно предположить, что фауна микроорганизмов передаётся и другими путями.

Особое внимание следует уделить общению лошадей с помощью запахов. Известно, что на различных участках тела лошади имеются запаховые железы, и секрет этих желез меняется в зависимости от физиологического состояния (Климов, 1990). Запах тела, фекалий и мочи имеет определенную информацию для членов социальной группы. Например, по запаху фекалий жеребец ищет самку для спаривания, или может обнаружить,

что данная территория уже занята жеребцом другого гарема. Фекальные “метки” упрощают коммуникацию на территории, где одновременно обитает несколько групп лошадей.

Одним из важнейших средств коммуникации является груминг – выкусывание участков тела другой лошади. Чаще всего груминг можно наблюдать у лошадей во время линьки или длительных передвижений (Климов, 1990). Взаимное выкусывание помогает наладить мирный контакт между лошадьми внутри одной социальной группы. Данный ритуал характерен для матери и жеребёнка или для лошадей, стоящих на равных позициях в иерархии.

Валяние и купание – это две формы поведения, которые также стоит рассмотреть при изучении возможных способов передачи фауны симбионтов у лошадей Пржевальского. Из-за климатических особенностей степи лошади используют пылевые “ванны” – выбитые копытами участки, которые наполнены пылью или грязью (Климов, 1990). Также лошади могут валяться в траве, болоте или водоёме. Стоит отметить, что среди всех возможных форм передачи микроорганизмов валяние является наименее вероятной, так как лошади создают пылевые “ванны” на участках, где фекалии отсутствуют. На пастбище лошади также выбирают для дефекации те участки, где они не кормятся. Известно, что у жвачных совместный водопой также способствует обмену инфузориями (Корнилова, 2006а), но для лошадей Пржевальского, по-видимому, это не характерно.

Таким образом, основным способом передачи кишечной микрофауны является копрофагия, которая наиболее выражена у жеребят. К вспомогательным способам передачи можно отнести случайное заглатывание частей фекалий во время груминга или обнюхивания фекалий. Валяние и купание – возможный, но наименее вероятный способ передачи, т. к. лошади оставляют фекалии в специальных местах (Климов, 1990).

Физико-географические и экологические характеристики Оренбургского заповедника

В 2015 г. на территории России в Оренбургском заповеднике на участке “Предуральская степь” площадью 16,538 га был создан центр реинтродукции лошади Пржевальского. Целью данной программы стало формирование вольной популяции вида в пределах исторического ареала и его использование в качестве объекта экологического туризма (Бакирова, Жарких, 2015а). На территории заповедника были построены загоны, помещения для проведения ветеринарных мероприятий и кордон для сотрудников. Акклиматизационные загоны площадью 45 га были созданы на участках с естественной степной растительностью. Первые лошади Пржевальского, привезенные из французского полурезервата Ле Виллар, год проживали в загонах под присмотром сотрудников, после чего были выпущены на территорию заповедника. Следующий завоз лошадей из

венгерского национального парка Хортобадь был осуществлен годом позже. На данный момент на территории проживает 108 лошадей. Часть из них на постоянной основе содержится в загонах с целью изучения поведения вида и проведения экскурсий (Бакирова, Жарких, 2015а).

Участок заповедника “Предуральская степь” находится на стыке Беляевского и Акбулакского районов Оренбургской области. Рельеф представляет собой холмистую равнину, для которой характерны невысокие холмы и увалы с мягкими очертаниями. Основная гидрологическая сеть – долина (дол) Карагач, которая относится к бассейну р. Урта-Буртя. В северо-западной и южной части находятся доли Сазан и Колубай, принадлежащие к бассейну р. Буртя. Доли на этой территории неглубокие и не несут глубоко врезанного русла. Для территории характерен континентальный климат с холодной зимой, жарким летом, быстрым переходом от зимы к лету, недостаточностью выпадения осадков, сухостью воздуха и обилием инсоляции в течение весенне-летнего сезона. В течение всего года держится ветреная погода. Весной и летом наблюдаются суховейные ветры. На территории отмечены устойчивые весенне-летние засухи (Бакирова, 2019б).

Почвенный покров представлен южными черноземами. На данный момент на территории описано 377 видов сосудистых растений, относящихся к 216 родам 57 семейств. Самые многочисленные виды растений – это сложноцветные, злаки и бобовые, за ними – крестоцветные и розоцветные. Видами-доминантами в растительных сообществах являются злаки, среди которых особую роль играет род ковыль (*Stipa*) и род полынь (*Artemisia*) из семейства сложноцветных (Бакирова, 2019б).

На водораздельных поверхностях широко встречаются красноковыльные степи с доминированием ковыля Залесского (*Stipa zalesskii*), которые характеризуются большим видовым разнообразием и сложной структурой. Такие степи произрастают в восточной и северо-восточной частях территории. Также в юго-западной части распространены степные сообщества с доминированием ковылка (*Stipa lessingiana*), которые приурочены к почвам с высоким содержанием карбонатов. В верхней части склонов на щебенчатых черноземах встречаются овсецовые степи с доминированием овсеца пустынного (*Helictotrichon desertorum*). Для юго-востока территории характерны псаммофитные степи с доминированием ковыля перистого (*Stipa pennata*). На солонцеватых и щебнистых почвах встречаются типчаковые и мохнаторудницево-овсяные степи, для которых доминантами являются типчак (*Festuca valesiaca*) и грудница (*Galatella villosa*, *G. tatarica*). На участках степей с преобладанием равнин и увалов в условиях повышенной влажности встречаются степи с доминированием мятлика степного (*Poa transbaicalica*). В местах с засолением почв отмечены галофитные степи, где в сообществах доминирует полынь селитряная (*Artemisia*

nitrosa), грудница татарская (*Galatella tatarica*) или бескильница (*Puccinellia distans*). Особую роль в степных сообществах играют кустарники: бобовник (*Amygdalus nana*), раkitник (*Chamaecytisus ruthenicus*), степная вишня (*Cerasus fruticosa*), спирея городчатая и зверобоелистная (*Spiraea crenata*, *S. hypericifolia*) (Бакирова, 2019б).

Таким образом, территория центра реинтродукции представлена участками типичной ковыльной степи с холмисто-увалистыми ландшафтами.

Популяция лошадей Пржевальского на территории Оренбургского заповедника

В 2024 г. на территории центра реинтродукции проживает 108 особей. Популяция имеет социальную структуру, характерную для данного вида: она состоит из гаремных и холостяковых групп. Самки и неполовозрелые самцы образуют гарем, во главе которого стоит половозрелый самец – гаремный жеребец. Холостяковая группа, состоящая только из половозрелых самцов, образуется по причине того, что гаремный жеребец изгоняет других самцов при достижении ими 2–3-летнего возраста, как только они начинают проявлять паттерны полового поведения в адрес кобыл. Смена гаремного жеребца на данной территории происходит раз в 2–3 года, и это влечёт за собой значительные изменения в составе гарема. Помимо гаремов и холостяковых групп несколько особей ведут одиночный образ жизни. Социальные группы привязаны к определенной территории не больше 4–6 месяцев, после чего лошади ищут новый участок выпаса. В зимний период раз в неделю осуществляется подкормка лошадей сеном.

Помимо лошадей на вольном выпасе несколько лошадей содержатся в двух загонах на протяжении двух с половиной лет. Площадь каждого акклиматизационного загона составляет 45 га. Здесь социальная структура иная: небольшая холостяковая группа (4 особи) в первом загоне и кобыла с жеребцом во втором. В загонах лошади подкармливаются гораздо чаще: в туристический сезон (с мая по середину октября) – 4 дня в неделю по два раза в день; в зимний сезон – 1 раз в два дня.

Случаи копрофагии между взрослыми лошадьми на этой территории не зарегистрированы. Гаремный жеребец периодически обнюхивает фекалии кобыл своей группы, чтобы контролировать их половой статус. Также периодически наблюдается фекальный ритуал: жеребцы обнюхивают фекалии друг друга, проявляя демонстративную агрессию.

Материалы и методы

Для данного исследования в августе 2024 г. были отобраны фекальные пробы *Equus ferus przewalskii* (8 самок, 6 самцов) на участке “Предуральская степь” Оренбургского заповедника (рис. 12), а также 2 фекальные пробы от самок *Equus caballus* в селе Карповка, расположенном в той же местности. Пробы имеют две этикетки – наружную (спиртовой маркер) и внутреннюю (карандаш).

Фиксация проводилась в альдофиксе – отечественном аналоге раствора формальдегида (производитель – “Новохим”). Соотношение пробы к фиксатору – 1:4, пробы хранились в темноте при комнатной температуре. Определение производилось на основе морфологических данных, основные критерии – размеры клетки, строение ресничного покрова, форма и положение макронуклеуса; дополнительные критерии – наличие и форма скелетных пластин, наличие конкрементной вакуоли. Для определения была использована методическая литература (Корнилова, 2003б). Светомикроскопические исследования и микрофотографирование проводили с использованием микроскопов Leica DM500 и Leica DM2500, оснащенного дифференциальным интерференционным контрастом и цифровой камерой Leica DFC495 (8.0MP). Для создания контрастного изображения были использованы две призмы Номарского, а также поляризатор света. Съёмка производилась с помощью цифровой камеры в режиме реального времени с помощью программы Tourview.



При названиях населенных пунктов указана численность населения

Рис. 12. Карта участка Оренбургского заповедника “Предуральская степь” (по Бакировой, Жарких, 2015а)

Первичная обработка данных по видовому составу выполнена в программе Excel. Общее количество инфузорий в пробах *Equus ferus przewalskii* было подсчитано по методу калиброванной капли (100 мкл). Для минимизации погрешности было взято три повторности, затем было взято среднее значение. Для попарного сравнения биоразнообразия между матерью и жеребёнком был использован индекс Жаккара.

Дальнейшая обработка результатов была выполнена с использованием функций языка (R Core Team, 2024): пакетов *vegan* (Oksanen et al., 2024), *ggplot2* (Н. Wickham, 2016), *factoextra* (Kassambara, Mundt, 2020). Для проверки различий общего кол-ва инфузорий у вольнопасущихся и загонных лошадей был использован t-тест Уэлча. Для визуализации различий видового состава инфузорий у разных лошадей было использовано неметрическое многомерное шкалирование – nMDS (Shepard, 1962). Для тестирования гипотезы о различиях видового состава инфузорий лошадей по двум факторам, содержание и происхождение, был использован тест permANOVA (Anderson, 2001). Для визуализации различий между отдельными особями *Equus ferus przewalskii* и *Equus caballus* на одной территории, а также между разными представителями семейства Equidae были построены дендрограммы по методу отдаленного соседа, для построения матрицы расстояний был взят индекс Жаккара.

Для электронномикроскопических исследований и получения полутонких срезов 3 фекальные пробы были зафиксированы в 5%-ном растворе глутаральдегида в соотношении 1:1. Фиксированные пробы доставляли в лабораторию на холоду и хранили в холодильнике. Клетки инфузорий отмывали от фиксатора в воде и помещали в 2.5%-ный раствор глутаральдегида на 0.1 М какодилатном буфере (pH 7.2 или 7.4). Затем материал пост-фиксировали 1- или 1.25%-ным OSO₄ в 0.1 М какодилатном буфере (1 ч., 0 °C), обезвоживали в спиртах и пропиленоксиде и заключали инфузорий (поштучно) в смесь аралдита с эпоном. Ультратонкие и полутонкие срезы получали на ультрамикротоме Leica. Далее ультратонкие срезы контрастировали 1% раствором уранилацетата на 70° спирте (15 мин) и цитратом свинца (5 мин.) и изучали в электронном микроскопе Morgagni 268 (FEI, Netherlands). Полутонкие срезы окрашивали 1% метиленовым синим в смеси с 1% бурой в соотношении 1:1 и изучали с использованием светового микроскопа Leica DM2500.

Результаты

Видовой состав *Equus ferus przewalskii* и *Equus caballus*

В фекальных пробах лошади Пржевальского был обнаружен 21 вид инфузорий, относящихся к 11 родам, 5 семействам, 2 отрядам, 1 классу (рис.13, рис. 14). Ниже приведен список найденных видов в пределах класса Litostomatea (по Lynn, Small, 2008).

Тип CILIOPHORA Doflein, 1901

Подтип INTRAMACRONUCLEATA Lynn, 1996

Класс LITOSTOMATEA Small & Lynn, 1981

Подкласс Trichostomatia Butschli, 1889

Отряд Vestibuliferida Puytorac et al., 1974

Семейство Paraisotrichidae Cunha, 1917

- *Paraisotricha* Fiorentini, 1890

Paraisotricha colpoidea Fiorentini, 1890

Paraisotricha minuta Hsiung, 1930

Отряд Entodiniomorphida Reichenow in Doflein & Reichenow, 1929

Подотряд Archistomatina Puytorac et al., 1974

Семейство Buetschliidae Poche, 1913

- *Bundleia* Cunha & Muniz, 1928

Bundleia nana Strelk., 1939

Bundleia inflata Strelk., 1939

Bundleia postciliata Bundle, 1895

Bundleia dolichosoma Strelk., 1939

- *Didesmis* Fiorentini, 1890

Didesmis quadrata Fiorent., 1890

- *Holophryoides* Gassovsky, 1918

Holophryoides macrotrycha Strelk., 1939

- *Polymorphella* Corliss, 1960

Polymorphella ampulla Dogiel, 1929

- *Fiorentinus* Jankowski, 1986

Fiorentinus ovalis Fiorent., 1890

Подотряд Blepharocorythina Wolska, 1971

Семейство Blepharocorythidae Hsiung, 1929

- *Blepharocorys* Bundle, 1895

Blepharocorys curvigula Gass. 1918

Blepharocorys microcorys Gass., 1918

Blepharocorys angusta Gass., 1918

Blepharocorys jubata Bundle, 1895

- *Circodinium* Wolska, 1971

Circodinium minimum Gass., 1918

Подотряд Entodiniomorphina Reichenow in Doflein & Reichenow, 1929

Семейство Cycloposthiidae Poche, 1913

- *Cycloposthium* Bundle, 1895

Cycloposthium edentatum Strelk., 1928

Cycloposthium bipalmatum Fiorent., 1890

Семейство Spirodiniidae Strelkow, 1939

- *Spirodinium* Fiorentini, 1890

Spirodinium confusum Hsiung., 1935

- *Tetratoxum* Gassovsky, 1918

Tetratoxum parvum Hsiung, 1930

Tetratoxum unifasciculatum Fiorent., 1890

- *Triadinium* Fiorentini, 1890

Triadinium caudatum Fiorent., 1890

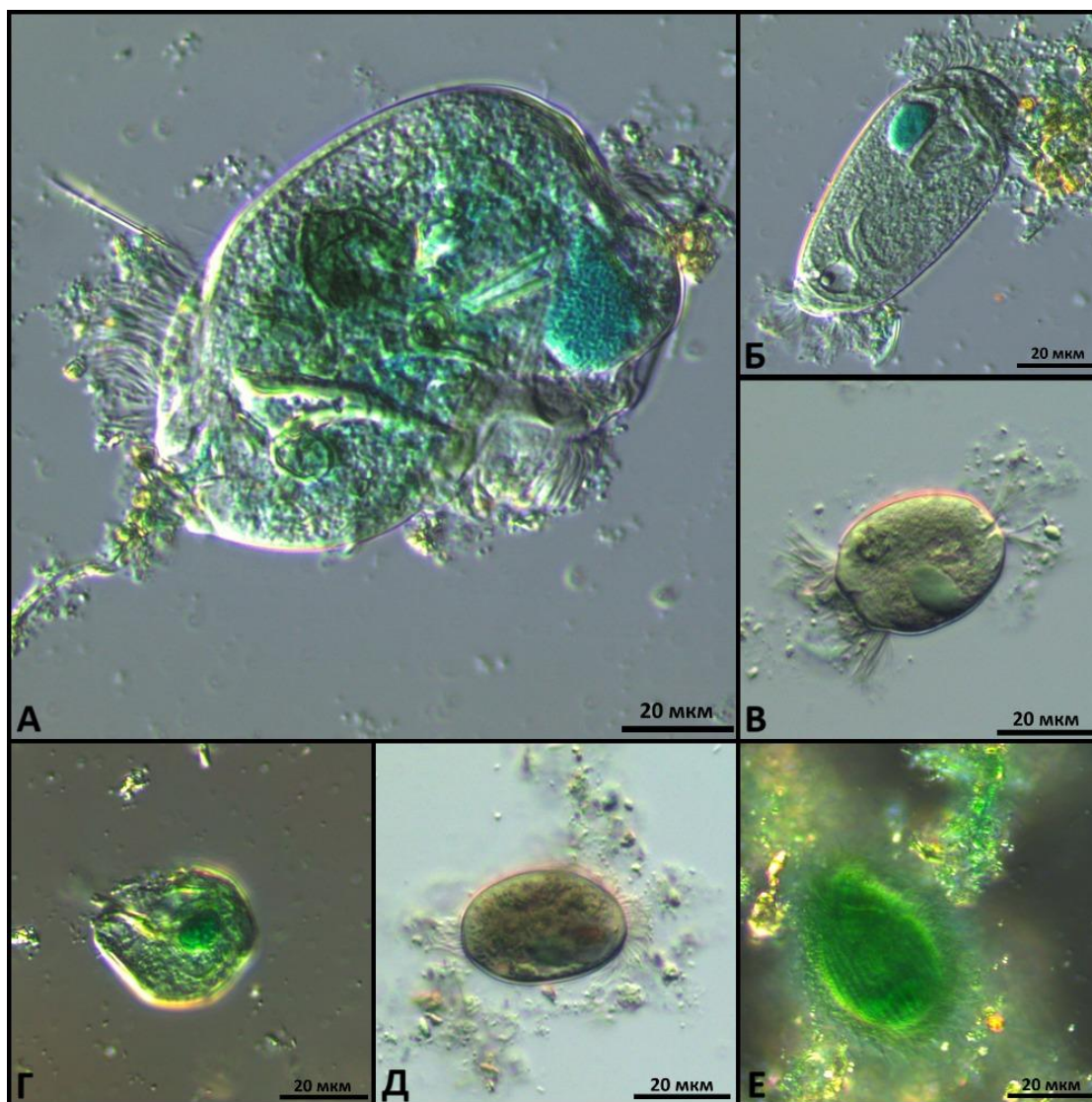


Рис. 13. Эндобионтные инфузории, обнаруженные в пробах фекалий *Equus ferus przewalskii*. А – *Triadinium caudatum*, Б – *Blepharocorys curvigula*, В – *Bundleia inflata*, Г – *Circodinium minimum*, Д – *Fiorentinus ovalis*, Е – *Paraisotricha colpoidea*. Контраст Номарского

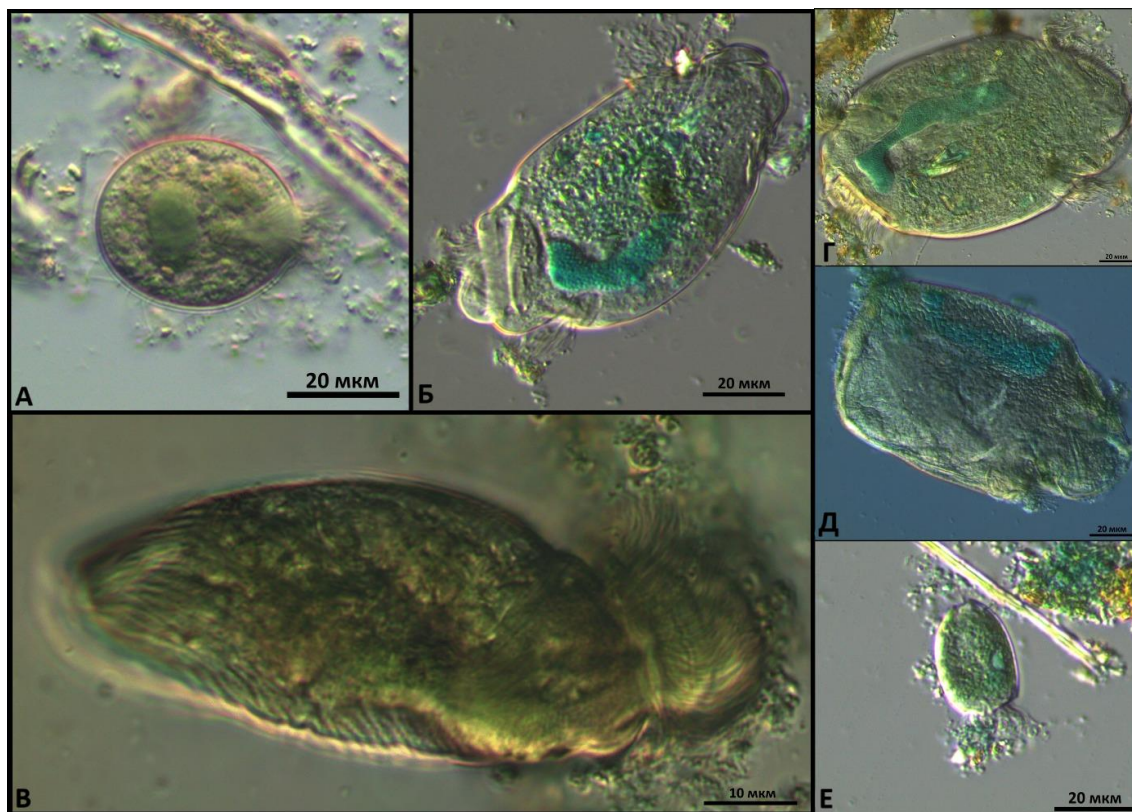


Рис. 14. . Эндобионтные инфузории, обнаруженные в пробах фекалий *Equus ferus przewalskii* (продолжение). А – *Holophryoides macrotrycha*, Б – *Tetratoxum parvum*, В – *Spirodinium confusum*, Г – *Tetratoxum unifasciculatum*, Д – *Cycloposthium edentatum*, Е – *Bundleia nana*. Контраст Номарского

В фекальных пробах домашней лошади было обнаружено 16 видов инфузорий, относящихся к 11 родам, 5 семействам, 2 отрядам, 2 классам. Ниже приведен список найденных видов в пределах класса Litostomatea и класса Phyllopharyngea (по Lynn, Small, 2008).

Тип CILIOPHORA Doflein, 1901

Подтип INTRAMACRONUCLEATA Lynn, 1996

Класс LITOSTOMATEA Small & Lynn, 1981

Подкласс Trichostomatia Butschli, 1889

Отряд Entodiniomorphida Reichenow in Doflein & Reichenow, 1929

Подотряд Archistomatina Puytorac et al., 1974

Семейство Buetschliidae Poche, 1913

- *Bundleia* Cunha & Muniz, 1928

Bundleia nana Strelk., 1939

Bundleia inflata Strelk., 1939

Bundleia postciliata Bundle, 1895

Bundleia dolichosoma Strelk., 1939

- *Didesmis* Fiorentini, 1890

Didesmis quadrata Fiorent., 1890

- *Fiorentinus* Jankowski, 1986

Fiorentinus ovalis Fiorent., 1890

Подотряд Blepharocorythina Wolska, 1971

Семейство Blepharocorythidae Hsiung, 1929

- *Blepharocorys* Bundle, 1895

Blepharocorys curvigula Gass. 1918

Blepharocorys microcorys Gass., 1918

Blepharocorys angusta Gass., 1918

- *Circodinium* Wolska, 1971

Circodinium minimum Gass., 1918

Подотряд Entodiniomorphina Reichenow in Doflein & Reichenow, 1929

Семейство Cycloposthiidae Poche, 1913

- *Cycloposthium* Bundle, 1895

Cycloposthium edentatum Strelk., 1928

- *Tripalmaria* Gassovsky, 1919

Tripalmaria dogieli Gassovsky, 1919

Семейство Spirodiniidae Strelkow, 1939

- *Spirodinium* Fiorentini, 1890

Spirodinium confusum Hsiung., 1935

- *Tetratoxum* Gassovsky, 1918

Tetratoxum parvum Hsiung, 1930

- *Triadinium* Fiorentini, 1890

Triadinium caudatum Fiorent., 1890

Класс PHYLLOPHARYNGEA de Puytorac et al., 1974

Подкласс Suctoria Claparède & Lachmann, 1858

Отряд Exogenida Collin, 1912

Семейство Allantosomatidae Jankowski, 1967

Allantosoma Gassovsky, 1919

- *Allantosoma* Gassovsky, 1919

Allantosoma intestinalis Gassovsky, 1918

Сравнение трёх проб

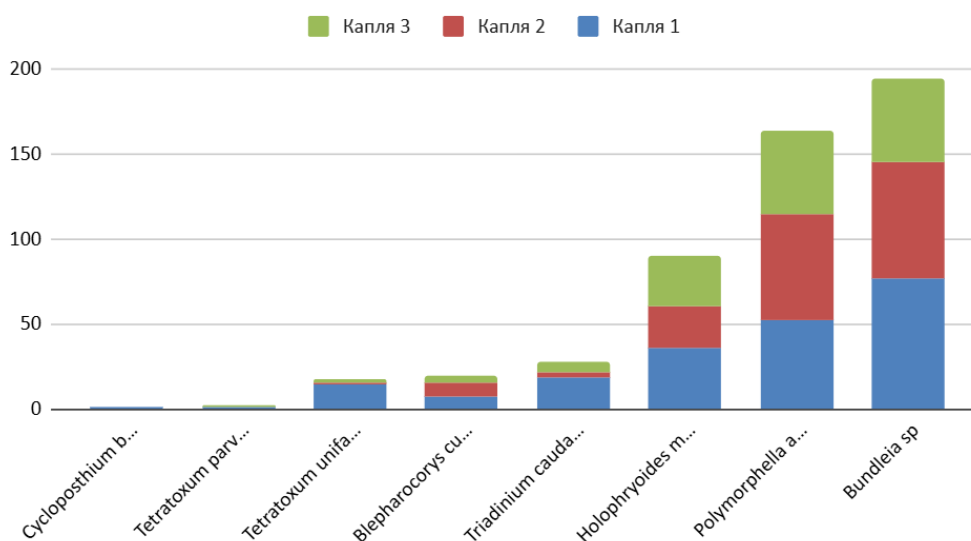


Рис. 15 Подсчёт кол-ва клеток инфузорий в пробе по методу калиброванной капли

Было подсчитано кол-во видов в пробе у каждой особи лошади Пржевальского в трех каплях (рис. 15). Среднее количество клеток, подсчитанных по методу калиброванной капли, составляет 24 и 359 у загонных и вольнопасущихся лошадей Пржевальского соответственно. Кол-во видов в пробе было подсчитано в трёх каплях, далее общее кол-во клеток усреднялось. По результатам теста Уэлча общее кол-во инфузорий в фекальных пробах у загонных лошадей отличается от вольнопасущихся ($t = -3.03$, $df = 10$, $p\text{-value} = 0.01$). Ординация nMDS (stress = 0.11), основанная на матрице наличия или отсутствия видов в пробе, показала облако точек, соответствующее вольнопасущимся особям (рис. 15). В ходе проверки гипотезы о различии видового состава по двум факторам, происхождение и содержание, с помощью perMANOVA было выявлено различие (рис. 16) между вольнопасущимися и загонными лошадьми ($p\text{-value} = 0.03458$) и не выявлено различий (рис. 17) между лошадьми разного происхождения (0.2653). Индекс Жаккара, вычисленный попарно между матерью и жеребёнком, составляет 0.80 и 0.71 у пар “Филипп-Рица” и “Аржаан-Олива” соответственно.

На полученной дендрограмме (рис. 18) особи лошадей Пржевальского и особи домашних лошадей, которые обитают изолированно на одном участке территории, группируются отдельно. В частности, у особей домашних лошадей из села Карповка не были выявлены виды *Cycloposthium bipalmatum*, *Tetratoxum unifasciculatum*, *Holophryoides macrotricha*, *Polymorphella ampulla*, которые в больших количествах обнаружены в пробах лошади Пржевальского.

На другой дендрограмме (рис. 19), визуализирующей отличия между видовым составом эндобионтной фауны *Equus ferus przewalskii* из разных географических точек и другими представителями рода *Equus*, лошадь Пржевальского не образует отдельную группу.

Лошадь Пржевальского из заповедника Аскания-Нова (EprzhAN) кластеризуется вместе с бурчелловой зеброй (EquachAN) и куланом из того же местообитания (Kulan AN), с куланом из Капчагайского заказника и зоопарка Алма-Аты (Kulan K, Kulan AZ), а также с домашней лошастью из Бразилии (Ecab Brasil).

Лошадь Пржевальского из Оренбургского заповедника (EprzhOR) кластеризуется вместе с бурчелловой зеброй из Ростовского зоопарка (EquachRZ), киангом (Kiang) из Московского зоопарка и домашней лошастью из Турции (Ecab Turkey).

Лошадь Пржевальского из Ростовского зоопарка (EprzhRZ) кластеризуется вместе с куланом из Ростовского зоопарка (EquachRZ), зеброй Чапмани и бурчелловой зеброй из зоопарков Старого Оскола и Владивостока (EquachSZ, EquaburVZ) и домашней лошастью с Кипра (Ecab Cyprus).

Лошадь Пржевальского из Московского зоопарка (EprzhMZ) кластеризуется вместе с куланом из Ленинградского зоопарка (Kulan LZ).

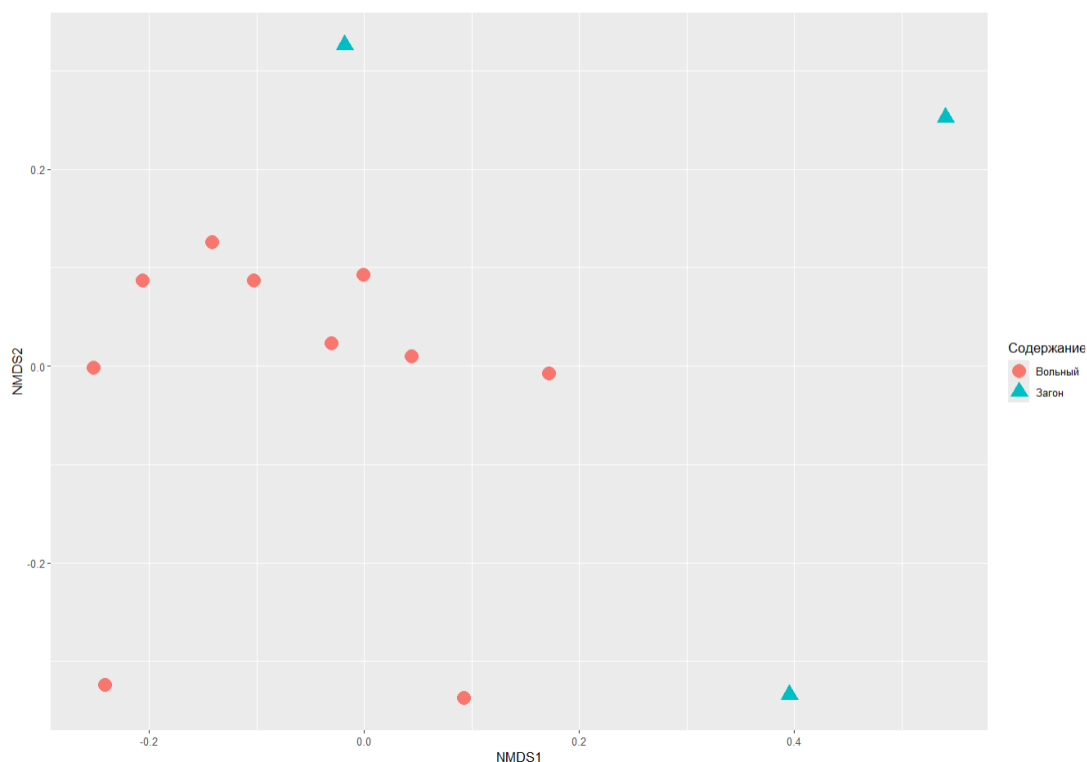


Рис. 15. Визуализация nMDS по фактору “Содержание”

Analysis of Variance Table

Response: Distances

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Groups	1	0.026163	0.0261626	5.6778	0.03458 *
Residuals	12	0.055294	0.0046078		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Рис. 16. Результаты perMANOVA по фактору “Содержание”

Analysis of Variance Table

Response: Distances

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Groups	2	0.023291	0.0116456	1.5006	0.2653
Residuals	11	0.085368	0.0077607		

Рис. 17. Результаты perMANOVA по фактору “Происхождение”

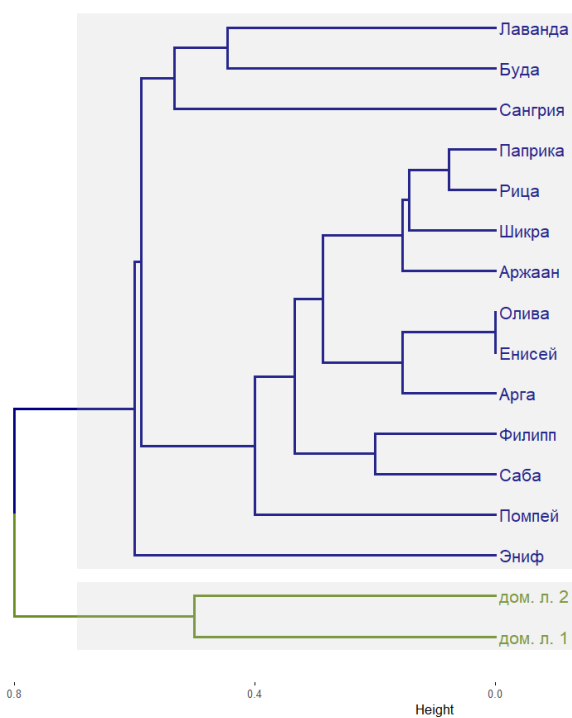


Рис. 18. Кластеризация по методу отдаленного соседа у отдельных особей хозяев

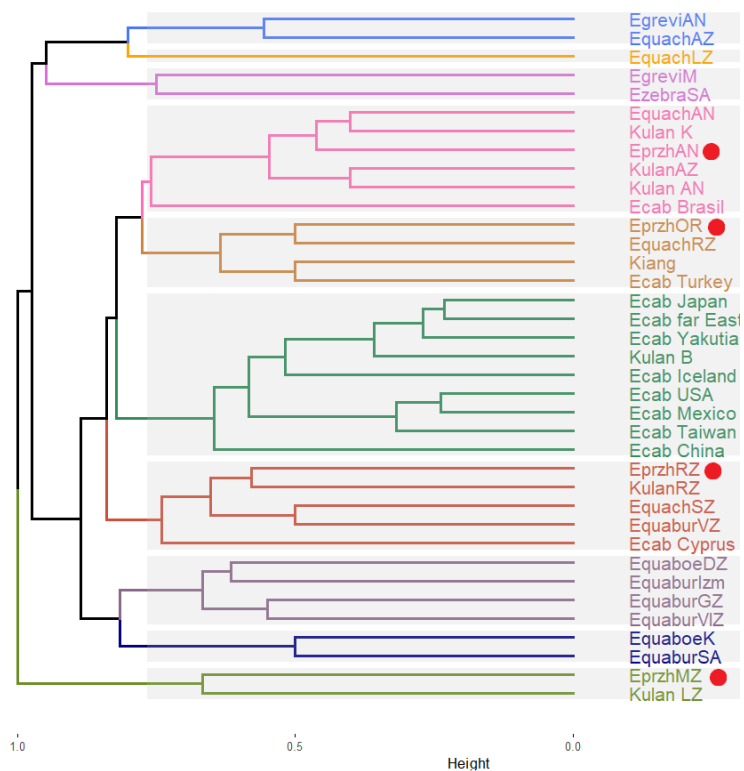
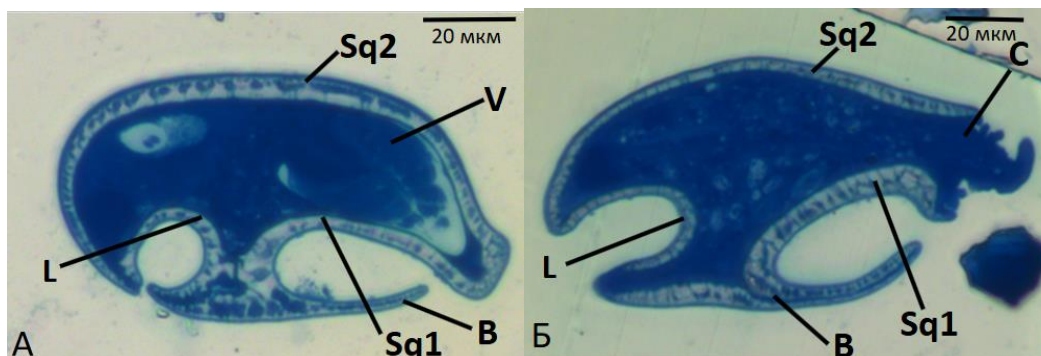


Рис. 19. Кластеризация по методу отдаленного соседа у разных представителей сем. Equidae. Красными точками отмечен хозяин *Equus ferus przewalskii*

Изучение особенностей тонкого строения некоторых представителей отряда Entodiniomorphida



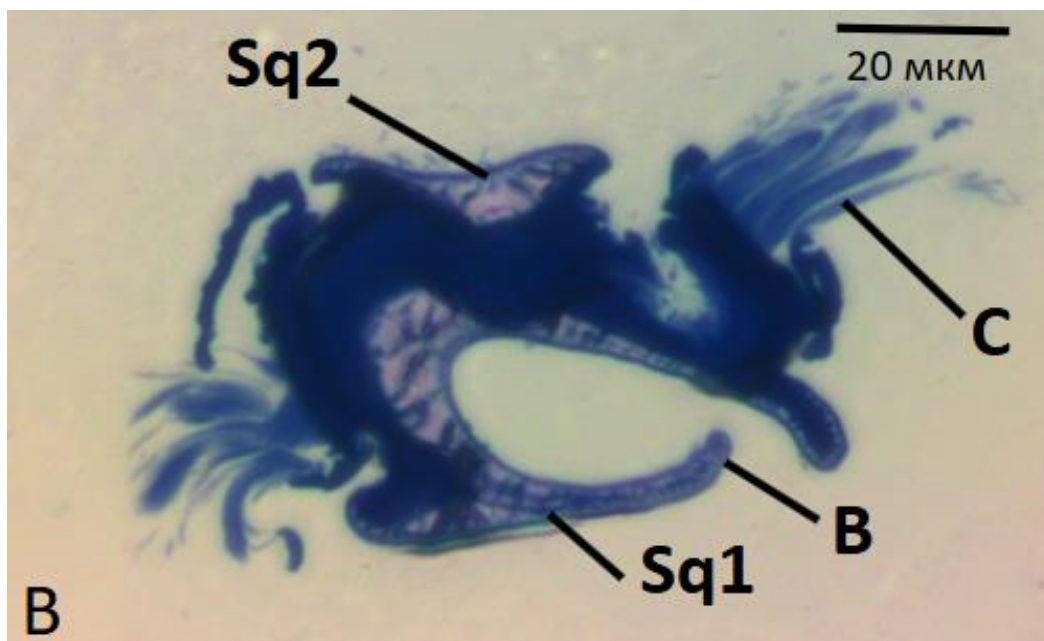


Рис. 20. Полутонкие срезы *Cycloposthium scutigerum*. Sq1 – левая пластина, Sq2 – правая пластина, L – Leiste, B – щит, V – вестибулум С – каудальный ресничный пучок. Порядок срезов от орального к аборальному полюсу клетки (от А к В)

В ходе морфологического исследования скелетных пластин представителей отряда Entodiniomorphida были получены полутонкие срезы *Cycloposthium scutigerum* (рис. 20) в разных частях клетки: в районе вестибулума (А), на уровне каудального ресничного пучка (Б), на уровне двух каудальных ресничных пучков (В). Также были получены электронограммы *Cycloposthium scutigerum* и *Tripalmaria dogieli* в области безресничных регионов поверхности клетки.

На полутонких срезах отчетливо видны левая (Sq1) и правая (Sq2), скелетные пластины, которые подстилают поверхность клетки на всем её протяжении. Толщина скелетных пластин неодинакова в разных участках клетки. С одной стороны клетки формируется вырост левой пластины – щит (B). Он имеет большую ширину в районе вестибулума (V) и в средней части клетки, тогда как на уровне двух каудальных пучков (C) щит становится узким. На аборальном конце клетки скелетные пластины (Sq1, Sq2) не имеют соединения из-за наличия двух каудальных пучков (C) между ними.

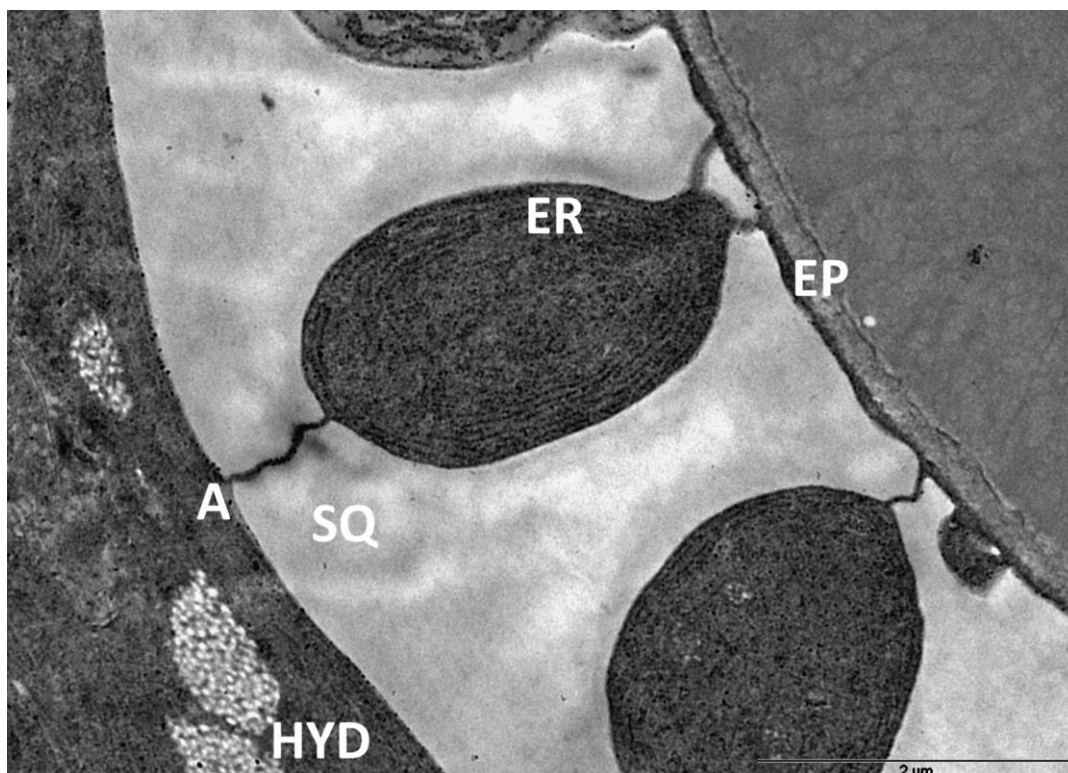


Рис. 21. *Cycloposthium scutigerum*. EP – эপিплазма, ER – шероховатый ЭПР, SQ – ячейка скелета, HYD – гидрогеносомы, А – анастомоз

На ультратонких срезах у *Cycloposthium scutigerum* (рис. 21) под цитоплазматической мембраной виден слой эпиплазмы средней электронной плотности (EP). Ниже расположены ячейки скелетных пластин (SQ), имеющие правильную форму и связанные между собой анастомозами (А) на внутренней и наружной поверхностях. Шероховатый ЭПР (ER) концентрическими кругами залегает внутри ячеек скелетных пластин. Под ними видны ограниченные мембраной структуры с вакуолизированным содержимым, по своему строению напоминающие гидрогеносомы (HYD).

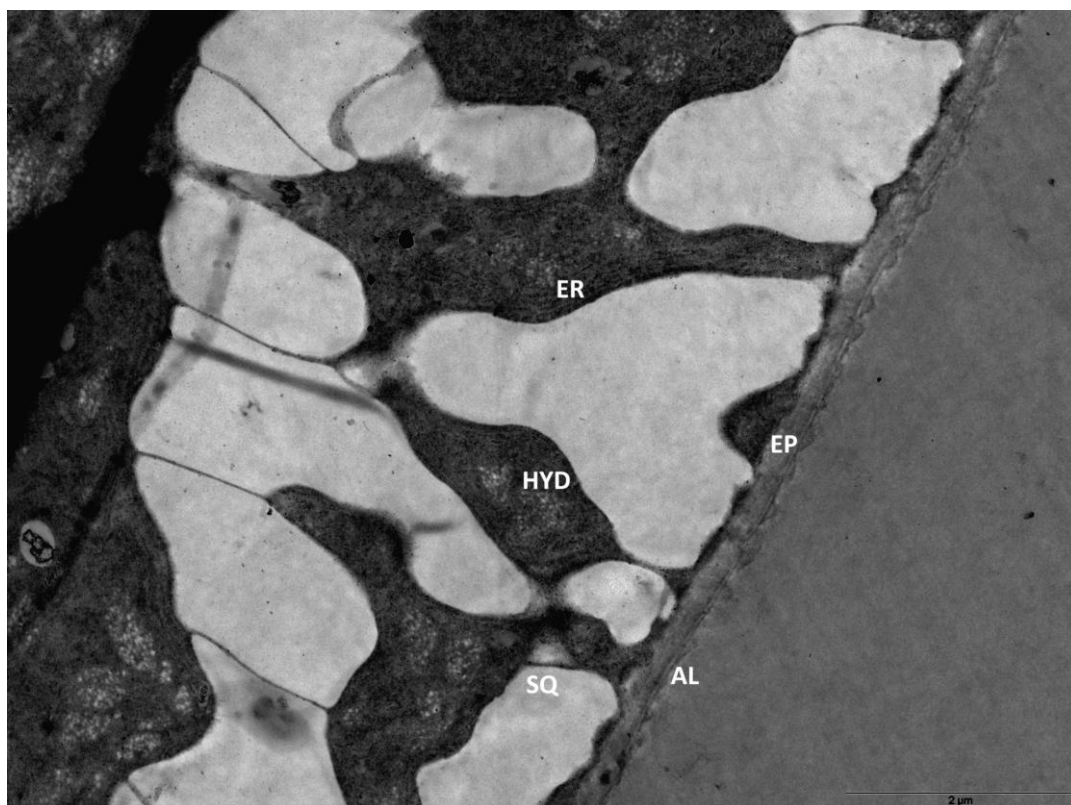


Рис. 22. *Cycloposthium scutigerum*. EP – эпиплазма, ER – шероховатый ЭПР, SQ – ячейка скелета, HYD – гидрогеносомы, AL – альвеолярный слой

На рис. 22 у *Cycloposthium scutigerum* под цитоплазматической мембраной виден тонкий гомогенный альвеолярный слой (AL), состоящий из двух мембран. Ниже расположен слой эпиплазмы (EP) и ячейки скелетных пластин, не имеющие правильной формы (SQ). Шероховатый ЭПР (ER) огибает ячейки скелетных пластин внутри и снаружи. Вакуолизированные структуры (предположительно гидрогеносомы) (HYD) в большом количестве видны как под ячейками, так и в пространствах между ними.

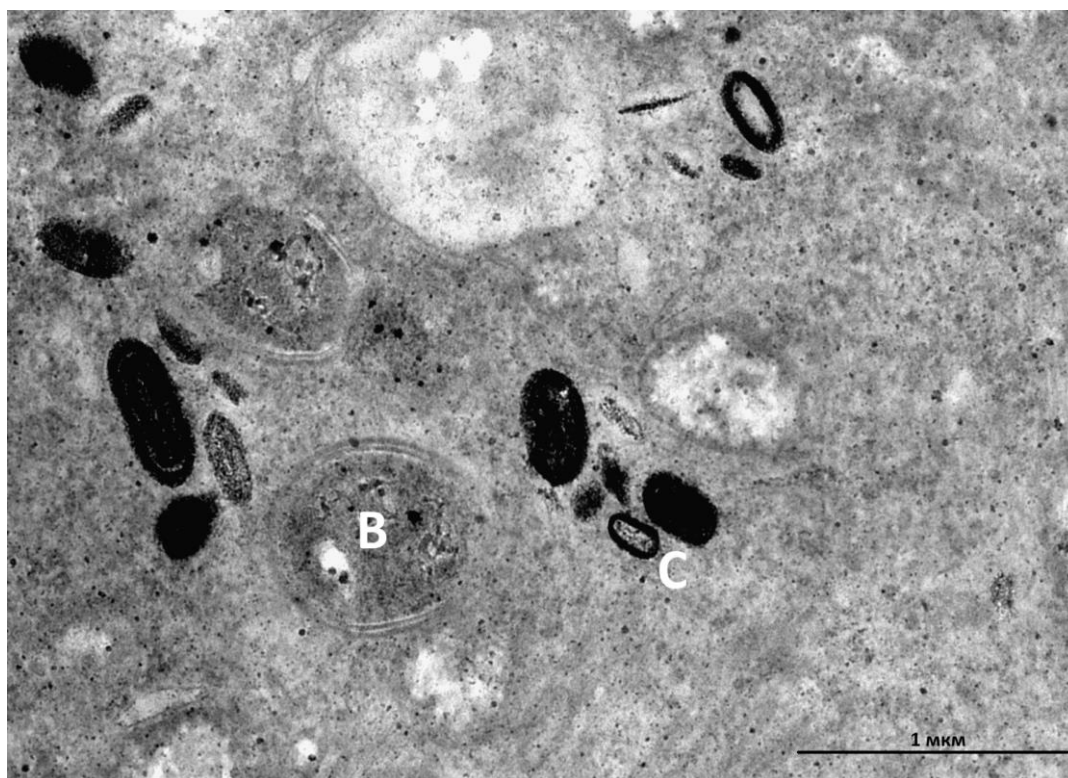


Рис. 23. *Cycloposthium scutigerum*. В – бактерия, С – конкреции

На рис. 23 в цитоплазме *Cycloposthium scutigerum* видны бактерии (В), окруженные двойной мембраной, а также овальные структуры разного размера, предположительно конкреции (С). Часть таких структур электронноплотная, часть окружена электронноплотной оболочкой, внутри которой находится более светлое содержимое.

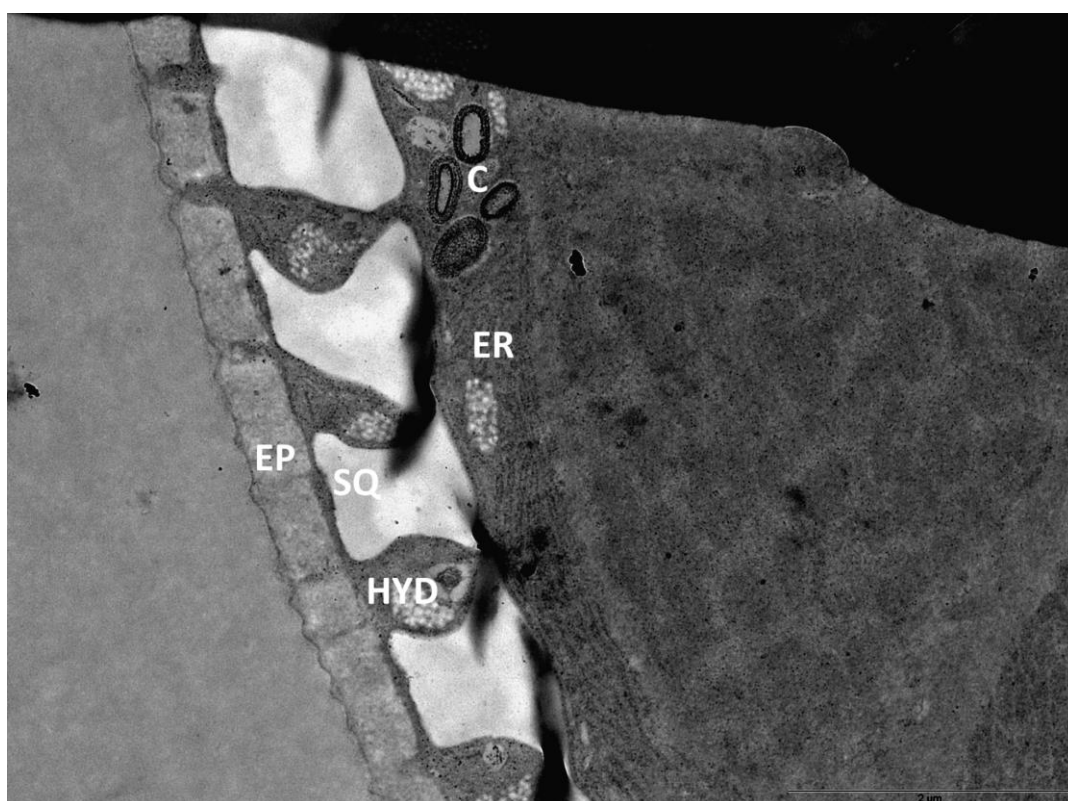


Рис. 24. *Cycloposthium scutigerum*. EP – эпиплазма, ER – шероховатый ЭПР, SQ – ячейка скелета, HYD – гидрогеносомы, С – конкреции

На рис. 24 у *Cycloposthium scutigerum* под цитоплазматической мембраной виден электронно-плотный слой эпиплазмы (EP), который в некоторых местах имеет разрывы. Ниже расположены ячейки скелетных пластин (SQ). Между ячейками и под ними видны скопления вакуолизированных структур (HYD). Развитая сеть шероховатого ЭПР (ER) расположена непосредственно под ячейками скелетных пластин. Там же обнаруживаются скопления конкреций (C).

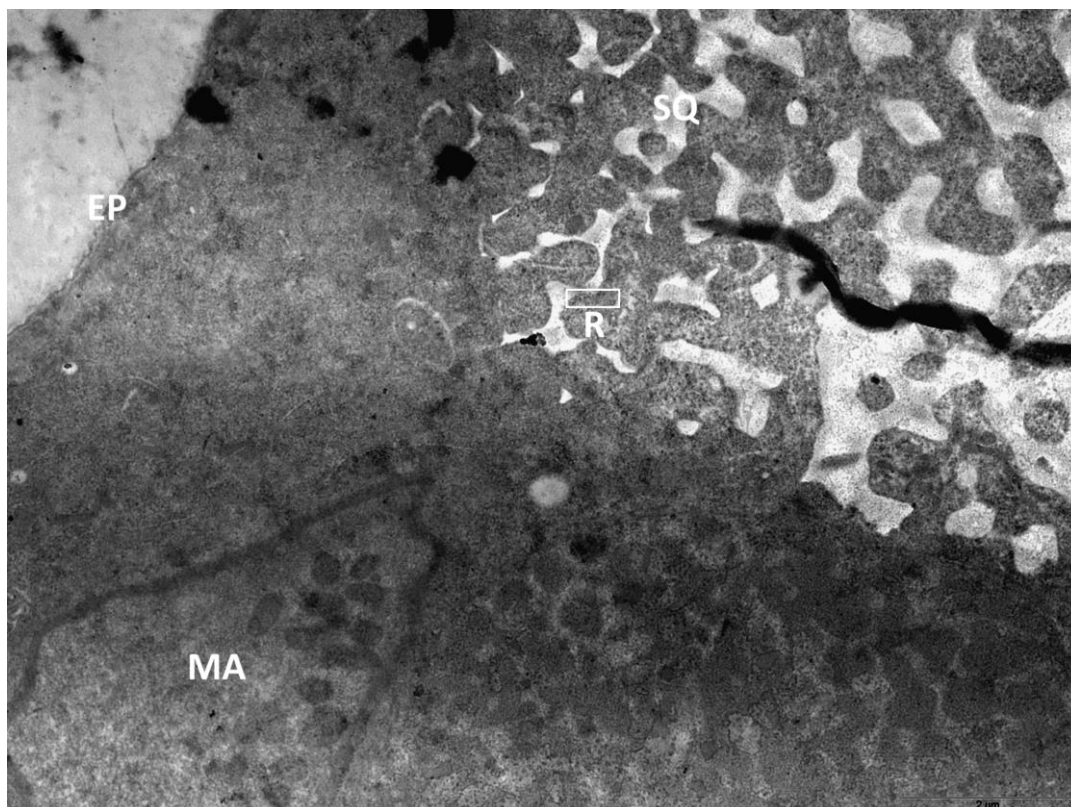


Рис. 25. *Tripalmaria dogieli*. SQ – скелетная пластина, МА – макронуклеус, R – скопление рибосом, EP – эпиплазма

На рис. 25 у *Tripalmaria dogieli* под цитоплазматической мембраной виден электронно-плотный слой эпиплазмы (EP). Скелетная пластина здесь (SQ) представлена скоплением извитых каналов, заполненных электронно-светлым содержимым, также она не вплотную прилегает к поверхности клетки. Вокруг вещества скелетной пластины обнаруживается большое скопление рибосом (R). Недалеко от поверхности клетки видны ядерная мембрана и макронуклеус (МА).

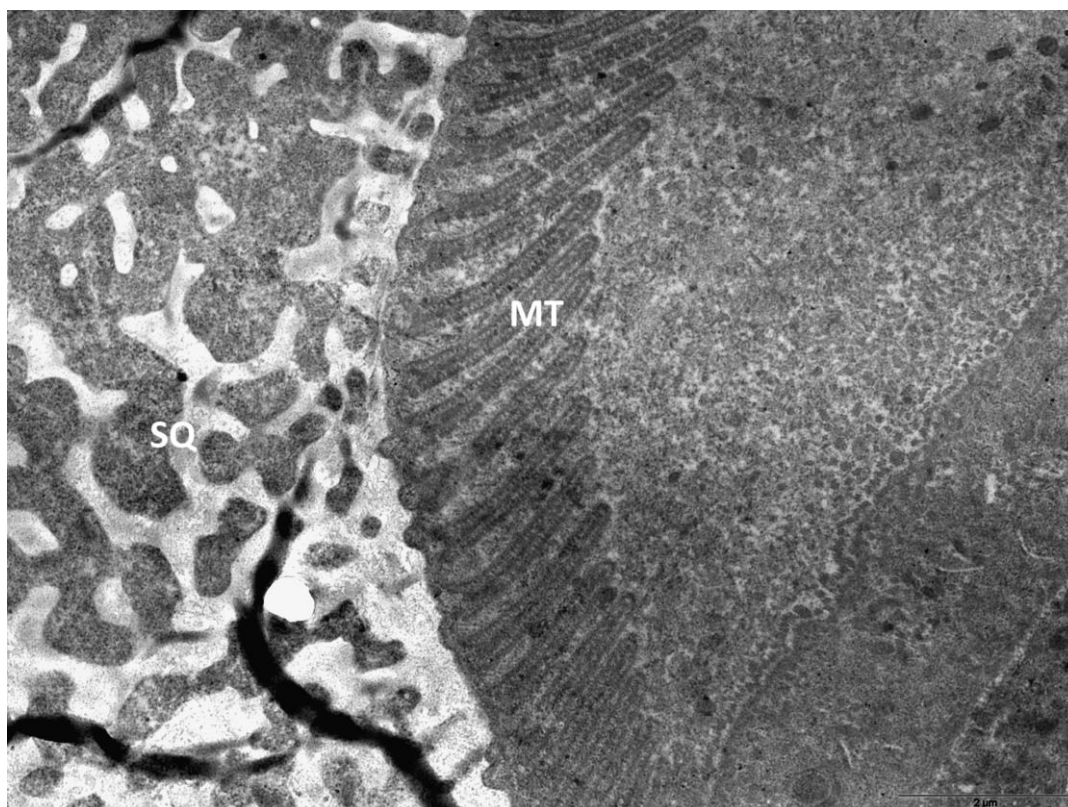


Рис. 26 *Tripalmaria dogieli*. SQ – вещество скелетных пластин, MT – подстилающий слой микротрубочек

На рис. 26 у *Tripalmaria dogieli* видно вещество скелетных пластин (SQ), не имеющее четкой структуры. Под скелетной пластиной расположен слой подстилающих ее продольных микротрубочек (MT), сложенных из упорядоченных рядов, отстоящих друг от друга на одинаковом расстоянии.

Обсуждение

Видовой состав *Equus ferus przewalskii*

Структура сообществ

В ходе данной работы были впервые изучены сообщества инфузорий-эндобионтов *Equus ferus przewalskii* на территории Оренбургского заповедника у разных особей одной популяции. Впервые была предпринята попытка оценить влияние различных факторов на структуру сообществ эндобионтных инфузорий из кишечника лошадиных с помощью статистических методов.

На сегодняшний день кишечная фауна инфузорий лошадиных насчитывает более 80 видов инфузорий. Хозяин здесь выступает в роли экосистемы, которую населяют определенные типы сообществ. По сравнению с другими лошадиными видовой состав инфузорий-эндобионтов лошади Пржевальского весьма ограничен. По литературным данным, у различных эквид из аридных зон было выявлено в общей сложности 42 вида

инфузорий (Корнилова, 2003а). При этом у лошади Пржевальского из заповедника Аскания-Нова было обнаружено 17 видов эндобийонтных инфузорий, у лошади Пржевальского из Ленинградского зоопарка – только 5. В данном исследовании на основании анализа 14 особей лошади Пржевальского на территории Оренбургского заповедника был найден 21 вид, что является рекордным количеством для всех изученных ранее местообитаний. Стоит отметить, что по имеющимся литературным данным, в разные сезоны у лошадей одной популяции отмечается разное процентное соотношение инфузорий-эндобийонтов, однако видовой состав остается стабильным (Корнилова, 2004).

Ранее на основе анализа фауны эндобийонтных инфузорий лошадиных из разных географических точек были обнаружены виды, характерные для широкого круга хозяев: *Blepharocorys curvigula*, *Blepharocorys angusta*, *Blepharocorys microcorys*, *Circodinium minimum*, *Cycloposthium bipalmatum*, *Cycloposthium edentatum*, *Triadinium caudatum*, *Gassovskiella galea* (Корнилова, 2003а). В исследованных фекальных пробах *Equus ferus przewalskii* были обнаружены все вышеперечисленные виды, кроме последнего.

Анализ полученных дендрограмм также позволяет предположить, что фауна инфузорий-эндобийонтов лошади Пржевальского обнаруживает большое сходство с другими лошадиными. В частности, лошадь Пржевальского из трёх географических точек (заповедник Аскания-Нова, Ростовский и Московский зоопарки) входит в один кластер с куланами. Кулан и лошадь Пржевальского имеют один и тот же исторический ареал – степи и полупустыни Монголии. Возможно, что в то время, когда лошадь Пржевальского обитала в дикой среде, происходило их взаимное заражение с помощью копрофагии. Несмотря на это, по результатам дендрограммы лошадь Пржевальского имеет сходство и с другими лошадиными – с бурчелловой зеброй и домашней лошастью. Это может быть связано с перекрестным заражением в зоопарках, где лошади Пржевальского содержались на протяжении всего XX века.

Таким образом, лошадь Пржевальского не имеет специфичных видов эндобийонтных инфузорий, обнаруживая сходство с другими хозяевами рода *Equus*. В начале XX в. численность лошадей Пржевальского была критически низкой: 11 особей, завезенных в начале века, составляют основу генофонда большей части нынешней популяции. Таким образом, сообщества эндобийонтных инфузорий у данного хозяина формировались практически *de novo*, и на этот процесс могли влиять как контакты лошадей Пржевальского с другими лошадиными, в первую очередь с домашней лошастью, так и особенности физиологии и экологии, собственно, *Equus ferus przewalskii*. Изучение видового разнообразия эндобийонтов лошади Пржевальского представляет несомненный интерес для

понимания механизмов формирования сообществ инфузорий-эндобионтов представителей р. *Equus*.

Несмотря на полученные данные исследования эндобионтной фауны *Equus ferus przewalskii* должны продолжаться, т. к. к настоящему времени видовой состав у данного хозяина изучен только в 4 географических точках. Изучение представляет несомненный интерес в связи с тем, что данный хозяин длительное время был изолирован, поэтому у населяющих его видов инфузорий-эндобионтов высока вероятность внутривидового полиморфизма. Кроме того, вследствие длительной изоляции недостаточно изучены особенности поведения данного хозяина, поэтому не представляется возможным доказать способы передачи эндобионтной фауны.

Трофическая структура сообществ эндобионтных инфузорий

В фекальных пробах *Equus ferus przewalskii* найдены инфузории практически всех трофических групп: растительноядных, крахмалоядных и бактериофагов. Единственная трофическая группа, не обнаруженная в пробах – это сосущие инфузории, источником пищи для которых служат другие эндобионты.

Наличие зерновых кормов в рационе является важным фактором для жизнедеятельности инфузорий, питающихся зёрнами крахмала (Корнилова, 2003а). Таковым является *Spirodinium confusum*, обнаруженный в пробе только у загонной лошади. Преобладание в пище травы и сена благоприятно для инфузорий родов *Cycloposthium*, представители которых питаются растительными волокнами (Корнилова, 2003а). *Cycloposthium edentatum* и *Cycloposthium bipalmatum* обнаружены у всех особей *Equus ferus przewalskii* на территории заповедника, хотя их процентное содержание в пробе невелико.

Известно, что фауна эндобионтных инфузорий беднее у хозяев, содержащихся в неволе: на это влияет количество социальных контактов и характер питания (Корнилова, 2004). Например, при содержании в изоляции хозяин может утрачивать часть видов или же полностью терять эндобионтную фауну. Последнее наблюдалось у некоторых зебр и слонов, обитающих в зоопарках (Moon-van der Staay et al., 2014).

В ходе данного исследования было выяснено, что видовой состав инфузорий у лошадей Пржевальского, содержащихся в загонах, отличается от видового состава вольнопасущихся особей. Лошади, обитающие на воле, имеют больше видов инфузорий-эндобионтов. Помимо этого, у вольнопасущихся лошадей обнаруживается большее количество клеток инфузорий в пробе. Такое различие может быть объяснено рационом животных. Источником пищи для вольнопасущихся лошадей служат преимущественно злаковые растения, в частности, дерновинные и корневищные злаки, в то время как

загонные лошади питаются преимущественно овсом и сеном. Большое разнообразие источников пищи может приводить к формированию более сложных сообществ.

Обмен фауной между животными-хозяевами

Визуализация nMDS не выявила группировок лошадей по происхождению, отсутствие этой связи подтверждается результатами теста permANOVA. Это означает, что передача инфузорий-эндобионтов на данной территории не ограничена единичной копрофагией, которая происходит в первую неделю между матерью и жеребёнком. Т. к. случаи копрофагии у взрослых лошадей на данной территории не зарегистрированы, можно предположить, что лошади случайно заглатывают части фекалий во время груминга или обнюхивания.

На обмен фауной инфузорий-эндобионтов у особей на территории заповедника также указывает не абсолютное сходство видового состава инфузорий-эндобионтов матери и жеребёнка. Предположительно, как и у всех лошадиных, основную фауну инфузорий-эндобионтов жеребёнок получает от матери с помощью копрофагии (Корнилова, 2006а). В дальнейшем подросший жеребёнок может получать какое-то количество видов инфузорий-эндобионтов при повторной копрофагии, которая, как упомянуто выше, может происходить во время груминга или обнюхивания. Однако т. к. пробы были получены от взрослых жеребят (1 год), сложно судить о передаче абсолютно всех видов инфузорий-эндобионтов от матери к жеребенку. Чтобы оценить с наибольшей точностью, какой процент фауны жеребенку достается от матери, необходимо получить пробы от жеребенка возрастом пару недель, что в полевых условиях представляет большие затруднения.

Несмотря на некоторые допущения, связанные с отсутствием зарегистрированной копрофагии у взрослых лошадей на данной территории, а также вероятностью неполной передачи набора видов инфузорий-эндобионтов от матери к жеребенку, можно все же констатировать наличие обмена фауной инфузорий-эндобионтов у взрослых лошадей Пржевальского.

Особенности тонкого строения некоторых представителей отряда Entodiniomorphida

В ходе данной работы впервые были исследованы особенности тонкого строения наиболее крупного представителя семейства Cycloposthiidae – *Cycloposthium scutigerum*. Он был описан Стрелковым (1939) в кишечнике домашней лошади и представляет особый интерес для изучения, т. к. у данного вида скелетные пластины развиты сильнее других

представителей семейства. Также было исследовано тонкое строение скелетных пластин *Tripalmaria dogieli* – типичного представителя инфузорной фауны лошадиных.

Строение скелетных элементов трихостоматид

В состав скелета представителей рода *Cycloposthium* входят три элемента: две изогнутых боковых пластинки и соединительная узкая скелетная лента – Leiste (рис. 26). В случае *C. scutigerum* левая скелетная пластина образует вырост, который Стрелков описал, как щит (Стрелков, 1939). В нашей работе на полутонких срезах было показано, что щит имеет неоднородное строение вдоль поверхности клетки. Он достигает наибольшей толщины в районе вестибулума, а на по мере продвижения к каудальным пучкам, напротив, истончается и становится уже. Функциональное значение щита не выяснено, но предположительно он увеличивает жесткость левой пластины.

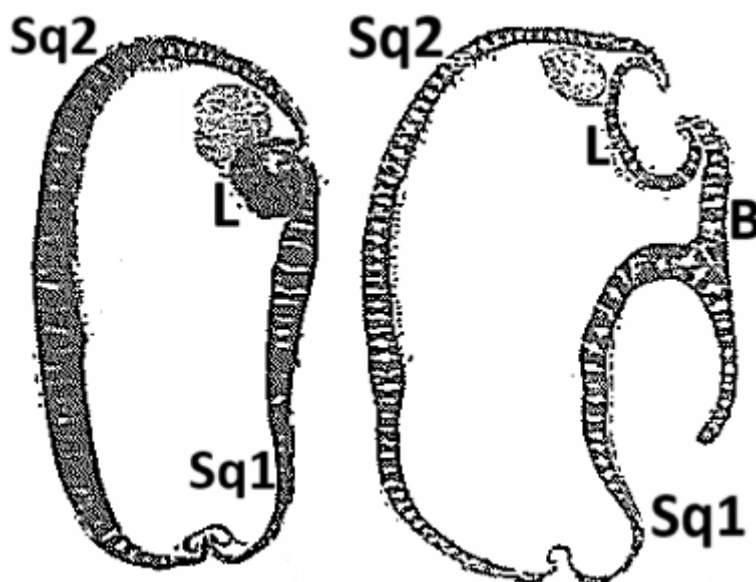


Рис. 26. Поперечные срезы *Cycloposthium edentatum* (слева) и *Cycloposthium scutigerum* (справа): Sq1 - левая скелетная пластина, Sq2 - правая скелетная пластина, L - соединительная скелетная лента (Leiste), B - щит (bouclier). По Стрелкову, 1939

По-другому у *C. scutigerum* организована и Leiste: у типичных представителей сем. Cycloposthiidae, например, у *Cycloposthium edentatum*, Leiste представляет собой узкий длинный желоб, внутрь которого загибаются спинные края пластинок (Стрелков, 1939). Функция Leiste в данном случае – образование замка для соединения сходящихся левой и правой пластинок. У *C. scutigerum* желоб расширяется, толщина Leiste уменьшается и становится равномерной. Края Leiste срастаются вплотную с краем правой пластинки и краем прилегающего с левой стороны щита.

Развитие сплошного скелета и щита может говорить об эволюционной продвинутости этого вида. Учитывая, что *Cycloposthium scutigerum* является один из самых крупных в роде *Cycloposthium* (длина тела может достигать 290 мкм), полученные данные вписываются в представления М. Вольской об усложнении развития скелетных элементов по мере укрупнения размеров клетки (Wolska, 1979).

Стрелков (1939), рассуждая об утолщении покровов у эндобионтных инфузорий, отмечает, что скелет возникает как приспособление к анаэробным условиям жизни, а также к среде с высокой концентрацией твердых частиц. Интересно, что скелет у представителей семейства Ophryoscolecidae, обитающих в рубце, развит меньше, чем у представителей других семейств, населяющих разные отделы кишечника. Это может быть связано с тем, что среда кишечника более плотная, следовательно, для активного передвижения необходимо большее сопротивление. Кроме того, с увеличением размеров тела клетки при однонаправленном течении содержимого кишечника повышается вероятность вымывания: скелетные пластины в этом случае играют роль утяжелителя.

Скелетные пластины – это распространенный, но не единственный способ уплотнения покровов у инфузорий, переходящих к эндобионтному образу жизни. Анализ литературных данных позволил нам высказать предположение, что у представителей отряда Vestibuliferida укрепление покровов связано с увеличением толщины эктоплазмы и наличием эктоплазматической фибриллярной системы вдоль всей поверхности клетки: постцилиарных, трансверсальных фибрилл и кинетодесмальных филаментов. У представителей отряда Entodiniomorphida жесткость поверхности тела увеличивается благодаря развитию ребристости пелликулы, а также системы тяжелой электронноплотного материала, подстилающих слой эпиплазмы (см. обзор литературы). Рёбра встречаются у некоторых представителей сем. Ophryoscolecidae, например, у *Entodinium sp*, который не имеет скелета (Стрелков, 1939). В сем. Spirodiniidae у *Tetratoxum sp* продольные ребра (кутикулярные борозды) проходят по бокам тела (рис. 27), а у некоторых Cycloposthiidae, например, у *Cycloposthium dentiferum*, ребра развиваются по всей поверхности тела, придавая ей гофрированный характер (Стрелков, 1939). Другой способ увеличения жесткости – развитие желобов, которое можно наблюдать у *Didesmis quadrata* сем. Buetschliidae. Последний имеет основательный желоб вдоль всего тела, стенки которого поддерживаются системой специальных фибрилл (Стрелков, 1939).

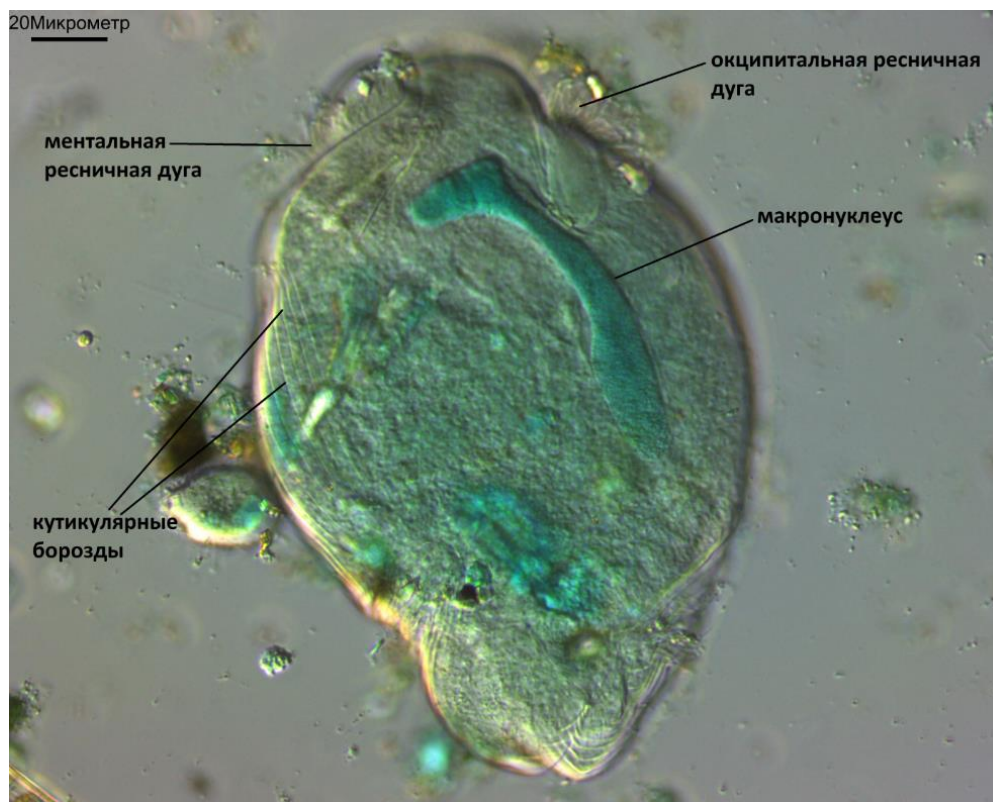


Рис. 27. *Tetratoxum unifasciculatum* из *Equus ferus przewalskii*, контраст Номарского

Таким образом, инфузории-эндобионты вырабатывают различные морфологические адаптации для обитания в пищеварительном тракте, одна из которых – формирование скелетных пластин и упрочнение покровов клетки.

Тонкое строение Cycloposthium scutigerum и Tripalmaria dogieli

В данной работе было показано, что у представителей различных семейств отряда Entodiniomorphida скелетные пластины имеют различную организацию. В частности, у *Cycloposthium scutigerum* из сем. Cycloposthiidae они организованы в виде ячеек, плотно прилежащих друг к другу, что особенно хорошо заметно на электронограммах. У *Tripalmaria dogieli* из сем. Spirodiniidae пластины на светооптическом уровне имеют зернистое строение. По результатам электронномикроскопического исследования, они сформированы системой извитых каналов, заполненных бесструктурным матриксом.

Скелетные пластины не всегда имеют правильную форму, как предполагал Стрелков (1939). Кроме того, полученные электронограммы показывают, что связующие элементы скелетных пластин – анастомозы – могут быть расположены не только на внутренней и наружной поверхности ячеек. Таким образом несмотря на то, что вещество скелетных

пластин придает ячейкам форму, на протяжении поверхности клетки она не всегда одинакова, как и толщина ячеек.

Тем не менее, предположение Стрелкова о том, что промежутки между ячейками скелетных пластин заполнены веществом белковой природы, подтверждается данными электронномикроскопического исследования. У *C. scutigerum* найдена развитая сеть шероховатого ЭПР в районе скелетных пластин, которая расположена как в цитоплазме между ячейками, так и непосредственно под ними. У *T. dogieli*, в свою очередь, на электронограмме видны скопления рибосом вдоль края вещества скелетной пластины.

В клетках *C. scutigerum* мы обнаружили структуры, по своему строению сходные с гидрогеносомами, выявленными у некоторых видов эндобионтных инфузорий (Lynn, 2008). Вероятно, для формирования и поддержания стабильности структуры скелетных пластин *C. scutigerum* требуется большое количество энергии, о чем свидетельствует скопление гидрогеносом непосредственно под пластинами и в цитоплазме между ячейками пластин.

Конкреции *C. scutigerum*, свободно лежащие в цитоплазме, у представителей сем. Cycloposthiidae были обнаружены впервые. На полученных электронограммах видно, что конкреции часто залегают в эктоплазме под скелетными пластинами. Эти структуры морфологически очень сходны с конкрециями, образованными солями кальция и входящими в состав т. н. конкрементной вакуоли (вакуоли с конкрециями). Наличие подобной вакуоли – характерная особенность представителей сем. Buetschliidae. У этих инфузорий вакуоль с конкрециями тесно связана с ресничками на поверхности клетки. В этом случае конкреции могут служить частью органа равновесия или механорецепции (Dogiel, 1929). Однако свободно лежащие конкреции вероятно утрачивают эту роль и также, как скелетные пластины, могут играть функцию утяжелителей эндобионтных инфузорий в вязкой среде. Ранее конкреции, свободно лежащие в цитоплазме, были обнаружены только у *Ochoterenaia appendiculata* и *Circodinium minimum* из сем. Blepharocorythidae (Wolska, 1979) и у *Alloiozona trizona* из сем. Buetschliidae (Grain, 1966).

Слой подстилающих микротрубочек, который был обнаружен у *T. dogieli* под скелетной пластиной, не был найден у других представителей сем. Cycloposthiidae. Стоит отметить, что на левой стороне тела *T. dogieli*, где в роли укрепляющего элемента выступает плотная субстанция, продольные микротрубочки имеют типичную для Cycloposthiidae организацию: они рядами залегают под эпиплазмой. Предположительно, подстилающие скелетную пластину микротрубочки могут иметь опорную природу. Если обе пластины и соединительная лента у *Cycloposthium sp* связаны между собой фибриллами (Стрелков, 1939), то у *Tripalmaria dogieli* такой связи между двумя укрепляющими элементами, плотной субстанцией и скелетной пластиной, нет, и пластина залегает только на одной

стороне клетки. Как было упомянуто в литературном обзоре, ранее *T. dogieli* входила в состав сем. Cycloposthiidae, однако по результатам молекулярно-филогенетического анализа этот вид группируется с представителями сем. Spirodiniidae, что подтверждается и морфологическими данными, в частности, сходством в строении покровов. Это означает, что, предположительно, скелетные пластины у представителей сем. Spirodiniidae и сем. Cycloposthiidae в эволюции формировались независимо.

Таким образом, скелетные пластины у представителей различных семейств отряда Entodiniomorphida имеют одну и ту же функцию укрепления покровов клетки, но морфологически могут различаться. Кроме того, наличие скелетных пластин предполагает наличие целого комплекса связанных с ним органелл, которые обеспечивают их стабильную структуру.

Выводы

1. Среди представителей рода *Equus* лошадь Пржевальского (*Equus ferus przewalskii*) не имеет специфических видов инфузорий-эндобионтов, демонстрируя наибольшее сходство с куланом (*Equus hemionus*).
2. Видовой состав и количество эндобионтных инфузорий в пробах достоверно отличаются у лошадей Пржевальского, содержащихся в загоне и на вольном выпасе, что может быть связано с различиями в рационе и количеством социальных контактов животных-хозяев.
3. Видовой состав эндобионтных инфузорий в пробах не отличается у лошадей Пржевальского разного происхождения, что может быть связано с обменом инфузориями-эндобионтами на территории заповедника.
4. Тонкое строение скелетных пластин различается у представителей разных семейств инфузорий-трихостоматид.
5. В цитоплазме *Cycloposthium scutigerum* впервые обнаружены конкреции – специфические структуры, ранее выявленные у представителей сем. Buetschliidae и Blepharocorythidae.
6. Анализ покровов представителей различных семейств отряда Entodiniomorphida показал связь между степенью развития укрепляющих элементов и размером клетки.

Благодарности

Работа выполнена на базе лаборатории по изучению паразитических червей и протистов ЗИН РАН. Выражаю благодарность с.н.с. Чистяковой Людмиле Валерьевне, лаборанту-исследователю ЦКП “Таксон” Шевченко Екатерине Тарасовне и руководителю центра реинтродукции лошади Пржевальского Оренбургского заповедника Булгакову Евгению Александровичу.

Список литературы

Бакирова Р.Т., Жарких Т.Л. Первый этап реинтродукции лошади Пржевальского в Оренбургском заповеднике. Подготовка инфраструктуры // Степной бюллетень. – 2015а. – № 45. – С. 62–64.

Бакирова Р.Т. Образован новый участок Оренбургского заповедника // Степной бюллетень. – 2015б. – № 45. – С. 11–15.

Гассовский Г.Н. К микрофауне кишечника лошади // Труды Петрогр. Общества естествоисп. – 1919. – Т. 1. – С. 20–37, 65–69.

Герасимова З. П. Ультраструктура и систематическое положение инфузории *Isotricha intestinalis* из рубца жвачных // Цитология. — 1981. — Т. 23, № 8. — С. 861–866.

Двойнос Г. М., Кутимов В. А. О паразитических инфузориях лошадей — продуцентах сыворотки // В материалах 2-го Всесоюзного съезда протозоологов. — 1976. — С. 27.

Карпов С. А. Строение клетки протистов: учебное пособие. — Санкт-Петербург: ТЕССА, 2001. — 384 с.

Климов В. В. Лошадь Пржевальского: последняя дикая лошадь на планете / В. В. Климов. — Москва: Ленанд, 2018. — 320 с.

Корнилова О. А. Фауна инфузорий пищеварительного тракта туркменского кулана *Equus hemionus onager* Boddaert острова Барсакельмес // Внесено в ВИНТИ: 2202–В87. — Л.: ЛГПИ им. А. И. Герцена, 1987. — С. 1–11.

Корнилова О. А. Новые виды инфузорий из кишечника кулана // В сборнике: Полевые и экспериментальные биологические исследования. СПб., Омск: РГПУ, ОмГПУ, 2001. — Вып. 5. — С. 42–45.

Корнилова О. А. Краткий обзор инфузорий из кишечника якутской лошади // В сборнике: Функциональная морфология, экология и жизненные циклы живых организмов. Научные труды кафедры зоологии РГПУ им. А. И. Герцена. Вып. 2. — Санкт-Петербург: ТЕССА, 2002. — С. 17–19.

Корнилова О. А. Фауна инфузорий кишечника кулана : монография / О. А. Корнилова. — Санкт-Петербург: ТЕССА, 2003а. — 216 с.

Корнилова О. А. Определитель инфузорий кишечника лошадиных : 2-е изд., исправл. и доп. — Омск: Издатель-Полиграфист, 2003б. — 38 с.

Корнилова О. А. История изучения эндобионтных инфузорий млекопитающих. — Санкт-Петербург: ТЕССА, 2004. — 352 с.

Корнилова О. А. Эндобионтные инфузории млекопитающих: фауна, биология, филогения : диссертация на соискание учёной степени доктора биологических наук / Ольга Анатольевна Корнилова. — Санкт-Петербург, 2006а. — 449 с.

Корнилова О. А., Брагина Е. Е., Чистякова Л. В. Использование эндобионтных инфузорий из старых коллекций в электронно-микроскопических исследованиях // Паразитология. — 2006б. — Т. 40, № 2. — С. 192–200.

Песенко Ю. А. Методологический анализ систематики. I. Постановка проблемы, основные таксономические школы // Труды Зоологического института АН СССР. — 1989. — № 206. — С. 8–119.

Рожнов В., Орлов В., Паклина Н., Спасская Н. Возвращение лошади Пржевальского // Наука в России. — 2011. — № 4. — С. 32–37.

Серавин Л. Н., Герасимова З. П. Тонкая организация, классификация и эволюция покровов у инфузорий // Цитология. — 1979. — Т. 21. — С. 247–256.

Стрелков А. А. Паразитические инфузории из кишечника непарнокопытных семейства Equidae // Учёные записки Ленинградского государственного педагогического института им. А. И. Герцена. — 1939. — Т. 17, № 7. — С. 1–262.

Янковский А. В. Конспект новой системы типа Ciliophora. Принципы построения макросистемы одноклеточных животных // Труды Зоологического института АН СССР. — 1980. — № 94. — Л.: Наука. — С. 103–121.

Adam K. M. G. The quantity and distribution of the ciliate protozoa in the large intestine of the horse // Parasitology. — 1951. — № 41. — С. 301–311.

Adl S. M., Bass D., Lane C. E., Lukeš J., Schoch C. L., Smirnov A., Agatha S., Berney C., Brown M. W., Burki F., Cárdenas P., Čepička I., Chistyakova L., del Campo J., Dunthorn M., Edvardsen B., Eglit Y., Guillou L., Hampl V., Heiss A. A., Hoppenrath M., James T. Y., Karnkowska A., Karpov S., Kim E., Kolisko M., Kudryavtsev A., Lahr D. J. G., Lara E., Le Gall L., Lynn D. H., Mann D. G., Massana R., Mitchell E. A. D., Morrow C., Park J. S., Pawlowski J. W., Powell M. J., Richter D. J., Rueckert S., Shadwick L., Shimano S., Spiegel F. W., Torruella G., Youssef N., Zlatogursky V. & Zhang Q. Revisions to the classification and diversity of eukaryotes // Journal of Eukaryotic Microbiology. — 2018. — Т. 66, № 1. — С. 4–119.

Anderson E., Dumont J. N. A comparative study of the concrement vacuole of certain endocommensal ciliates — a so-called mechanoreceptor // Journal of Ultrastructural Research. — 1966. — Т. 15, № 3. — С. 414–450.

Anderson M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // Austral Ecology. — 2001. — Т. 26. — С. 32–46.

Bodian D. The new method for staining nerve fibers and nerve endings in mounted paraffin sections // Anatomical Record. — 1936. — № 69. — С. 153–162.

Bodian D. The staining of paraffin sections of nervous tissues with activated protargol. The role of fixatives // Anatomical Record. — 1937. — № 70. — С. 153–162.

Bretschneider L. H. Elektronenmikroskopische Untersuchung des Peristomapparates einiger Ophryoscoleciden I // Proceedings of the Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences. — 1960. — T. 63. — C. 291–397.

Bretschneider L. H. Das Paralabialorgan der Ophryoscoleciden // Proceedings of the Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences. Series B, Physical Sciences. — 1962. — T. 65. — C. 423–437.

Butschli O. Erster Band Protozoa. Abt. III. Infusoria und System der Radiolaria // In: Bronn H. G. (ed.) Klassen und Ordnungen des Tierreichs. — Vol. 1. — Leipzig, 1889. — C. 1089–2035.

Cameron S. L., O'Donoghue P. J. Phylogeny and biogeography of the "Australian" Trichostomes (Ciliophora: Litostomata) // Protist. — 2004. — T. 155, № 2. — C. 215–235.

Cedrola F., Senra M. V. X., Rossi M. F., Fregulia P., D'Agosto M., Dias R. J. P. Trichostomatid Ciliates (Alveolata, Ciliophora, Trichostomatia) Systematics and Diversity: Past, Present, and Future // Frontiers in Microbiology. — 2020. — № 10. — C. 1–9.

Cedrola F., Gürelli G., Senra M. V. X., Arminini M. J., Dias R. J. P., Solferini V. N. Phylogenomics corroborates morphology: New discussions on the systematics of Trichostomatia (Ciliophora, Litostomatea) // European Journal of Protistology. — 2024. — Vol. 95. — C. 1–6.

Chen X., Wang Y., Sheng Y., Warren A., Gao S. GPSit: an automated method for evolutionary analysis of nonculturable ciliated microeukaryotes // Molecular Ecology Resources. — 2018. — № 18(3). — C. 700–713.

Coleman G. S. The growth and metabolism of rumen ciliate protozoa // Symbiotic Association, Cambridge University Press. — 1963. — № 3. — C. 298–324.

Corliss J. O. The Ciliated Protozoa. Characterization, Classification and Guide to the Literature. 2nd ed. New York: Pergamon Press, Oxford, 1979.

Denver Zoo // Denver Zoological Foundation. – URL: <http://www.denverzoo.org/namerica.htm> (дата обращения: 08.05.2025) – Режим доступа: открытый доступ.

Dogiel V. A. Cellulose als Bestandteil des Skeletts bei einigen Infusorien // Biologisches Zentralblatt. — 1923. — № 43. — C. 289–291.

Dogiel V. A., Fedorowa T. Über den Bau und die Funktion des inneren Skeletts der Ophryoscoleciden // Zoologischer Anzeiger. — 1925. — № 62. — C. 97–107.

Dogiel V. A. Die sog. “Konkrementenvakuole” der Infusorien als eine Statocyste // Archiv für Protistenkunde. — 1929. — № 63. — C. 319–348.

Ellis J. E., McIntyre P. S., Saleh M., Williams A. G., Lloyd D. (1991a) Influence of CO₂ and low concentrations of O₂ on fermentative metabolism of the ruminal ciliate *Polyplastron multivesiculatum* // Applied and Environmental Microbiology. — 1991a. — T. 57. — C. 1400–1407.

Ellis J. E., McIntyre P. S., Saleh M., Williams A. G., Lloyd D. Influence of CO₂ and low concentrations of O₂ on fermentative metabolism of the rumen ciliate *Dasytricha ruminantium* // Journal of General Microbiology. — 1991b. — T. 137. — C. 1409–1417.

Ellis J. E., McIntyre P. S., Saleh M., Williams A. G., Lloyd D. The influence of ruminal concentrations of O₂ and CO₂ on fermentative metabolism of the rumen entodiniomorphid ciliate *Eudiplodinium maggii* // Current Microbiology. — 1991c. — T. 23. — C. 245–251.

Embley T. M., van der Giezen M., Horner D. S., Dyal P. L., Bell S., Foster P. G. Hydrogenosomes, mitochondria and early eukaryotic evolution // Life. — 2003. — № 55. — C. 387–395.

Faure-Fremiet E. Concretion minerales intracytoplasmique chez les Cilies // Journal of Protozoology. — 1957. — T. 4. — C. 96–109.

Fernandez-Galiano D. La infraciliacion en *Polyplastron multivesiculatum* y su genesis durante la division del ciliado // Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. — 1958. — T. 56. — C. 89–102.

Fernandez-Galiano D. La infraciliacion en *Cyclopostium edentatum* Strelkow // Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. — 1959. — T. 57. — C. 139–150.

Fiorentini A. Intorno ai protisti dell'intestino degli Equini // Bollettino di Scienze Mediche. — 1890. — T. 12. — C. 1–24, 51–60.

French R. A., Meier W. A., Zachary J. F. Eosinophilic colitis and hepatitis in a horse with colonic intramucosal ciliated protozoa // Veterinary Pathology. — 1996. — № 33 (2). — C. 235–238.

Furness D. N., Butler R. D. The cytology of sheep rumen ciliates. I. Ultrastructure of *Epidinium caudatum* Crawley // Journal of Protozoology. — 1983. — T. 30, № 4. — C. 676–687.

Furness D. N., Butler R. D. The cytology of sheep rumen ciliates II. Ultrastructure of the *Eudiplodinium maggii* // Journal of Protozoology. — 1985a. — T. 32. — C. 205–214.

Furness D. N., Butler R. D. The cytology of sheep rumen ciliates. III. Ultrastructure of the genus *Entodinium* (Stein) // Journal of Protozoology. — 1985b. — T. 32, № 4. — C. 699–707.

Gelei J., Sebestyen O. Einige Bemerkungen zum Bau und Funktion der Syncilien bei den Darmciliaten, besonders der Entodiniomorpha // Acta Biologica. — 1932. — T. 2, № 2. — C. 141–160.

Gentekaki E., Kolisko M., Gong Y., Lynn D. Phylogenomics solves a long-standing evolutionary puzzle in the ciliate world: the subclass Peritrichia is monophyletic // Molecular Phylogenetics and Evolution. — 2017. — № 106. — C. 1–5.

Grain J. Sur *Dasytricha ruminantium* Schuberg, cilie de la panse des ruminants // Archives de Zoologie Expérimentale et de Génétique. — 1963. — № 102(2). — C. 183–188.

Grain J. Etude cytologique de quelques cilies Holotriches endocommensaux des Ruminants et Equides // Protistologica. — 1966. — T. 2, № 2. — C. 5–51.

Grain J. Classe des Litostomatea Small et Lynn, 1981 // Traité de Zoologie: Anatomie, Systematique, Biologie. 2/2. Infusoires Ciliés / Eds. P. Grasse, P. de Puytorac. — Masson, Paris, 1994. — C. 267–310.

Gruby B., Delafond C. Recherches sur des animalcules se développant en grand nombre dans l'estomac et dans les intestins, pendant la digestion des animaux herbivores et carnivores // Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris. — 1843. — № 17. — C. 1304–1308.

Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. — Springer-Verlag New York, 2016.

Hackstein J. H. P., Akhmanova A., Voncken F., van Hoek A., van Alen T., Boxma B., Moon van der Staay S. Y., van der Staay G., Leunissen J., Huynen M., Rosenberg J., Veenhuis M. Hydrogenosomes: convergent adaptations of mitochondria to anaerobic environments // *Zoological Analysis of Complex Systems*. — 2001. — Vol. 104. — C. 290–302.

Hackstein J. H. P., de Graaf R. M., van Hellemond J. J., Tielens A. G. M. Hydrogenosomes of anaerobic ciliates // In: *Hydrogenosomes and mitosomes: Mitochondria of anaerobic eukaryotes*. — Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2008. — C. 97–112.

Hausmann K., Hulsmann N., Radek R. *Protistology*. 3rd complete revised ed. — Berlin, Stuttgart: Verlag, 2003. — 379 c.

Hsiung T. S. A monograph on the protozoa of the large intestine of the horse // *Iowa State College Journal of Science*. — 1930. — № 4. — C. 359–423.

Ito A., Imai S. Infraciliary bands in the rumen ophryoscolecoid ciliate *Ostracodinium gracile* (Dogiel, 1925), observed by light microscopy // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. — 1998. — Vol. 45, № 6. — C. 439–445.

Ito A., Miyazaki Y., Imai S. Light microscopic observations of infraciliature and morphogenesis in six species of rumen *Ostracodinium* ciliates // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. — 2001. — Vol. 48, № 4. — C. 440–448.

Ito A., Imai S., Van Hoven W., Miyazaki Y. New entodiniomorphid ciliates from the intestine of the wild African white rhinoceros belong to a new family, the Gilchristidae // *European Journal of Protistology*. — 2006. — Vol. 42, № 4. — C. 297–307.

Ito A., Mishima T., Nataami K., Ike K., Imai S. Infraciliature of eight *Triplumaria* species (Ciliophora, Entodiniomorphida) from Asian elephants with the description of six new species // *European Journal of Protistology*. — 2011. — № 47. — C. 256–273.

Ito A., Eckardt W., Stoinski T. S., Gillespie T. R., Tokiwa T. Three new *Prototapirella* species, *Opisthotrichum janus* and *Troglocorys cava* add to Entodiniomorphida (Ciliophora,

Trichostomatia) diversity in mountain gorillas in Rwanda // *European Journal of Protistology*. — 2020. — Vol. 76. — C. 1–16.

Jouany J. P., Thivend P. Les protozoaires de rumen: symbiotes ou parasites? // *G. eme Reun. Microbiol. INRA, Murat-le-Quaire*, 17–18 juin 1982. — 1982. — C. 37.

Kassambara A., Mundt F. factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. — R package version 1.0.7. — URL: <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>

Kirkpatrick C. E., Saik J. E. Ciliated protozoa in the colonic wall of horses // *Journal of Comparative Pathology*. — 1988. — № 98(2). — C. 205–212.

Kittelmann S., Janssen P. H. Characterization of rumen ciliate community composition in domestic sheep, deer, and cattle, feeding on varying diets, by means of PCR-DGGE and clone libraries // *FEMS Microbiology Ecology*. — 2011. — № 75(3). — C. 468–481. DOI: 10.1111/j.1574-6941.2010.01022.x.

Kraschninnikow S. Zur Frage des Lipoidenexkretionsapparats einiger Infusorienarten aus der Familie Ophryoscolecidae // *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*. — 1929. — № 8. — C. 470–483.

Lloyd D., Hillman K., Yarlett N., Williams A. G. Hydrogen-production by rumen holotrich protozoa — effects of oxygen and implications for metabolic control by in situ conditions // *Journal of Protozoology*. — 1989. — T. 36. — C. 205–213.

Lynn D. H. The organization and evolution of microtubular organelles in ciliated protozoa // *Biological Reviews*. — 1981. — T. 56. — C. 243–292.

Lynn D. H., Small E. B. Phylum Ciliophora Doflein, 1901. An illustrated guide to the Protozoa. — Lawrence : Society of Protozoologists, 2002. — C. 371–656.

Lynn D. H. The Ciliated Protozoa: Characterization, Classification, and Guide to the Literature. — Dordrecht : Springer, 2008.

L'histoire du cheval de prewalski // TAKH Association. – URL: <https://www.takh.org/histoire-du-cheval-de-prewalski/> (дата обращения: 08.05.2025) – Режим доступа: открытый доступ.

MacLennan R. F. The morphology of the glycogen reserves in *Polyplastron* // Archiv für Protistenkunde. — 1934. — Т. 81. — С. 412–419.

Malmuthuge N., Guan L. L. Understand the gut microbiome of dairy calves: opportunities to improve early-life gut health // Journal of Dairy Science. — 2017. — № 100. — С. 5996–6005.

Matthes, D. Wimpertiere im Wiederkauern und Einhufern / D. Matthes // Mikrokosmos. – 1985. – № 12 – С. 372–375.

Moon-van der Staay S. Y., The symbiotic intestinal ciliates and the evolution of their hosts // European Journal of Protistology. — 2014. — № 50(2). — С. 73–166. DOI: 10.1016/j.ejop.2014.01.004.

Müller M. The hydrogenosome // Journal of General Microbiology. — 1993. — Т. 139(12). — С. 2879–2889.

Newbold C. J., de la Fuente G., Belanche A., Ramos-Morales E., McEwan N. R. The role of ciliate protozoa in the rumen // Frontiers in Microbiology. — 2015. — № 6. — С. 1–14.

Noirot-Timothee C. Les structures infraciliaries chez les Ophryoscolecidae. I. Étude du genre *Epidinium* Crawley // Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. — 1956. — № 242. — С. 1076–1078.

Obanda V., Lekolool I., Kariuki J., Gakuya F. Composition of intestinal ciliate fauna of free-ranging African elephants in Tsavo West National Park, Kenya // Pachyderm. — 2007. — № 42. — С. 92–96.

Oksanen J., Simpson G., Blanchet F., Kindt R., Legendre P., Minchin P., O'Hara R., Solymos P., Stevens M., Szoecs E., Wagner H., Barbour M., Bedward M., Bolker B., Borcard D., Carvalho G., Chirico M., De Caceres M., Durand S., Evangelista H., FitzJohn R., Friendly M., Furneaux B., Hannigan G., Hill M., Lahti L., McGlinn D., Ouellette M., Ribeiro Cunha E., Smith T., Stier A.,

Ter Braak C., Weedon J. vegan: Community Ecology Package. — R package version 2.6-8. — URL: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. — Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2024. — URL: <https://www.R-project.org/>

Schuberg A. Die Protozoen des Wiederkauermagens. 1. Butschlia, Isotricha, Dasytricha und Entodinium // Zoologisches Jahrbuch. — 1888. — T. 3. — C. 365–418.

Schulze P. Der Nachweis und die Verbreitung des Chitins mit einem Anhang über das komplizierte Verdauungssystem der Ophryoscoleciden // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. — 1924. — № 2. — C. 643–666.

Schulze P. Noch einmal die "Skelettplatten" der Ophryoscoleciden // IBID. — 1927. — № 7. — C. 670–689.

Senaud J., Grain J. Etude ultrastructurale préliminaire de *Cochliatoxum periaetum* Gassovsky, 1919, cilié entodiniomorphe endocommensal du cheval // Protistologica. — 1972. — T. 8. — C. 65–82.

Shepard R. N. The analysis of proximities: Multidimensional scaling with an unknown distance function // Psychometrika. — 1962. — T. 27. — C. 125–140.

Shrenk H. G., Bardele Ch. F. The fine structure of the paralabial organelle in the rumen ciliate *Ophryoscolex purkinei* Stein, 1858 // Journal of Protozoology. — 1987. — T. 34 (1). — C. 97–104.

Small E. B., Lynn D. H. A new macrosystem for the Phylum Ciliophora Doflein, 1901 // BioSystems. — 1981. — T. 14. — C. 387–401.

Stein F. Über mehrere neue im Pansen der Wiederkäuer lebende Infusorien // Abhandlungen der Königlichen bayerischen Akademie der Wissenschaften. — 1859a. — T. 10. — C. 69–70.

Stein F. Charakteristik neuer Infusoriengattungen // Lotos. — 1859b. — T. 9. — C. 1–5, 57–60.

Struder-Kypke M. C., Kornilova O. A., Lynn D. H. Phylogeny of trichostome ciliates (Ciliophora, Litostomatea) endosymbiotic in the Yakut horse (*Equus caballus*) // European Journal of Protistology. — 2007. — № 43(4). — С. 319–328.

Swaringen K. et al. Asian Wild Horse (*Equus przewalskii*) Species Survival Plan // American Zoo and Aquarium Association: [электронный ресурс]. — 1997. URL: <http://www.aza.org/aza/ssp/awhorseAR.html> (дата обращения: 08.05.2025). — Режим доступа: открытый доступ.

Timoshenko O., Imai S. Eleven new ciliate species of the genus *Triplumaria* (Ciliophora, Entodiniomorphida) from Asian elephant, *Elephas maximus*, and African elephant, *Loxodonta africana* // Journal of Protozoology. — 1995. — № 5 (4). — С. 157–175.

Van Hoven W., Gilchrist F. M. C., Hamilton-Attwell V. L. A new family, genus, and seven new species of Entodiniomorphida (Protozoa) from the gut of African rhinoceros // Journal of Protozoology. — 1988. — № 35. — С. 92–97.

Vd'acny P. Evolutionary associations of endosymbiotic ciliates shed light on the timing of the marsupial–placental split // Molecular Biology and Evolution. — 2018. — Т. 35, № 7. — С. 1757–1769.

Volf J. Grzimek's Encyclopedia of Mammals // McGraw-Hill, Inc. — New York, 1990.

Westphal A. Studien über Ophryoscoleciden in der Kultur // Zeitschrift für Parasitenkunde. — 1934. — Т. 7. — С. 71–117.

Williams A. G., Coleman G. S., Brock T. D. The rumen protozoa // Springer-Verlag. — New York, 1991. — 441 с.

Wolska M. Studies on the representatives of the family Paraisotrichidae da Cunha (Ciliata, Trichostomata). I. Somatic infraciliature in the genus *Parisotricha* Fior. and *Rhizotricha* G. n. // Acta Protozoologica. — 1964. — Т. 2. — С. 19–29, 213–224.

Wolska M. Study on the family Blepharocorythidae Hsiung. II. *Charonina ventriculi* (Jameson) // Acta Protozoologica. — 1966. — Т. 4. — С. 26–35, 279–284.

- Wolska M. Studies on the family Blepharocorythidae Hsiung. VI. Phylogenesis on the family and the description of the new genus *Circodinium* gen. n. with the species *C. minimum* (Gassowsky, 1918) // Acta Protozoologica. — 1971. — T. 9, № 3. — C. 171–194.
- Wolska M. *Tripalmaria dogieli* Gass., 1918 (Ciliata, Entodiniomorphida) Structure and ultrastructure. II. Electron-microscope investigations // Acta Protozoologica. — 1978a. — T. 17. — C. 21–29.
- Wolska M. *Triadinium caudatum* Fiorent. Electron microscope examinations // Acta Protozoologica. — 1978b. — T. 17, № 3. — C. 445–454.
- Wolska M. *Circodinium minimum* (Gass. 1918), Electron microscope investigations // Acta Protozoologica. — 1979. — T. 18, № 2. — C. 223–229.
- Wolska M. Studies on the genus *Triadinium* Fior. (Ciliata, Entodiniomorphida). Comparison of *Triadinium galea* Gass. and *Triadinium caudatum* Fior. // Acta Protozoologica. — 1981. — T. 20, № 4. — C. 357–365.
- Wolska M. A study of the genus *Spirodinium* Fiorentini. Ciliata, Entodiniomorphida // Acta Protozoologica. — 1985. — T. 24, № 1. — C. 1–11.
- Yarlett N., Hann A. C., Lloyd D., Williams A. G. Hydrogenosomes in the rumen protozoon *Dasytricha ruminantium* Schuberg // Biochemical Journal. — 1981. — № 200. — C. 365–372.
- Yarlett N., Lloyd D., Williams A. G. Respiration of the rumen ciliate *Dasytricha ruminantium* Schuberg // Biochemical Journal. — 1982. — № 206. — C. 259–266.
- Yarlett N., Coleman G. S., Williams A. G., Lloyd D. Hydrogenosomes in known species of rumen entodiniomorphid protozoa // FEMS Microbiology Letters. — 1984. — № 21 (1). — C. 15–19.
- Yarlett N., Lloyd D., Williams A. G. Butyrate formation from glucose by the rumen protozoan *Dasytricha ruminantium* // Biochemical Journal. — 1985. — № 228. — C. 187–192.

Youssef F. G., Allen D. M. Part played by ciliate protozoa in rumen function // Nature. — 1968.
— № 5130. — C. 777–778.