

Санкт-Петербургский государственный университет

БЕЛОКОНЬ Мария Евгеньевна

Выпускная квалификационная работа

***Инфузории-эндобионты пищеварительного тракта зебры *Equus quagga* из зоопарка г.
Владивосток***

Бакалавриат

Направление подготовки 06.03.01 «Биология»

Основная образовательная программа бакалавриата СВ.5017.2019 «Биология»

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

Карпов Сергей Алексеевич

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

Чистякова Людмила Валерьевна

Рецензент: с.н.с. ИНЦ РАН, к.б.н.,

Бердиева Мария Анатольевна

Санкт-Петербург, 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	- 1 -
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	- 3 -
1.1. История изучения инфузорий-эндобионтов пищеварительного тракта млекопитающих ..	- 3 -
1.2. Система трихостоматид.....	- 10 -
1.3. Цитология эндобионтных инфузорий.....	- 14 -
1.4. Экология и распространение эндобионтных инфузорий	- 20 -
Глава 2. ИНFUЗОРИИ-ЭНДОБИОНТЫ <i>Equus quagga burchellii</i>	- 28 -
2.1. Материал и методы.....	- 28 -
2.2. Результаты и обсуждение.....	- 29 -
2.2.1. Видовой состав инфузорий у бурчелловой зебры.....	- 29 -
2.2.2. Строение инфрацилиатуры видов <i>Ditoxum funinucleum</i> и <i>Blepharocorys microcorys</i>	- 35 -
ВЫВОДЫ.....	- 40 -
Благодарности.....	- 41 -
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	- 42 -

ВВЕДЕНИЕ

Эндобионтные инфузории, населяющие пищеварительный тракт различных позвоночных животных, являются уникальной группой протистов с многолетней историей изучения. В пищеварительном тракте обитают представители двух крупных таксонов – Litostomatea и Suctorea (Lynn, 2010). Хозяевами эндобионтных инфузорий могут быть представители различных групп позвоночных, однако только в пищеварительном тракте млекопитающих образуются сообщества этих протистов, отличающиеся значительным видовым разнообразием (Корнилова, 2004). Видовой состав инфузорий специфичен у представителей разных отрядов млекопитающих, считается, что это является результатом длительной коэволюции партнеров в системе (Vd'ačný, 2018). Структура сообществ эндобионтов определяется видовой принадлежностью хозяина, а также особенностями его биологии и экологии (Kornilova et al., 2021). Наиболее детально изучены сообщества эндобионтных инфузорий, населяющих рубец жвачных, в первую очередь рогатого скота, включая различные аспекты взаимодействий инфузорий с хозяином и другими микроорганизмами, формирующими микробиоту пищеварительного тракта (Корнилова, 2004; Henderson et al., 2015). В отношении инфузорий-эндобионтов других видов хозяев имеющаяся в литературе информация ограничивается преимущественно данными о видовом составе эндобионтов (Стрелков, 1939; Cunha, Freitas, 1940; Gilchrist et al., 1994; Kornilova et al., 2020; Gürelli, 2023). Практически отсутствуют сведения о механизмах влияния различных факторов на структуру сообществ эндобионтных инфузорий, а также о специфичности взаимодействия партнеров в системе на уровне родов и видов. В связи с этим особый интерес представляют исследования, направленные на изучения инфузорных сообществ, формируемых в пищеварительном тракте животных, содержащихся в условиях неволи. При содержании в зоопарках часто меняется рацион хозяина, а также возрастает вероятность горизонтального переноса эндобионтов между различными видами животных-хозяев (Ike et al., 1985; Modrý et al., 2009). Сравнительный анализ видового состава инфузорий у одного и того же вида хозяина в природных и искусственных местообитаниях позволяет оценить влияние этих двух факторов на видовой состав инфузорных сообществ. Кроме того, в зоопарках иногда предоставляется уникальная возможность изучения фауны эндобионтных инфузорий редких видов животных, а также животных, распространенных в труднодоступных для сбора проб местообитаниях (Корнилова, 2004).

В связи с этим, целью данной ВКР стал комплексный анализ видового состава инфузорий в бурчелловой зебре *Equus quagga burchellii* в условиях длительного содержания в неволе. Из поставленной цели вытекают следующие задачи:

- 1) Собрать материал инфузорий из зебры вида *Equus quagga burchellii* в условиях неволи;
- 2) Определить видовую принадлежность инфузорий, обнаруженных в пробах, с использованием световой и иммунофлюоресцентной микроскопии;
- 3) Провести сравнительный анализ видового состава сообществ инфузорий из зебр из разных местообитаний с использованием оригинальных и литературных данных;
- 4) Исследовать строение ресничного аппарата некоторых эндобионтных инфузорий с использованием световой и иммунофлюоресцентной микроскопии.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. История изучения инфузорий-эндобионтов пищеварительного тракта млекопитающих

Изучение инфузорий пищеварительного тракта млекопитающих началось с краткой статьи Грюби и Делэфона в 1843 году (Gruby, Delafond, 1843): они описали несколько видов из кишечника лошади, собаки, свиньи и желудка быка. Хотя иллюстрации к данной работе отсутствовали, из-за чего определить описанные виды было невозможно, она положила начало изучению эндобионтных инфузорий.

Активное описание инфузурных сообществ из разных хозяев началось с середины XIX века. В 1859 году Штейн описал некоторые виды семейства Ophryoscolecidae из рубца жвачных млекопитающих: *Entodinium bursa*, *E. dentatum*, *E. caudatum*, *Ophryoscolex inermis*, *O. purkynjei* (Stein, 1859а, б). Собственно, от родовых названий этих видов и берут названия таксонов Entodiniomorpha и Ophryoscolecidae (Корнилова, 2004). Описания Штейна были дополнены и проиллюстрированы позже А. Шубергом в 1888 году (Shuberg, 1888). Вскоре итальянский ученый А. Фиорентини (Fiorentini, 1890) в своей небольшой статье описал и назвал 14 новых видов энтодиниоморфид из слепой и толстой кишки лошади; с этого начались исследования эндобионтов из кишечника непарнокопытных. Им же посвятил свою первую в этой области диссертацию Бундле, в которой он описал роды *Cycloposthium* и *Blepharocorys* (Bundle, 1895).

Стало очевидно, что инфузурные сообщества рубца и кишечника различаются по видовому составу. Труды по описанию эндобионтных инфузурий разделились на два направления: сначала это были исключительно описания инфузурных сообществ рубца жвачных животных, затем началось активное изучение инфузурной фауны кишечника непарнокопытных, в частности лошадиных. Поэтому инфузурий-эндобионтов стали делить на “форгутных” (foregut), населяющих преджелудки жвачных, и “хиндгутных” (hindgut), обитающих в кишечнике. Наиболее активно изучались форгутные инфузурии. В XX веке вышло множество весьма подробных трудов — и таксономических, и цитологических. Например, в 1925 году Гассовский в своем докладе сообщил об инфузуриях, найденных в кишечнике дальневосточного пятнистого оленя, описав при этом несколько новых видов *Entodinium* и *Diplodinium* (Гассовский, 1925). Также стоит упомянуть работу Шарпа, который положил начало изучению цитологии эндобионтных инфузурий (Sharp, 1914). Изучая морфологию вида *Epidinium eucaudatum*, он описал его «нейромоторный аппарат» по аналогии с нервной системой Metazoa. Однако некоторые ученые вскоре усомнились в такой трактовке (Стрелков, 1939). Сейчас уже достоверно известно, что «нейромоторный

аппарат» - это фибриллы цитоскелета, выполняющие опорную функцию (Grain, 1994). С 1923 года стали выходить работы В.А. Догеля, большая часть которых была посвящена офриосколецидам. Монография Догеля “*Monographie der Familie Ophryoscolecidae*”, опубликованная в журнале “*Archiv für Protistenkunde*” в 1927 году, использовалась и иностранными учеными в качестве определителя (Dogiel, 1927; Корнилова, 2004). Всего Догель описал более 90 новых видов и форм офриосколецид, среди них: *Entodinium exiguum*, *E. longinucleatum*, *E. bicornutum* Dogiel, 1925, *E. ovinum* Dogiel, 1927, *Diplodinium ranfigeri* Dogiel, 1925, *Polyplastron multivesiculatum*, *Ostracodinium obtusum* (Dogiel, Fedorowa, 1925), *Caloscolex camelinus* Dogiel, 1926 (Корнилова, 2004). К числу его работ также относится описание форгутных инфузорий из преджелудков верблюда (Dogiel, 1926), на основе которой спустя почти 50 лет Янковским был выделен новый род *Campylodinium* (Янковский, 1975). Помимо таксономии, Догель также уделял большое внимание и внутреннему строению клетки, изучая органеллы инфузорий (Dogiel, 1923; Dogiel, Fedorowa, 1925; Dogiel, 1929). Помимо Гассовского и Догеля, немалый вклад в изучение офриосколецид в первой половине XX века внесли также зарубежные исследователи: Бюиссон (Buisson, 1924), китайский ученый Хсиунг (Hsiung, 1930a, 1930b), Джеймсон (Jameson, 1925, 1926), Беккер и Талбот (Becker, Talbott, 1927) и другие.

При систематизировании разнообразия эндобионтных инфузорий из рубца жвачных животных существовало несколько подходов к выделению таксонов разного ранга в зависимости от тех признаков, которые использовались разными авторами. Так, например, Догель предложил классифицировать офриосколецид на основе расположения и количества их клеточных выростов, однако одного этого признака оказалось недостаточно из-за большого морфологического разнообразия представителей этого семейства (Корнилова, 2004). Зарубежные авторы, например, Кофоид и Макленнон, классифицировали виды рода *Entodinium*, основываясь на морфологии ядер (Kofoid, MacLennan, 1930, 1932, 1933). Таким образом они разделили энтодиниумов на несколько групп. Но и эта классификация оказалась не очень эффективна, поскольку многие виды не уложились в рамки этого признака. Еще одним определительным признаком стало расположение скелетных пластин Ophryoscolecidae. На этой основе Кофоидом и Макленнаном из некоторых родов были вынесены отдельные виды (из рода *Polyplastron* — *Elytroplastron*, из рода *Ostracodinium* — *Enoploplastron* и т.д. (Корнилова, 2004)); некоторые авторы (Grain, 1994; Lateur, 1966) не сочли это обособление обоснованным. В 30-х годах прошлого столетия вышло несколько работ Полянского и Стрелкова, посвященные изменчивости офриосколецид (Полянский, Стрелков, 1938). Оказалось, что в потомстве одной инфузории (ее «клонах») проявляется широкая изменчивость длины каудальных

выростов, наличие которых раньше рассматривали как определяющий признак. Впоследствии Любинский предложил разделять офриосколецид на три основных формы, основываясь на расположении ядер друг относительно друга и относительно сократительной вакуоли, а также на морфологических признаках клетки (форма клетки, наличие борозд и т.п.) (Любинский, 1957а, 1957б, 1957в, 1958а, 1958б.). Латтур взял за основу расположение ядра относительно сократительной вакуоли, и, хотя некоторые виды из работ, где их расположение не упоминается, определить уже трудно, такой способ определения видов офриосколецид оказался наиболее действенным и актуален до сих пор (Корнилова, 2004).

Во второй половине XX века с появлением новых методов микроскопии увеличивается число работ по цитологии форгутиных инфузорий. Однако еще после самой первой работы Шарпа в изучение цитологии офриосколецид внес огромный вклад Догель, который первый назвал их внутриклеточные ячеистые пластины «скелетными» (Dogiel, 1923). Их строение, а также некоторые другие подробности внутреннего устройства клетки подробно описал Стрелков в своих работах (Стрелков, 1928, 1939). Догель также первым описал вакуоль с конкрециями у бучлид (Dogiel, 1929), химическую природу которых позже установили некоторые авторы (Faure-Fremiet, 1957; Anderson, Dumont, 1966). С помощью классической световой микроскопии изучались сократительные вакуоли (Kraschemnikov, 1929; MacLennan, 1933; Wertheim, 1934), ядра (Полянский, Райков, 1983; Осипов, 1981), аппарат Гольджи (Noirot-Timothee, 1957); однако для более подробных данных по цитологии клетки нужны были методы с более высоким уровнем разрешения. С появлением электронной микроскопии стало известно строение гидроносом офриосколецид (Snyers et al., 1981). Было опубликовано множество более подробных работ о строении клеток трихостоматид (Bretschneider, 1950, 1960; Noirot-Timothee, 1960; Batisse, 1965; Grain, 1966; Latteur, 1966; Coleman, 1969; Sundermann, Paulin, 1981; Delfosse, Latteur, 1982; Van Hoven, 1990; Butler, 1990; Göçmen, 1993; Göçmen et al., 2001; Cameron, O'Donoghue, 2002; Lynn, 2010), различных клеточных включений (Coleman, Hall, 1974; Bonhomme et al., 1980; Senaud et al., 1987; Göçmen, Oktem, 1994; Lloyd et al., 1996), а также покровов (Герасимова, Серавин, 1978, 1979; Серавин, Герасимова, 1979; Grain, 1994; Ergen et al., 2000).

Изучение метаболизма инфузорий стало возможным благодаря разработке методик культивации. Еще в 1934 году Вестфаль смог получить культуру офриосколецид (Westphal, 1934). При работе с инфузориями *in vivo* производят дефаунизацию рубца хозяина и заселяют его нужными видами (Orpin, 1977); для этого удобны фистулированные животные (Dehority, Mattos, 1978). Потом содержимое рубца откачивают при помощи зонда

(Полянский, Стрелков, 1938). Первая попытка культивации *in vitro* была предпринята вскоре после открытия инфузорий-эндобионтов Штейном в 1858, однако культуры научились поддерживать в течение долгого времени только спустя 80 лет (Hungate, 1942). В целом для содержания культур в пробирках важен химический состав среды и определенный рацион. По Кларку (Clarke, 1963) в качестве успешного субстрата для культивирования используется смесь крахмала, сухой травы и казеина в растворе минеральных солей (Корнилова, 2004). Очевидно, обязательным компонентом также является жидкость из рубца. Причем добавление некоторых компонентов и их определенное соотношение способствует продлению жизни эндобионтных инфузорий: так, при присутствии в среде сена, ячменной муки и пшеничной клейковины в соотношении 30 к 47 к 23 соответственно культура сохраняется до 240 дней (Michalowski et al., 1985). Однако следует оговориться, что до сих пор долговременное поддержание культур инфузорий-эндобионтов не представляется возможным. Тем не менее, в первой половине XX века появляются работы по метаболизму офриосколецид из рубца, посвященные их целлюлозолитической активности (Hungate, 1942, 1943). Кроме того, изучалось использование инфузориями углеводов в качестве пищевого субстрата, в особенности легкоусвояемых сахаров (Van Hoven, Prins, 1977). Выяснено, что углеводы и липиды запасаются клеткой и несут энергетическую и строительную функции (Abaza et al., 1975; Coleman, Reynolds, 1982). Для исследования процесса расщепления крахмала до декстринов инфузорий разрушают ультразвуком после неоднократной промывки и центрифугирования, а затем жидкость над осадком инкубируют с растворимым крахмалом для определения ферментативной активности (Корнилова, 2004). Немало трудов было направлено также на изучение метаболизма аминокислот у эндобионтных инфузорий (Coleman, 1979; Onodera, Migita, 1985; Coleman, Laurie, 1974, 1977; Coleman, Hall, 1984; Grain, 1990 и др.).

Взаимодействие эндобионтных инфузорий с другими микроорганизмами, населяющими рубец жвачных млекопитающих, интересовало многих авторов (Kurihara et al., 1964; Vogels et al., 1980; Newbold, Griffin, Wallace, 1989; Prins, 1991; Lloyd et al., 1996; Dehority, 1998 и др.). Во второй половине прошлого столетия уже было показано, что для многих эндобионтных инфузорий бактерии являются основным источником пищи, и в отсутствие инфузорий количество бактерий возрастает (Newbold, Griffin, Wallace, 1989). Кроме того, изучались взаимоотношения инфузорий и метаногенных архей (Vogels et al., 1980). Но только светооптических и биохимических методов оказалось недостаточно для получения более подробных данных, например, о полном видовом составе микробиоты рубца, взаимодействии ее представителей друг с другом, а также о сложных

метаболических процессах, индуцируемых микроорганизмами и происходящих в рубце. С появлением и широким распространением так называемых омиксных методик исследования в последние десятилетия публикуются комплексные работы по изучению микробиомов различных жвачных млекопитающих (Chaucheyras-Durand, Ossa, 2014; Henderson et al., 2015; Sollinger et al., 2018; Mishra et al., 2020; Sanjorjo et al., 2023). Быстрый прогресс различных методов секвенирования и доступность огромных публичных баз данных для сравнительного анализа теперь позволяют быстро идентифицировать микроорганизмы на основе секвенсов их генов 16S или 18S рРНК. Поскольку 16S и 18S рРНК, а также кодирующая их рДНК эволюционно консервативны, секвенирование может быть использовано для идентификации микроорганизмов на уровне целой экосистемы, а также для создания классификаций, которые отражают эволюционные взаимоотношения между этими микроорганизмами, в результате чего отпадает необходимость в их культивировании (Chaucheyras-Durand, Ossa, 2014). Создание библиотек клонов для генов 16S рРНК бактерий, к примеру, способствовало открытию огромного разнообразия новых родов и видов бактерий, не описанных прежде (Chaucheyras-Durand, Ossa, 2014). Благодаря метагеномному и филогенетическому анализу было выяснено, что наблюдается горизонтальный перенос генов от архей и бактерий к инфузориям, населяющим рубец жвачных животных. В первую очередь это гены, кодирующие ферменты, участвующие в метаболизме и транспорте углеводов. Следовательно, имеется близкая эволюционная и межвидовая связь между этими представителями микробиома (Richards et al., 2003). Однако, хотя прокариоты, входящие в состав микробиомов жвачных млекопитающих, изучены неплохо, метагеномных работ по сообществам инфузорий-эндобионтов, в сравнении с многочисленными исследованиями о бактериальных сообществах, практически нет. Отчасти это может быть связано с недостатком молекулярных данных по отдельным видам и их генам. В связи с этим множество вопросов все еще остаются без ответа, но новые технологии, вероятно, вскоре прольют свет на эндобионтных инфузорий.

О хиндгутных инфузориях кишечника различных растительноядных животных известно в значительной степени меньше, чем о форгутных. После работы Фиорентини А. Бундле посвятил инфузориям-эндобионтам свое диссертационное исследование и описал в нем роды *Cycloposthium* и *Blepharocorys*, впоследствии давшие названия одноименным семействам (Bundle, 1895). Еще одной подробной таксономической работой о инфузориях-эндобионтах непарнокопытных животных была работа Г. Гассовского «К микрофауне кишечника лошади» (Гассовский, 1919). В ней он сравнивал состав инфузорных сообществ дистального и проксимального отделов кишки. Кроме того, помимо энтодиниоморфид, он впервые обнаружил среди эндобионтов кишечника инфузорий из подкласса Suctoria; он

также предложил 10 новых родов, например, род *Holophryoides*, а некоторые названия, предложенные им (*Tetratoxum inifasciculatum*, *Paraisotricha ovalis* и др.), сохранились до сих пор (Корнилова, 2004). В 1928 году появляются публикации Стрелкова, посвященные эндобрионным инфузориям из кишечника лошадиных: он открыл два новых вида представителей рода *Cycloposthium* – *C. piscicauda* и *C. scutigerum*, переописал *C. edentatum* и выделил некоторые формы этого вида (*C. edentatum f. gigas*, *C. edentatum f. scutigerum*), а также выделил множество новых видов, включая *Tripalmaria dogieli*, *Ditoxum hamulus* и *D. brevinucleatum*, *Spirodinium nanum* и другие (Strelkow, 1928). В 1939 году была опубликована его монография «Паразитические инфузории из кишечника непарнокопытных семейства Equidae» – подробный труд, в котором Стрелков приводит характеристики семейств, родов и видов. Эта монография до сих пор актуальна и является замечательным определителем: для классификации в ней используются такие признаки, как общая форма клетки, строение и расположение цилиатуры, форма и расположение ядер (Стрелков, 1939). Незадолго до этого китайский ученый Хсиунг внес свой вклад в исследования эндобрионных инфузорий, публикуя свои труды, включавшие и монографию “A monograph on the protozoan fauna of the large intestine of the horse” с описаниями встреченных им видов (Hsiung, 1930).

Исследований, посвященных внутреннему строению клеток хиндгутных инфузорий и особенностям строения их цилиатуры, в начале прошлого столетия известно достаточно мало. Догель, помимо скелетных пластин офриосколецид, описал таковые у циклопостиид (Корнилова, 2004); ему также принадлежит первоописание вакуоли с конкрециями в клетках бючлиида (Dogiel, 1929). Скелетные пластины циклопостиид также упоминаются в публикациях зарубежных ученых того времени (Hoare, 1937) и в работе Стрелкова (Стрелков, 1939). Во второй половине XX века в свет вышли труды польской ученой Марии Вольска (Wolska, 1964, 1966, 1971, 1978, 1980); она первая изучила строение инфрацилиатуры хиндгутных инфузорий, проводя их импрегнацию серебром. Вольска переописала таким образом множество представителей разных родов, включая *Cycloposthium*, *Tetratoxum*, *Triadinium* и *Blepharocorys*. Кроме того, она предложила отделить семейство *Blepharocorythida* от *Trichostomata* (Wolska, 1966). На основе ее данных некоторые виды претерпели ревизию: на основе строения инфрацилиатуры род *Paraisotricha* был выделен в новый – *Rhizotricha* (Wolska, 1964), а из рода *Triadinium* Вольска выделила новый род *Circodinium* (Wolska, 1971).

С первой половины XX века также активно изучались инфузориальные сообщества в кишечном тракте других растительноядных позвоночных-хозяев – грызунов (Schubotz,

1909; Scheunert, 1911; Cunha, 1914; Chatton, Perard, 1919; Cunha, Freitas, 1940), слоновых (Kofoid, 1935), носорогов (Buisson, 1923; Watson, 1945), приматов (Reichenow, 1917), тапиров (Cunha, Muniz, 1925). Но это были преимущественно фаунистические работы, включавшие описания новых видов с помощью световой микроскопии. Фауна многих видов позвоночных хозяев остается преимущественно неизученной. Только в начале XXI века появились работы с описаниями новых родов и видов из кенгуру и других сумчатых Австралии, относящихся к группе Macropodiniidae (Cameron, O'Donoghue, Adlard, 2000, 2001; Cameron, O'Donoghue, 2002, 2003). Изучение внутреннего строения клеток показало, что макроподинииды сильно отличаются от других трихостоматид; вероятно, это связано с географической изоляцией их хозяев (Корнилова, 2004). На данный момент эта группа занимает особое положение на филогенетическом древе трихостоматид (Adl et al., 2019).

Таким образом, вплоть до настоящего времени для изучения эндобионтных инфузорий разными исследователями использовались преимущественно светооптические методы. Соответственно, большая часть работ была чисто фаунистического характера, с описаниями видов и родов из различных позвоночных хозяев. Световая микроскопия позволила ученым положить начало изучению внутреннего устройства клетки, но в то же время выступила своего рода ограничителем, по крайней мере до появления более совершенных методов, таких как электронная микроскопия. С появлением методов культивирования многие авторы смогли внести свой вклад в изучение метаболизма инфузорий, дополнив знания об их экологии. Но только в последние десятилетия с развитием различных биологических и комплексных методов, таких как метагеномика и геносистематика, электронная, сканирующая и иммунофлюоресцентная микроскопия, начали постепенно расширяться наши представления об этих уникальных протистах. Множество деталей их экологии, строения, метаболизма, распространения и эволюции все еще требуют внимания и изучения. Вероятно, множество видов еще не открыто и не исследовано. Возможно, в скором времени с развитием науки мы сможем узнать гораздо больше о инфузориях-эндобионтах.

1.2. Система трихостоматид

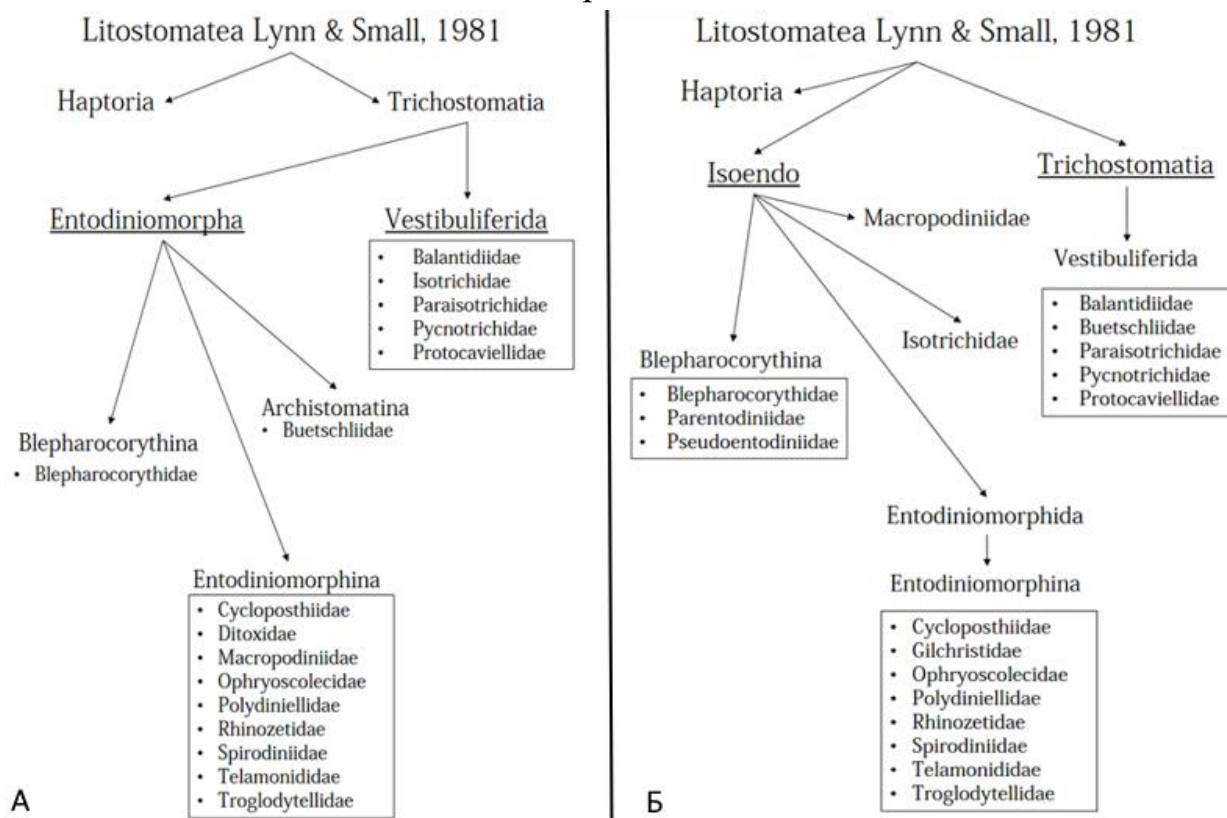


Рисунок 1. А – Система класса Litostomatea по Линну и Смоллу (Lynn, 2010); Б – Современная классификация Litostomatea на основе молекулярных данных 18S рРНК (Adl et al., 2019).

Попытки систематизировать разнообразие эндобионтных инфузорий начались еще в XIX веке. Так, в 1859 году, Штейн предложил делить инфузорий на два таксона по расположению и организации цилиатуры: *Holotricha* и *Heterotricha* (Stein, 1859). В 1889 году Бючли разделил *Holotricha* на *Gymnostomata* и *Trichostomata* на основе присутствия или отсутствия ресничек в цитостоме (Корнилова, 2004). Вскоре Дофлейн выделил отдельную группу *Entodiniomorpha* специально для офриосколецид (Doflein, 1901). К тому моменту выделяли всего несколько семейств: в отряд *Holotricha* входило два семейства: *Buetschliidae* Poche, 1913 и *Isotrichidae* Butschli, 1889. Они относились к подотрядам *Gymnostomata* Butschli, 1889 и *Trichostomata* Butschli, 1889. В свою очередь, в отряд *Heterotricha* Stein, 1859 вошли семейства *Pycnotrichiidae* Poche, 1913, *Cycloposthiidae* Poche, 1913 и *Ophryoscolecidae* Stein, 1859 соответственно. Отряд *Entodiniomorphida* возник позже (Корнилова, 2004).

На протяжении истории изучения эндобионтных инфузорий для систематизации всего их разнообразия авторы предлагали разные признаки. Стоит сказать, что построить такую классификацию этих организмов, которая отражала бы эволюционные отношения между таксонами, а также достаточно точно характеризовала таксоны более низкого ранга, исключительно на морфологических признаках трудно. В 1924 году Догель предложил морфологические признаки в качестве определительных для семейства *Ophryoscolecidae*:

основываясь на количестве клеточных выростов у разных представителей, он предложил «периодическую таблицу семейства *Ophryoscolecidae*» (Корнилова, 2004). Кофойд и Макленнон классифицировали различных инфузорий рода *Entodinium*, опираясь на размеры тела, положения макронуклеуса и сократительной вакуоли (Kofoid, MacLennan, 1930, 1932, 1933), но такая классификация не получила распространения из-за огромного морфологического разнообразия форгутиных инфузорий. В дальнейшем она была пересмотрена несколькими авторами, в частности Латтуром (Latteur, 1966, 1969) и Любинским (Lubinsky, 1957). Латтур предложил определять оффриосколецид, основываясь на расположении ядра относительно сократительной вакуоли; этот способ используют до сих пор. Характерным признаком у Пиюторака, выделившего в 1974 году класс *Vestibulifera*, являлось наличие у протистов вестибулюма, однако, как оказалось позднее, не все энтодиниоморфиды, попавших в этот класс, имеют вестибулюм (Lynn, 2010). Серавин и Герасимова (Серавин, Герасимова, 1979) предлагали выделить *Entodiniomorpha* и *Vlepharocorythida* в особый подкласс *Syntricha*, исходя из особенностей строения их инфрацилиатуры. В 1981 году на основе результатов исследований околотротовой цилиатуры инфузорий с помощью электронного микроскопа Линном и Смоллом был предложен класс *Litostomatea* (от греч. *lytos* – “простой”, *stoma* – “рот”) в качестве замены существовавшего тогда класса *Gymnostomata* (от греч. *gymnos* – “голый”) (Lynn, 2010). От системы, предложенной Пиютораком в 1994 году, Линн и Смолл отказались и оставили класс *Litostomatea*, выделив в нем два подкласса — *Naptoria* и собственно *Trichostomatia*. Последний — крупный таксон, включающий в себя два отряда: *Entodiniomorpha* и *Vestibulifera*. К энтодиниоморфидам авторы относили три группы: *Archistomatina* с единственным семейством *Buetschliidae*, *Vlepharocorythida* с единственным семейством *Vlepharocorythina* и собственно *Entodiniomorpha*, в состав которой входят несколько семейств эндобионтных инфузорий (рис. 1, А). В основном эта система зиждется на морфологических признаках, таких как строение кортекса, расположение трансверсальных фибрилл кинетосом и строение околотротовой цилиатуры и инфрацилиатуры, но она также была частично подтверждена молекулярными данными, полученными в результате секвенирования гена 18S рРНК Кэмероном и коллегами (Cameron, Adlard, O'Donoghue, 2001). Таким образом, становление классификации эндобионтных инфузорий происходило на основе и в процессе развития светооптических методов, но далеко не все морфологические признаки смогли отразить то разнообразие, которое исследователи наблюдали, изучая этих протистов.

Совсем недавно Одл с коллегами (Adl et al, 2019) опубликовали работу, в которой вышеописанная система Линна и Смолла претерпела некоторые изменения (рис. 1, Б). Была

предложена новая клада Isoendo, объединяющая Blepharocorythida, Entodiniomorpha, Isotrichidae и Macropodiniidae. На филогенетическом древе Isoendo формируют сестринскую ветвь к Trichostomatia, куда входят теперь и Buetschliidae, по системе Линна и Смолла ранее относившиеся к Entodiniomorpha. К Isoendo Одл со соавторами отнесли собственно Entodiniomorpha с семействами Cycloposthiidae, Ophryoscolecidae, Spirodiniidae и другими, а Blepharocorythida были вынесены как отдельный таксон в рамках Isoendo. По Линну и Смоллу изначально блефарокоритиды входили в состав отряда Entodiniomorpha. Кроме того, по данной классификации Isotrichidae относят к Isoendo как самостоятельная группа; по Линну и Смоллу изотрихиды входили в состав Vestibuliferida. Предложенная система основана преимущественно на молекулярных данных, полученных при секвенировании гена 18S рРНК. Каких-либо морфологических синапоморфий для характеристики крупных таксонов пока выявить не удалось, и термин «трихостоматиды» в настоящее время продолжают употреблять в литературе для обозначения эндобионтных ресничных инфузорий в целом.

Немаловажной является и ревизия системы сукторий, проведенная Довгалем: он возвел таксон Suctorea до класса (Dovgal, 2002). Довгаль выделил несколько подклассов сукторий, исходя из типов почкования, которое наблюдается у трофонтов: Exogenia (“exogemmy”), Vermigenia (“vermigemmy”), Endogenia (“endogemmy”) и Evaginogenia (“semicircumvaginate budding”). Среди сукторий эндобионтами кишечного тракта млекопитающих являются представители семейства Allantosomatidae Jankowski, 1978, которое на данный момент относится к таксону Exogenia (Dovgal, 2002).

Хотя прогресс в развитии молекулярной биологии и облегчил построение классификации для инфузорий-эндобионтов на уровне крупных таксонов, для более мелких групп, таких как роды и виды, молекулярные исследования не стали панацеей: большая часть эндобионтных инфузорий все еще не исследована с помощью методов молекулярной биологии, и сиквенсы их генов 18S рДНК отсутствуют в публичных базах данных. Это связано, в первую очередь, с труднодоступностью некоторых видов, которые могут быть эндобионтами редких и вымирающих животных, таких как носороги, гориллы, тапиры, некоторые грызуны. Кроме того, многие виды имеют чрезвычайно маленькие размеры – например, представители семейства Buetschliidae (*Bundleia benbrooki* – всего до 28 мкм в длину); это представляет некоторую сложность при сборе материала для секвенирования. Мелкие формы очень похожи между собой, поэтому не всегда является возможным их точное определение только с помощью классической световой микроскопии. По всем этим причинам в настоящее время совершенствуются методики исследования. Для определения

рода и вида эндобионтных инфузорий широко используются и другие методы, например, иммунофлюоресцентная микроскопия (Kornilova et al., 2022). Она позволяет выявить особенности строения инфрацилиатуры и цитоскелета, которые не видны с использованием классической световой микроскопии, и таким образом с большей точностью охарактеризовать ту или иную инфузорию. К тому же в последние годы стала все чаще применяться сканирующая микроскопия (Gürelli, 2023), а в последние десятилетия – работы, основанные на молекулярных данных (Ito et al., 2014; Cedrola et al., 2017, 2021). Но, как было уже сказано, молекулярные данные пока что не покрывают всего разнообразия эндобионтных инфузорий. Поэтому на данный момент важен комплексный подход – совокупность морфологических признаков и современных методик геносистематики. В связи с этим, система эндобионтных инфузорий млекопитающих, судя по всему, еще долгое время будет дополняться и совершенствоваться.

1.3. Цитология эндобионтных инфузорий

Размеры клеток трихостоматид сильно варьируют: мелкие представители (*Vlepharocorythida*, *Buetschliidae*) в размерах часто не превышают 30 мкм в длину, а более крупные (различные *Entodiniomorpha*) могут достигать 500 мкм. Трихостоматиды характеризуются разнообразием форм клеток. Так, например, у многих ринозетид, встречающихся в пищеварительном тракте носорогов, присутствуют длинные выросты, по мнению некоторых авторов способные выдвигаться, способствуя задержке инфузорий в кишечнике (Van Hoven et al, 1988). Большинству блефарокоритид также свойственны выросты на апикальной поверхности клетки рядом с вестибулумом; их функция неясна. У офриосколецид тоже встречаются шипы, которые подвержены фенотипической изменчивости (Полянский, Стрелков, 1938) – их некоторые авторы раньше относили к определительным признакам. В своих работах Стрелков и Полянский выделили шесть морфотипов *Entodinium caudatum*, основываясь на длине этих клеточных выростов. Одним из факторов, от которого зависело присутствие того или иного морфотипа, был рацион хозяина. Кроме того, было выяснено, что на размер шипов у *E. caudatum* влияет и присутствие хищников. Когда в среду с подверженными сильной фенотипической изменчивости энтодиниумами был помещен хищный вид *E. vorax*, все виды без шипов были элиминированы, и осталась только популяция первого морфотипа с длинными каудальными выростами. Поэтому исследователям в дальнейшем пришлось отказаться от определения видовой принадлежности энтодиниумов, основываясь исключительно на форме каудальных выростов.

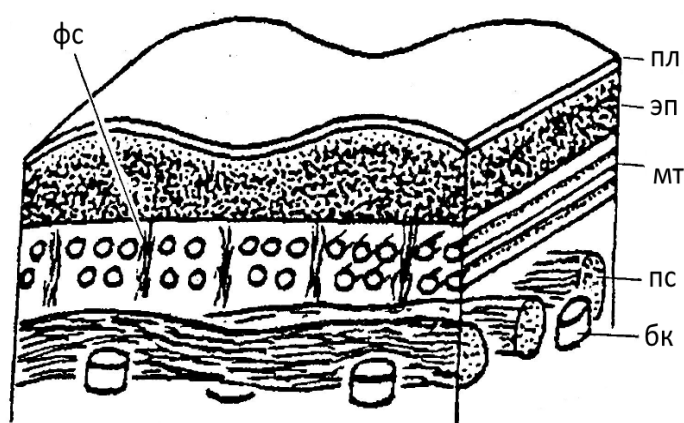


Рисунок 2. Схематическое изображение покровов трихостоматид. Обозначения: ал - альвеолы, бк - безресничные кинетосомы, мт - микротрубочки, пл - плазмалемма, пс - пограничный слой между эктоплазмой и эндоплазмой, фс - филаментозная сеть (по Grain, 1994).

Покровы некоторых эндобионтных инфузорий – в частности, семейства *Ophryoscolecidae* – были изучены еще во второй половине двадцатого века несколькими авторами (рис. 2, 3). Серавин и Герасимова выделили особый тип покровов инфузорий, обозначенный ими как «кутикулы», (покровы, обладающие высокой механической прочностью), и отмечали, что особенности строения кутикул энтодиниоморфид и блефарокоритид

отличают их от кутикул других цилиат – сукторий, хонотрих и перитрих (Серавин,

Герасимова, 1979). Кутикулы этих групп инфузорий и трихостоматид сформировались на основе пелликул, в простейшем варианте представленных плазмалеммой, подстилаемой

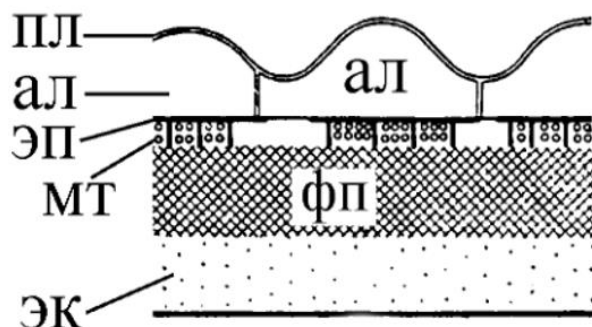


Рисунок 3. Схематическое изображение покровов трихостоматид. Обозначения: ал – альвеолы, мт – микротрубочки, пл – плазмалемма, эк – эктоплазма, эп – эпиплазма, фп – филаментозный пласт (по Герасимовой, 1989).

подстилат тонкий слой эпиплазмы, армируемый двумя слоями упорядоченных микротрубочек, под которыми располагается мощный филаментозный пласт (рис. 3). По Грейну эпиплазма занимает все пространство между микротрубочками и цитоплазматической мембраной (Grain, 1994) (рис. 2). Таким образом, фибриллы цитоскелета в основе покровов энтодиниоморфид и блефарокоритид резко отличают их от покровов других цилиат. Филаментозный пласт, по некоторым данным, варьирует по толщине. Так, у *Balantidium*, а также у представителей семейств *Buetschliidae* и *Entodiniomorpha* филаментозный пласт один, а у *Isotricha* и *Dasytricha* (сем. *Isotrichidae*) был обнаружен дополнительный слой филаментов (Grain, 1966). У некоторых энтодиниоморфид были обнаружены филаментозно-фибрилярные структуры на границе эктоплазмы и эндоплазмы – “пограничный фибриллярный слой” или “пограничная фибриллярная система”, который также считается одним из важных диагностических признаков этих инфузорий (Корнилова, 2004).

Для эндобионтных инфузорий млекопитающих характерны исключительно монокинетида – одиночные соматические кинетосомы; Линн связывает это с утратой трихостоматидами экструсом (Lynn, 2010). Название таксона *Litostomatea* отражает присутствие относительно просто устроенной цилиатуры вокруг цитостома у этих инфузорий: она представлена соматическими монокинетидами (у трихостоматид) или кольцом дикинетид (у *Nartoria*). Строение ресничного аппарата отличается своеобразием: для многих энтодиниоморфид, блефарокоритид, бючлид и некоторых других форм эндобионтных инфузорий характерно особое расположение соматической цилиатуры. Она часто занимает не всю поверхность клетки, а сосредотачивается в передней и задней ее

дискретным слоем альвеол (Герасимова, 1989). Выделяли две разновидности кутикул. У *Suctoria*, *Chonotricha* и *Peritricha* кутикула образована пелликулой, под которой находится толстый слой эпиплазмы; кутикула пронизана порами. Кутикула эндобионтных инфузорий, в свою очередь, представлена плазмалеммой, под которой залегает достаточно толстый слой альвеол. Эти альвеолы

частях, формируя дуги – синцилии или цирры, которые в англоязычной литературе также называются “полибрахикинетами” (Корнилова, 2004).

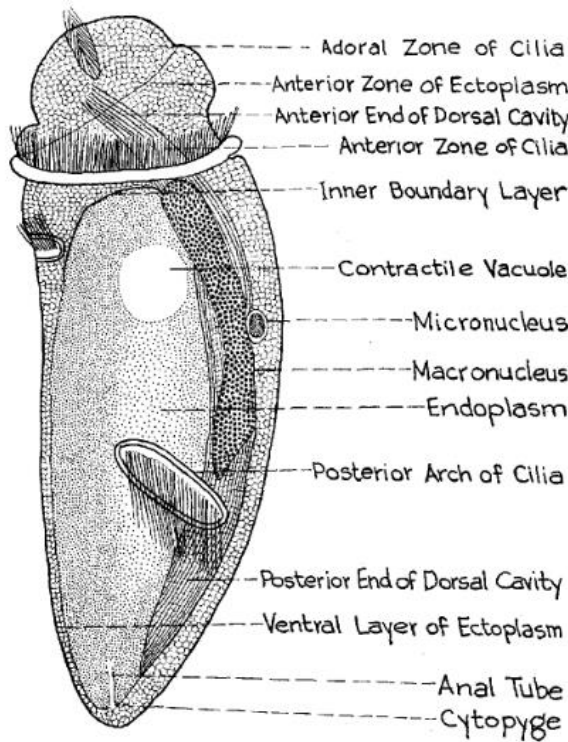


Рисунок 4. Схематическое изображение *Spirodinium equi* с левой стороны (Davis, 1941).

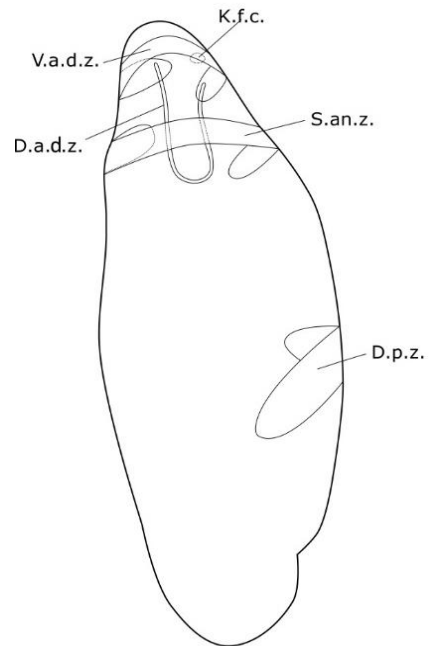


Рисунок 5. Схема расположения ресничных дуг у *Spirodinium equi*. Обозначения (по Wolska, 1985): D.a.d.z. – дорсальная часть адоральной ресничной зоны, D.p.z. – дорсальная задняя ресничная зона, с – цитостом, K.f.c. – безресничные кинетосомы, S.an.z. – соматическая передняя зона, V.a.d.z. – вентральная часть адоральной ресничной зоны.

Так, у *Spirodinium equi* две соматические ресничные дуги огибают клетку с ее вентральной стороны, а одна – с латеральной (рис. 4, 5). Кроме того, реснички могут образовывать пучки, как у многих видов рода *Cycloposthium* (например, *Cycloposthium edentatum*, *C. bipalmatum*, *Tripalmaria dogieli*, *Monoposthium synodontum* (рис. 8, А)). У некоторых трихостоматид цилиатура вовсе отсутствует (например, у некоторых представителей рода *Entodinium*). Таким образом, соматическая цилиатура у некоторых трихостоматид редуцирована. Некоторые авторы предполагают, что редукция соматической цилиатуры соответствует высокому уровню организации (Герасимова, 1989), и выводят современных энтодиниоморфид из более просто устроенных бжчлид со сплошным ресничным покровом (Gürelli, Göçmen, 2012).

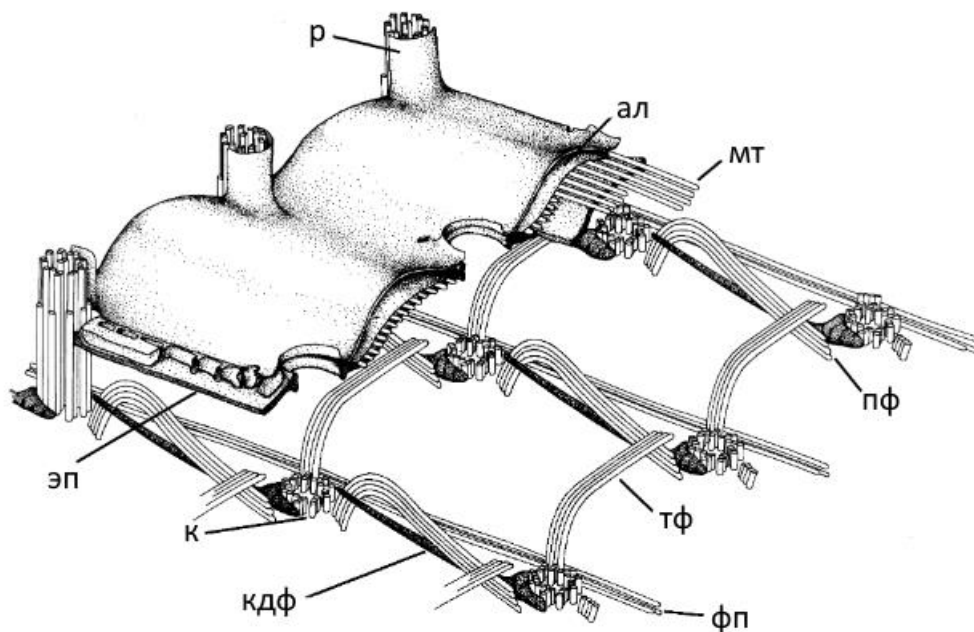


Рисунок 6. Генерализованная схема строения кортекса инфузорий, отображающая взаимоотношения структурных элементов (по Lynn, 2010). Обозначения: ал – альвеола, к – кинетосома, кдф – кинетодесмальная фибрилла, мт – микротрубочки, пф – постцилиарная фибрилла, р – ресничка, тф – трансверсальная фибрилла, фп – филаментозный пласт, эп – эпиплазма.

У литостоматей присутствуют все известные структуры ресничного аппарата, имеющиеся у всех цилиат: кинетосомы, постцилиарные и трансверсальные фибриллы и кинетодесмальные филаменты (рис. 6). Однако характерной особенностью таксона *Litostomatea* является наличие двух трансверсальных фибрилл вместо одной (рис. 7). Одна из таких фибрилл расположена тангенциально по отношению к кинетосоме и простирается вперед в соматический валик, а другая — радиально и направлена назад и поперек (Lynn, 2010).

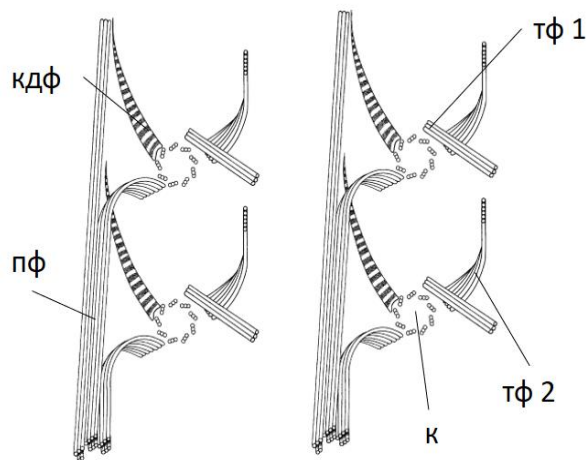


Рисунок 7. Строение соматического кортекса инфузорий класса *Litostomatea* (Lynn, 2010). Обозначения: к – кинетосома, кдф – кинетодесмальный филамент, пф – постцилиарная фибрилла, тф – трансверсальная фибрилла.

У энтодиниоморфид соматическая цилиатура поддерживается прочными тяжами из микротрубочек — немадесмами. Как правило, немадесмы армируют глоточный аппарат у многих форм, однако у крупных инфузорий, например, у *Cochliatoxum periachtum*, могут быть связаны и с соматической цилиатурой. Вероятно, у крупных представителей *Trichostomatia* они придают механическую прочность клетке.

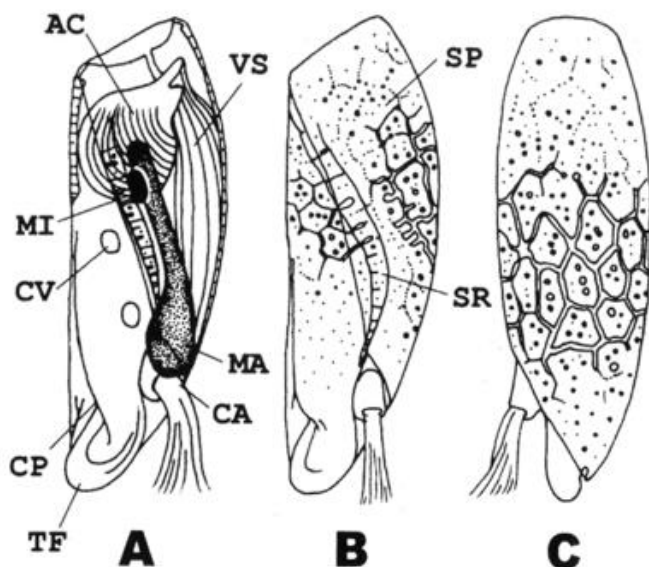


Рисунок 8. *Monoposthium synodontum* (Ito, Imai, 2000). А – Общий вид с левой стороны, В – скелетные пластины с левой стороны, С – с правой стороны. SP – скелетная пластина.

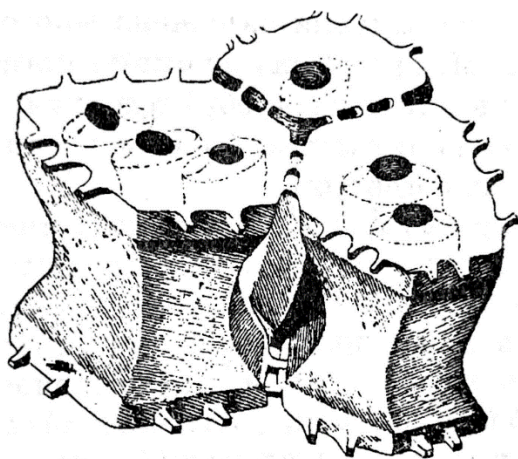


Рисунок 9. Схематическое изображение строения скелетных ячеек у *Cycloposthium* (по Стрелкову, 1939).

У некоторых трихостоматид, в частности у представителей семейств Cycloposthiidae (*Cycloposthium bipalmatum*, *Tripalmaria dogieli*, *Triplumaria heterofasciculata*, *Monoposthium synodontum* (рис. 8)) и Ophryoscolecidae (*Ophryoscolex caudatus*, *Epidinium eucaudatum*), под кутикулой присутствуют особые скелетные пластины. Догель, а также другие авторы предположили, что они выполняют опорную функцию (Sharp, 1914; Dogiel, 1923). Однако высказывались предположения, что в скелетных пластинах происходит запасание гликогена (Schulze, 1922, 1924; Weineck, 1934; MacLennan, 1934), с чем позднее согласился Догель (Kraschennikov, 1955). Вестфаль проводил эксперименты с голодающими офриосколецидами в культуре, доказав запасающую функцию скелетных пластин (Westphal, 1934). Он считал, что пластины состоят из парагликогена и фибрилл, поскольку после долгого голодания они сильно меняются в размерах, и их призматическая структура меняется на фибриллярную (Kraschennikov, 1955). В связи с их изменчивостью даже внутри одной клетки они не являются характерным морфологическим признаком. Догель полагал, что состав скелетных пластин близок к целлюлозе, и назвал их основное химическое вещество “офриосколецином” (Dogiel, 1923); того же мнения придерживался Стрелков (Strelkow, 1929, 1931; Стрелков, 1939). В дальнейшем множество авторов пытались выяснить химический состав скелетных пластин (Schulze, 1922, 1924; Weineck, 1934; MacLennan, 1934). Строение скелетных пластин рассмотрено в работе Стрелкова (Стрелков, 1939; рис. 9). Примечательно, что у одних офриосколецид (например, *Ophryoscolex caudatus*) эти пластины наследуются от материнской клетки, тогда как у других (*Eudiplodinium magii*) закладываются *de novo* (Kraschennikov, 1955).

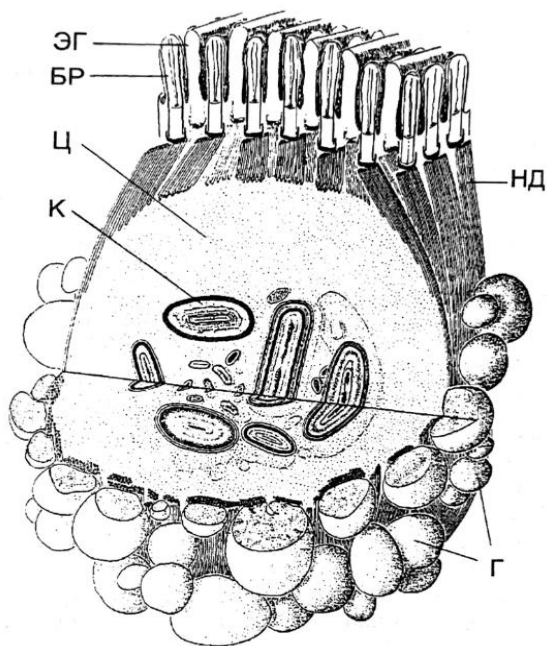


Рисунок 10. Строение вакуоли с конкрециями у Buetschliidae (по Grain, 1994, с изменениями по Корниловой, 2004). Обозначения: БР – булавовидная ресничка, Г – гидрогеносомы, К – конкреция, НД – нематесмы, Ц – цитоплазма, ЭГ – эктоплазматический гребень.

Еще одним признаком, который не встречается у других Ciliophora, является наличие в цитоплазме у представителей семейства Buetschliidae вакуолей с конкрециями (рис. 10). Эти вакуоли располагаются у переднего конца клетки, рядом с цитофаринксом, и содержат гранулы, состоящие из кальциевых солей (Anderson, Dumont, 1966); их может быть несколько или только одна. Такая вакуоль окружена плотными пучками нематесм, которые отходят от кинетосом так называемых “булавовидных ресничек”. Вокруг вакуолей с конкрециями находится множество гидрогеносом. В 1994 году Грейн обнаружил связь компонентов вакуоли с конкрециями с ресничками и

предположил, что эти органеллы выполняют механорецепторную функцию, определяя положение клетки в пространстве (Grain, 1994); эта мысль была высказана еще Догелем, который первым описал вакуоль с конкрециями (Dogiel, 1929).

Поскольку эндобионтные протисты обитают в бескислородной среде, митохондрии у них отсутствуют. Их функциональной заменой выступают гидрогеносомы – органеллы с ферментами, которые окисляют пируват до ацетата и молекулярного водорода с высвобождением АТФ. На данный момент ультраструктурные данные по их строению известны только для офриосколецид (Snyers et al., 1981). Гидрогеносомы возникли у литостоматей независимо и, судя по всему, являются производными митохондрий (Hausmann et al., 2003).

1.4. Экология и распространение эндобионтных инфузорий

Сообщества эндобионтных инфузорий были обнаружены в преджелудках жвачных, сумчатых и мозолоногих, а также в кишечнике непарнокопытных, приматов, грызунов, слоновых (Корнилова, 2004). Как уже упоминалось выше, инфузорная фауна специфична у представителей разных отрядов млекопитающих (Vďačný, 2018). Кроме того, виды рода *Balantidium* обитают в кишечнике рыб и птиц (Chistyakova et al., 2014). Нужно отметить, что подавляющее большинство фаунистических работ было посвящено изучению инфузорий-эндобионтов одомашненных видов жвачных и домашних лошадей, а имеющиеся данные о разных аспектах взаимодействий эндобионтов и хозяина получены в результате изучения сообществ эндобионтных инфузорий жвачных и отчасти мозолоногих. Эндобионтные инфузории – строгие анаэробы, на воздухе сохраняют жизнеспособность в течение очень короткого промежутка времени (Snyers et al., 1982). Передача инфузорий между хозяевами происходит в основном посредством груминга или копрофагии. Известно лишь три рода инфузорий-эндобионтов – *Balantidium*, *Buxtonella* и *Infundibulorium*, представители которых способны формировать цисты (Jameson, 1926; Chistyakova et al., 2014). В связи с этим интересно, что только *Balantidium coli* и *Buxtonella sulcata* – единственные виды среди инфузорий-эндобионтов, которые могут быть патогенными для своих хозяев, при интенсивной инвазии вызывая диарею (Lubinsky, 1957; Schuster, Ramirez-Avila, 2008). Кроме того, в искусственных местообитаниях имеет место передача инфузорий потенциально новым хозяевам (Modrý et al., 2009). По-видимому, некоторые инфузории устойчивы к смене рациона хозяев, в результате чего возможно заражение животного другого вида.

Многие эндобионтные инфузории имеют определенные места локализации в кишечном тракте. К этому выводу пришел еще Гассовский, сравнивая видовой состав дистального и проксимального отделов кишечника (Гассовский, 1919). Более подробные данные приводит Стрелков в своей работе «Паразитические инфузории из кишечника непарнокопытных семейства Equidae» (Стрелков, 1939). Стрелков описывал виды инфузорий-эндобионтов, основываясь на материалах, добытых из некоторых лошадиных после забоя. Соответственно, у него была возможность оценить расположение различных эндобионтных инфузорий во всех отделах кишечника непарнокопытных. Ниже приведена таблица, в которой перечисляются виды инфузорий, обнаруженные Стрелковым в том или ином отделе толстой кишки лошадиных. Кишечник обычной лошади принято делить на два крупных отдела: тонкую кишку, куда относятся двенадцатиперстная, тощая и подвздошная кишки, и толстую, включающую слепую, ободочную и прямую кишки. Инфузории

полностью отсутствуют в тонком кишечнике лошадиных и в основном локализируются в различных отделах толстой кишки, где происходит основной процесс пищеварения у лошадей. Примечательно, что бучлии были найдены Стрелковым во всех отделах, тогда как спиродинииды появляются только в дистальных отделах толстой кишки. Данные по расположению видов инфузорий в кишечном тракте известны также для носорогов (Gilchrist et al., 1994).

Таблица 1. Места локализации различных семейств и относящихся к ним видов эндобийонтных инфузорий в различных отделах толстой кишки лошадиных (по Стрелкову, 1939).

Слепая кишка	<p>Сем. Buetschliidae: <i>Bundleia pyriformis</i> (редко) <i>Chlamydbundleia elongata</i> (редко)</p> <p>Сем. Paraisotrichidae: <i>Paraisotricha colpoidea</i>, <i>P. minuta</i></p> <p>Сем. Blepharocorythidae: <i>Blepharocorys uncinata</i> (очень редко) <i>B. jubata</i></p> <p>Сем. Cycloposthiidae: <i>Cycloposthium bipalmatum</i></p> <p>Сем. Allantosomatidae: <i>Allantosoma cucumis</i></p>
Вентральный отдел большой ободочной кишки	<p>Сем. Buetschliidae: <i>Chlamydbundleia elongata</i> (редко)</p> <p>Сем. Paraisotrichidae: <i>Paraisotricha colpoidea</i>, <i>P. minuta</i></p> <p>Сем. Blepharocorythidae: <i>Blepharocorys uncinata</i> <i>Blepharocorys jubata</i></p> <p>Сем. Cycloposthiidae: <i>Cycloposthium bipalmatum</i> <i>C. dentiferum</i></p> <p>Сем. Allantosomatidae: <i>Allantosoma cucumis</i></p>
Дорсальный отдел большой ободочной кишки	<p>Сем. Buetschliidae: <i>Chlamydbundleia elongata</i> <i>Bundleia postciliata</i> <i>B. pyriformis</i> <i>B. vorax</i> <i>B. nana</i></p> <p>Сем. Blepharocorythidae: <i>Blepharocorys curvigula</i> <i>B. angusta</i></p>

	<p><i>B. microcorys</i> <i>B. cardionucleata</i> (очень редко) <i>B. valvata</i> <i>B. (=Chavarria) appendiculata</i></p> <p>Сем. Cycloposthiidae: <i>Cycloposthium bipalmatum</i></p> <p>Сем. Spirodiniidae: <i>Tripalmaria dogieli</i> <i>Ditoxum hamulus</i> <i>Cochliatoxum periachtum</i> <i>Tetratoxum unifasciculatum</i> <i>Spirodinium equi</i> <i>S. confusum</i> <i>S. nanum</i></p> <p>Сем. Allantosomatidae: <i>Allantosoma intestinalis</i></p>
<p>Малая ободочная кишка</p>	<p>Сем. Buetschliidae: <i>Bundleia postciliata</i> <i>B. pyriformis</i> <i>B. vorax</i> <i>B. nana</i></p> <p>Сем. Blepharocorythidae: <i>Blepharocorys angusta</i> <i>B. valvata</i> <i>B. microcorys</i> <i>B. (=Chavarria) appendiculata</i></p> <p>Сем. Spirodiniidae: <i>Tripalmaria dogieli</i> <i>Cochliatoxum periachtum</i> <i>Tetratoxum unifasciculatum</i> <i>Spirodinium equi</i> <i>S. confusum</i></p> <p>Сем. Allantosomatidae: <i>Allantosoma intestinalis</i></p>

Многих авторов интересовал вопрос взаимодействия инфузорий-эндобионтов с их хозяевами (Догель, 1962; Филипченко, 1937). Стоит оговориться, что часто встречающийся в фаунистических работах разного характера термин «эндобионт», используемый в отношении трихостоматид и по сей день, нейтрален и характеризует организмы, населяющие внутреннюю среду хозяина. Среди эндобионтов традиционно выделяют симбионтов, паразитов и комменсалов по их предполагаемому воздействию на хозяина (Корнилова, 2004). Однако все эти понятия в научной литературе уже неоднократно пересматривались, начиная с конца XIX века (Martin, Schwab, 2013). «Симбиоз» в его

изначальной трактовке подразумевал взаимовыгодное взаимодействие двух организмов. В настоящее же время в понятие симбиоза чаще включают любые взаимоотношения организмов, вне зависимости от того, приносят ли участвующие организмы пользу или вред друг другу (Martin, Schwab, 2013). Взгляды на термин «паразитизм» тоже менялись неоднократно (Догель, 1962). Так, по Лейкарту характерным признаком паразита был его способ питания: если организм питается за счет хозяина, не убивая его, как сделал бы хищник, то есть использует его в качестве пищи и жилища, то такой организм является паразитом (Leuckart, 1879). Это определение указывает на то, что паразитизм представляет собой разновидность хищничества. Такое определение исключает эндобионтных инфузорий, которые, как известно, питаются не тканями хозяина, а бактериями, другими инфузориями и растительным материалом, попадающим в кишечник извне (за исключением, может быть, балантидия, который может питаться и бактериями, и клетками крови хозяина (Schuster, Ramirez-Avila, 2008)). С этой точки зрения многих эндобионтных инфузорий можно называть комменсалами – организмами, пространственно связанными с хозяином и пользующимися его пищевыми ресурсами, не причиняя при этом вреда. Однако понятие «вред», в свою очередь, тоже может быть подвергнуто сомнению. Во-первых, все еще не выяснено наверняка, действительно ли присутствие инфузорий в кишечном тракте безразлично хозяину. Одни авторы сообщают про «благоприятное» влияние инфузорий-эндобионтов на своих хозяев (Догель, 1928; Grain, 1994), другие же предполагают их негативное воздействие (Корнилова, 2004). Во-вторых, нельзя отрицать тот факт, что среда в различных отделах кишечного тракта отличается кислотностью – особенно в желудке, через который все инфузории-эндобионты так или иначе проходят, чтобы попасть в дистальные отделы кишечника. Такая агрессивная среда не может благоприятно влиять на эндобионтных инфузорий, особенно учитывая то, что подавляющее большинство из них не образует цист. Получается, что хозяин отрицательно воздействует на них, сокращая в той или иной степени их численность. Стоит здесь же упомянуть и предполагаемое воздействие иммунной системы со стороны хозяина, хотя об этом мало что известно, не считая данных из некоторых работ по изучению балантидиоза (Schuster, Ramirez-Avila, 2008). Кроме того, поскольку и хозяин, и многие эндобионтные инфузории питаются одним и тем же растительным материалом, можно говорить о присутствии конкуренции, так называемого «антагонизма» в системе хозяин-эндобионт. Возвращаясь к понятию паразитизма, стоит привести следующее его определение, которое прижилось в отечественной литературе со второй половины прошлого столетия и отличается от вышеупомянутой точки зрения Лейкарта: *«паразиты – это такие организмы, которые используют другие живые организмы в качестве среды обитания и источника пищи, возлагая при этом (частично*

или полностью) на своих хозяев задачу регуляции своих взаимоотношений с окружающей внешней средой» (Догель, 1962). Основываясь на всем вышесказанном, а также на этом определении, можно заключить, что эндобионтные инфузории являются самыми настоящими паразитами. В то же время подробности взаимоотношений инфузорий-эндобионтов с их хозяевами все еще требуют уточнения. Безусловно, эндобионтные инфузории являются симбионтами в широком смысле этого слова, который подразумевает пространственную и экологическую взаимосвязь между двумя организмами, вне зависимости от того, присутствует ли в их взаимоотношениях так называемый антагонистический аспект. Есть сообщения о том, что эндобионтные инфузории положительно влияют на своего хозяина, участвуя в процессах пищеварения (Andersen et al., 2023). Но в целом данные о влиянии инфузорий-эндобионтов на хозяев до сих пор противоречивы и требуют уточнения.

Среди эндобионтных инфузорий можно выделить несколько так называемых трофических групп. В первую очередь это те, кто питается растительными волокнами, растительными клетками (Догель, 1925; Стрелков, 1939) и хлоропластами (Hall et al., 1974). Их метаболизм изучался неоднократно (Weineck, 1934; Hungate, 1942, 1943; Coleman, 1967, 1979; Onodera, Migita, 1985; Abaza et al., 1975; Coleman, Laurie, 1974, 1977; Coleman, Reynolds, 1982). К «растительоядным» инфузориям относятся многие представители семейств Ophryoscolecidae и Spirodiniidae, поскольку отличаются крупными размерами, позволяющими им заглатывать иногда достаточно крупные частицы растительного материала. Также многие инфузории, например, из семейств Blepharocorythida, Buetschliidae, Isotrichidae и Paraisotrichidae питаются бактериями (Стрелков, 1939; Корнилова, 2004). Хищники среди инфузорий обычно отличаются крупными размерами (Ophryoscolecidae), но есть и мелкие формы, например, *Allantosoma intestinalis* из сем. Allantosomatidae (Suctorea). Кроме того, некоторыми авторами были изучены «предпочтения» инфузорий в питании: при увеличении размера клетки увеличивается разнообразие фагоцитируемых энтодиниумами бактерий (Park, Yu, 2018).

Микробиота рубца представлена совокупностью микроорганизмов, участвующих в процессах переработки растительного материала, которым питается хозяин. В состав микробиомов входят бактерии, грибы, археи и протисты. В связи со сложностью поддержания культур эндобионтных инфузорий, а также грибов, практически все существующие реконструкции микробиомов рубца жвачных млекопитающих подробно описывают преимущественно сообщества, формируемые бактериями и археями. Инфузорные сообщества рубца по сей день остаются по большей части малоизученными.

Было показано, что некоторые инфузории-эндобионты участвуют в процессах образования метана, по всей видимости, в результате формирования симбиотических ассоциаций с археями, однако не у всех из них имеются гидрогеносомы. Так, гидрогеносомы были описаны для *Epidinium caudatum* (Yarlett et al., 1984), но у преобладающего в численности среди инфузорий рубца вида *Entodinium caudatum* среди генов были найдены те, что кодируют только митосомы, а также гены гидрогеназ, что, вероятно, может свидетельствовать об образовании водорода, который нужен метанообразующим симбионтам (Park et al., 2017). Встречающиеся в рубце виды эндобионтных инфузорий, такие как *Dasytricha* и *Isotricha*, по некоторым данным способны расщеплять растворимые углеводы и синтезировать водород, а также некоторые жирные кислоты (Park et al., 2017). В процессе выяснения влияния энтодиниумов на процессы пищеварения в рубце хозяина некоторые авторы обнаружили, что они используют крахмал в качестве основного субстрата, а также в меньшей степени гемицеллюлозу и пектины (Wang et al., 2019). В транскриптоме *E. caudatum* они действительно нашли гены следующих ферментов с высоким уровнем экспрессии: амилазы, гемицеллюлазы, пектиназы и целлюлазы. Андерсен с коллегами, изучая протеом *E. caudatum*, подтвердили присутствие амилаз, но не обнаружили никаких данных, указывающих на то, что эта инфузория участвует в переработке гемицеллюлозы и пектина (Andersen et al., 2023). Поэтому роль инфузорий в рубце по сей день остается неопределенной.

Особый интерес представляют взаимодействия инфузорий-эндобионтов с другими представителями микробиома, такими как бактерии, археи и грибы. Взаимоотношения инфузорий с другими организмами до сих пор требуют подробного изучения. Такие исследования известны только для микробиоты парнокопытных животных, в особенности у рогатого скота. Инфузории часто встречаются там, где формируются сплошные микробиомы, поскольку в таких микробиомах различные бактерии и грибы выделяют в окружающую среду ферменты, в результате чего индуцируют расщепление целлюлозы, а также другие процессы – ферментацию и брожение. Здесь инфузории питаются переработанными растительными частицами, а также самими бактериями и другими инфузориями. По-видимому, для интенсификации процесса питания частицами растительности некоторые эндобионтные инфузории вступают в симбиотические отношения с бактериями. Была показана положительная корреляция между числом видов *Dasytricha* и *Isotricha* и размером популяций *Fibrobacter*. Бактерии из рода *Fibrobacter* являются основными колонизаторами поверхности растительных частиц в кишечнике их растительноядных хозяев. *Dasytricha* и *Isotricha* локализуются именно в местах индуцированного *Fibrobacter* расщепления целлюлозы и, судя по всему, там активно

питаются. При этом сами бактерии, вероятно, пользуются способностью этих видов инфузорий индуцировать расщепление других простых сахаров, поскольку в отсутствие *Dasytricha* и *Isotricha* число бактерий также снижается (Henderson et al., 2015).

Помимо бактерий, в состав микробиоты кишечника парнокопытных входят археи (Vogels et al., 1980). Известно, что некоторые археи используют синтезируемые гидрогеносомами инфузорий водород и углекислый газ в качестве субстрата, поселяясь на поверхности клеток, причем это происходит неспецифично – нет никакой корреляции между размером популяции архей и инфузорий, однако при их совместной локализации количество образуемого метана повышается (Henderson et al., 2015). Рогатый скот является одним из крупнейших продуцентов метана (до 500 л в день (Johnson & Johnson, 1995)). Метан является одним из важнейших парниковых газов; его вклад в парниковый эффект оценивается по разным данным вплоть до 17% (Bodelier, Steenbergh, 2014). Он синтезируется и попадает в атмосферу из разных источников, в том числе из рубца жвачных животных. Поскольку выяснилось, что эндобионтные инфузории участвуют в синтезе метана, судя по всему, увеличивая его количество, для точной оценки их вклада в этот процесс некоторые исследователи проводили так называемую дефаунизацию жвачных млекопитающих, в результате которой инфузории полностью элиминируются из кишечного тракта. Этот процесс проводится либо путем изолирования молодых животных, еще не заражённых инфузориями от матери, либо путем воздействия различных химических веществ (сульфат меди, лаурилсульфат натрия и др.) (Adeosun, Akindele, 2021). В результате дефаунизации количество продуцируемого метана снижается на 11% (Henderson et al., 2015).

В преджелудках жвачных животных, а также мозолоногих были описаны сообщества грибов из таких групп, как Ascomycota, Basidiomycota и Neocallimastigomycota (Guo et al., 2020). Однако взаимоотношения между грибами и эндобионтными инфузориями пока ясны не до конца. Считается, что некоторые эндобионтные инфузории питаются спорами грибов; некоторые исследователи сообщают, что при дефаунизации животного и отсутствии протистов в кишечном тракте возрастает число популяций грибов. Однако до сих пор не выяснено, является ли рост этих популяций результатом отсутствия хищничества со стороны инфузорий или снижением конкуренции в связи с большей доступностью пищевых объектов (Adeosun, Akindele, 2021).

Для некоторых растительноядных животных – в частности, для домашнего рогатого скота – было показано, что одним из основных факторов, оказывающих влияние на формирование не только инфузорных сообществ, но и микробиомов в целом, является

рацион хозяина. По некоторым данным наиболее благоприятные условия для микробиома в кишечном тракте жвачных млекопитающих создаются при питании последних грубыми кормами, содержащими много целлюлозы, гемицеллюлозы и лигнина. В этом случае значительно повышается видовое разнообразие инфузорий, бактерий, грибов и метаногенных архей (Sanjorjo et al., 2023). Это объясняется понижением кислотности среды кишечника, а также присутствием наиболее распространенного среди микроорганизмов пищевого субстрата – собственно, целлюлозы, поскольку организмы из микробиома позвоночного-хозяина способны синтезировать ферменты (в первую очередь, целлюлазы) для расщепления растительного материала. У лошадей в разные сезоны наблюдаются изменения в процентном соотношении видового состава инфузориальных сообществ в зависимости от типа корма (Корнилова, 2003).

Глава 2. ИНFUЗОРИИ-ЭНДОБИОНТЫ *Equus quagga burchellii*

2.1. Материал и методы

Сбор проб проводился в феврале 2022 года у зебр вида *Equus quagga* в зоопарке “Садгород” г. Владивосток. Поскольку инфузории быстро разрушаются вне пищеварительного тракта, навоз собирался свежим. Пробы были немедленно зафиксированы в 96% этаноле в нескольких пробирках. Образцы были обработаны 1% раствором метиленового зеленого на 1% уксусной кислоте для визуализации ядер. Светооптические исследования для определения видовой принадлежности инфузорий проводили с использованием микроскопа Leica DM2500, оснащенного контрастом Номарского. Определение видов проводилось с использованием следующей литературы: «Определитель инфузорий кишечника лошадиных», Корнилова, 2004; «Паразитические инфузории из кишечника непарнокопытных семейства Equidae», Стрелков, 1939.

Кроме того, для корректного определения видовой принадлежности мелких инфузорий также использовали метод иммунофлуоресцентного окрашивания. Для окраски использовались моноклональные антитела мыши к альфа-тубулину (T5168, Sigma-Aldrich, США). 100 мкл пробы помещали на стекло с полилизинным покрытием и высушивали. Затем клетки обрабатывались Triton X-100 в течение 20 минут, были промыты в PBS трижды по 5 минут и на 10 минут были погружены в 1% BSA. Образцы в дальнейшем были мечены первичными антителами и оставлены на ночь во влажной камере при +4С. На следующий день клетки инфузорий были промыты в PBS трижды по 5 минут, мечены 50 мкл вторичных антител, оставлены на 1,5 ч во влажной камере при комнатной температуре в отсутствии света и вновь промыты PBS. Для дальнейших наблюдений окрашенные образцы заключали в глицерин и накрывались покровным стеклом. Для иммунофлуоресцентного исследования строения тубулинового цитоскелета *Ditoxum funinucleum* Gassovsky 1919 клетки собирали поштучно и окрашивали в лунках, в соответствии с вышеизложенным протоколом. Сбор клеток для иммуноцитохимической обработки проводился с использованием микроскопа Nikon SMZ1270 (Nikon Instruments Inc., Япония) с бинокулярной насадкой.

Инфузории были изучены с помощью конфокального микроскопа Leica TCS SP5, микроскопа Leica DM2500 (Leica Microsystems, Германия) с флуоресцентными модулем и фильтрами В/Г/Р, N2.1 и I3 и отсняты камерой Leica DFC495. Обработка полученных изображений проводилась при помощи компьютерной программы ImageJ Software.

2.2. Результаты и обсуждение

2.2.1. Видовой состав инфузорий у бурчелловой зебры

В пробах, взятых в зоопарке «Садгород» в г. Владивосток у особи бурчелловой зебры *Equus quagga burchellii*, мы обнаружили 18 видов трихостоматид из пяти семейств, а также 1 вид из группы Suctoria (таб. 2). Поскольку работа проводилась с фиксированным материалом фекалий, точно судить о количестве инфузорий в пробах не представляется возможным. Однако можно сделать выводы о преобладании того или иного семейства в собранном материале, а также примерно оценить частоту встречаемости определенных видов. Среди найденных нами семейств наиболее часто встречающимися являются мелкие формы из семейства Buetschliidae (5 видов) (рис. 11, Н-Р), а также несколько видов из семейства Blepharocorythida (4 вида) (рис. 11, А-Г). Мы также обнаружили 7 видов из сем. Spirodiniidae (рис. 11, Д-Л), 1 вид из сем. Paraisotrichidae (рис. 11, М) и 1 вид из сем. Cycloposthiidae (рис. 11, С). В целом перечисленный видовой состав схож с ранее описанными инфузорными сообществами у других представителей рода *Equus*. Однако в результате сравнительного анализа данных из разных источников можно предположить, что несколько видов – *Ditoxum hamulus*, *Triadinium elongatum*, *Trifascicularia cycloposthium*, *Spirodinium ferrumequinum*, *S. nanum* – специфичны для *Equus quagga* (Kornilova et al., 2020, 2021; Gürelli, 2023; Strelkow, 1931). В наших пробах полностью отсутствовал вид *Trifascicularia cycloposthium*, обнаруженный Стрелковым в 1931 году в диких зебрах *Equus quagga boehmi* в Кении (Strelkow, 1931) и Корниловой в диких зебрах *E. quagga burchellii* в заповеднике в Южной Африке (Kornilova et al., 2020) (таб. 2). Видов *S. ferrumequinum* и *Tr. elongatum* так же не было в наших пробах. Эти три вида были найдены только в диких зебрах Африки (Kornilova et al., 2021; Strelkow, 1931). *D. hamulus* до недавнего времени был описан так же в составе инфузорных сообществ диких зебр из Африки, но в этом году был обнаружен единично в пробах из зебры в зоопарке в Турции (Gürelli, 2023). *S. nanum* встречается у зебр как из естественных, так и из искусственных местообитаний. Этот вид был однажды обнаружен исследователями и в молодых лошадях, обитающих на острове Хоккайдо в Японии (Ike et al., 1985). Вероятнее всего, зебр и лошадей держали вместе в неволе, и в результате контакта этих видов произошло заражение жеребят видом *S. nanum* (Gürelli, 2023). Кроме того, *S. nanum* был обнаружен и у домашних лошадей, содержащихся на свободном выпасе в Южной Африке, недалеко от места обитания зебр (Kornilova et al., 2022). Предположительно, передача инфузорий в этом случае могла произойти в результате совместного выпаса этих двух видов рода *Equus*.

Вероятно, строгая специфичность *Tr. elongatum*, *T. cycloposthium* и *S. ferrumequinum* обусловлена определенным рационом диких зебр в естественных местообитаниях. С другой стороны, *Ditoxum hamulus* и *S. nanum*, по всей видимости, способны адаптироваться к изменениям в питании этих животных в зоопарках.

Вопрос процесса формирования инфузорных сообществ в их хозяевах представляет огромный интерес. С этой точки зрения весьма удобно изучать представителей семейства Equidae, находящихся в условиях неволи. Видовой состав инфузорных сообществ подвержен многим факторам: видовой принадлежности хозяина, его образу жизни (наличие или отсутствие стадности, размер популяции, распространение в пределах местообитания, контакт с другими видами и т.п.), рациону, а в некоторых случаях даже сезонности (Корнилова, 2004). В естественных местообитаниях чрезвычайно трудно оценить влияние всех этих факторов, чего нельзя сказать о зоопарках. В зоопарках предоставляется возможность более точно оценить межвидовую и внутривидовую изменчивость эндобионтных инфузорий, а также оценить их распространение между хозяевами одной или разных популяций, поскольку между разными видами, содержащимися в непосредственной близости друг от друга, возможна передача инфузорий (Ike et al., 1985; Modrý et al., 2009). Это позволяет оценить влияние неспецифического заражения на стабильность симбиотических ассоциаций. Кроме того, несомненно важно влияние эндобионтов на своего хозяина, которые могут принадлежать к редким или исчезающим видам; таким образом, при подробном изучении их взаимоотношений, повышается шанс сохранения таких видов-хозяев, в особенности в зоопарках (Корнилова, 2004). Изучение специфических ассоциаций инфузорий-эндобионтов также способствует построению целостной картины их коэволюции и распространения (Vd'ačný, 2018)

Таблица 2. Встречаемость видов эндобионтных инфузорий в зебре *Equus quagga burchellii* из зоопарка г. Владивосток. Данные по другим местообитаниям по Корниловой, 2020.

*встречаемость инфузорий переведена в проценты для сравнения данных из разных источников: + (меньше 10%), ++ (10-20%), +++ (больше 20%)

**вид обнаружен только у зебр

№	Семейство, род, вид, морфотип	Зебры из искусственных местообитаний			Дикие зебры	
		<i>Equus quagga burchellii</i> , зоопарк “Садгород”, г. Владивосток	<i>Equus quagga charmani</i> , Ленинградский зоопарк (Kornilova et al., 2021)	<i>Equus quagga boehmi</i> , зоопарк Darca Faruk Yalçın, Турция (Gürelli, 2023)	<i>Equus quagga burchellii</i> , заповедник Naval Hill Franklin, Южная Африка (Kornilova et al., 2021)	<i>Equus quagga boehmi</i> , Кения (Strelkow, 1931) (отсутствуют данные о процентах встречаемости)
	Buetschliidae Poche, 1913					
	<i>Alloiozona</i> Hsiung, 1930					
	<i>trizona</i> Hsiung, 1930			+		
	<i>Blepharosphaera</i> Bundle, 1895					
	<i>intestinalis</i> Bundle, 1895					+
	<i>ceratotherii</i> Van Hoven et al., 1998				+	
	<i>Holophryoides</i> Gassovsky, 1919					
	<i>ovalis</i> (Fiorentini, 1890)					
	<i>macrotricha</i> Strelkow, 1939				+	
	<i>Hemiprorodon</i> Strelkow, 1939					
1	<i>gymnoprosthium</i> Strelkow, 1939	+				
	<i>Bundleia</i> Cunha & Muniz, 1928					
	подрод <i>Bundleia</i> Strelkow, 1939					
	<i>postciliata</i> (Bundle, 1895)			+	++	+
	<i>piriformis</i> Strelkow, 1939					
2	<i>nana</i> Strelkow, 1939	++			++	

	подрод <i>Chlamidobundleia</i> Strelkow, 1939					
3	<i>elongata</i> Strelkow, 1939	++		+		
	подрод <i>Fibrillobundleia</i> Strelkow, 1939					
4	<i>benbrooki</i> Hsiung, 1930	+++				
5	<i>inflata</i> Strelkow, 1939	+++			++	
	Blepharocorythidae Hsiung, 1929					
	<i>Blepharocorys</i> Bundle, 1895					
6	<i>curvigula</i> Gassovsky, 1919	+++	+	+	+++	+
7	<i>angusta</i> Gassovsky, 1919	++	+	++	+	+
8	<i>microcorys</i> Gassovsky, 1919	++		+		
9	<i>jubata</i> Bundle, 1895	++				+
	Cycloposthiidae Poche, 1913					
	<i>Cycloposthium</i> Bundle, 1895					
	<i>bipalmatum</i> (Fiorentini, 1890)			+		
10	<i>edentatum</i> Strelkow, 1928	++	+	++		
	<i>Trifascicularia</i>					
	<i>cycloposthium</i> (Strelkow, 1931)**				+	+
	<i>Tripalmaria</i> Gassovsky, 1919					
	<i>dogieli f. zebrae</i> Gassovsky, 1919**					+
	Paraisotrichidae Cunha, 1917					
	<i>Paraisotricha</i> Cunha, 1917					
11	sp.	++			+	
	Spirodiniidae Strelkow, 1939					
	<i>Ditoxum</i> Gassovsky, 1919					
12	<i>brevinucleatum</i> Strelkow, 1931	+		+	++	+
	<i>hamulus</i> Strelkow, 1931**			+	++	+
	<i>Triadinium</i> Fiorentini, 1890					

13	<i>caudatum</i> Fiorentini, 1890	+		++	++	+
	<i>elongatum</i> Strelkow, 1931**				+	+
	<i>Gassovskiella</i> Grain, 1994					
14	<i>galea</i> (Gassovsky, 1919)	+		+	+	+
	<i>Cochliatoxum</i> Gassovsky, 1919					
15	<i>periachtum</i> Gassovsky, 1919	+		+	+	+
	<i>Tetratoxum</i> Gassovsky, 1919					
	<i>parvum</i> Hsiung, 1930			+		
16	<i>unifasciculatum</i> Fiorentini, 1890	+			++	
	<i>Spirodinium</i> Fiorentini, 1890					
17	<i>nanum</i> Strelkow, 1931**	++		+	+	+
18	<i>equi</i> Fiorentini, 1890	+			+	
	<i>ferrumequinum</i> Strelkow, 1931**					+
	Allantosomatidae Jankowski, 1967					
	<i>Allantosoma</i> Gassovsky, 1919					
19	<i>intestinalis</i> Gassovsky, 1919	+				+

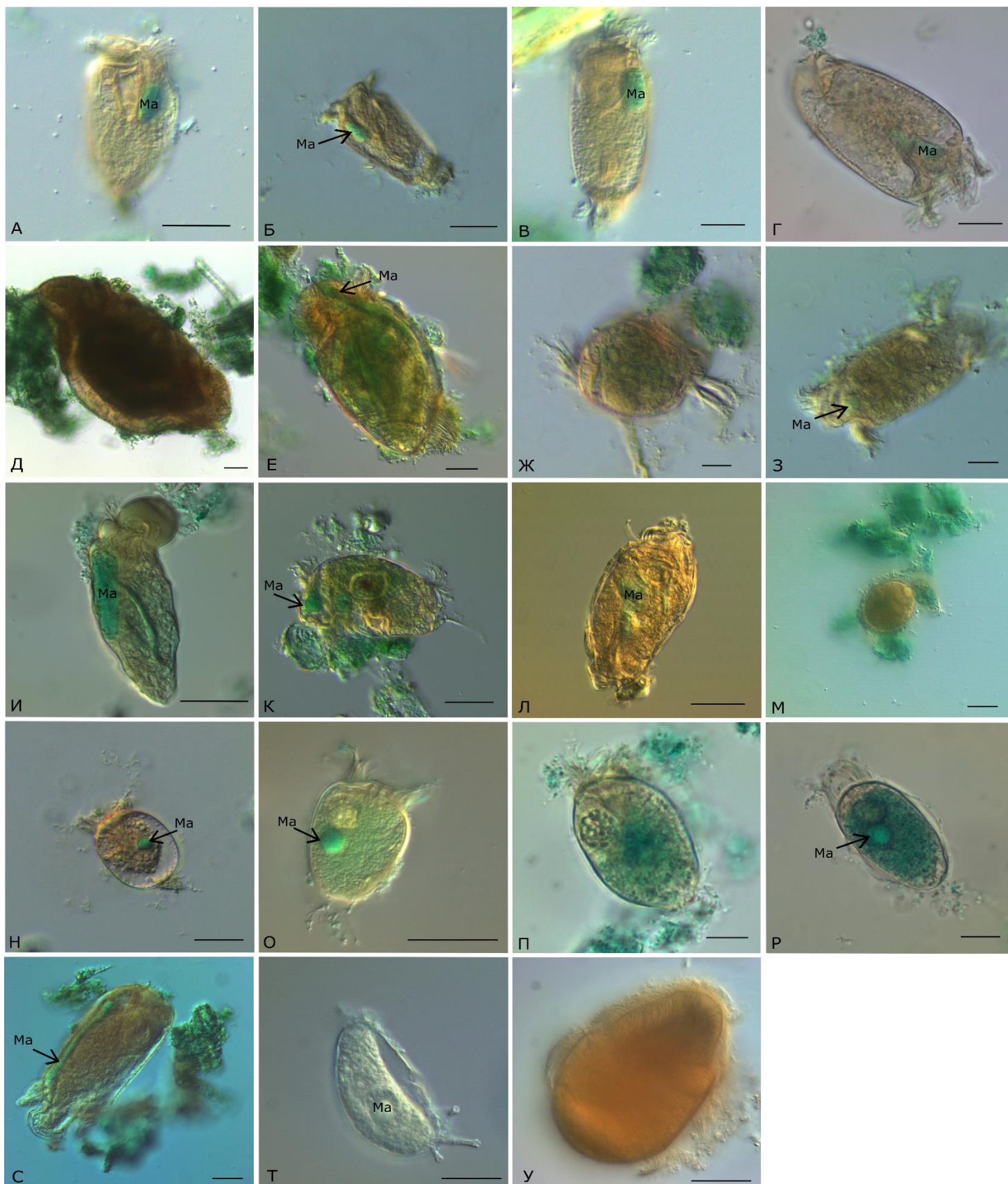


Рисунок 11. Эндобионтные инфузории из *Equus quagga burchellii* из зоопарка г. Владивосток. А-Г – семейство Blepharocorythida, Д-Л – сем. Spirodiniidae, М – сем. Paraisotrichidae, Н-Р, У – сем. Buetschliidae, С – сем. Cycloposthiidae, Т – сем. Allantosomatidae; А – *Blepharocorys angusta*, Б – *Bl. curvigula*, В – *Bl. jubata*, Г – *Bl. microcorys*, Д – *Cochliatoxum periachtum*, Е – *Ditoxum brevinucleatum*, Ж – *Gassovkiella galea*, З – *Tetratoxum unifasciculatum*, И – *Spirodinium nanum*, К – *Triadinum caudatum*, Л – *Sp. equi*, М – *Paraisotricha* sp., Н – *Bundleia benbrooki*, О – *B. nana*, П – *B. inflata*, Р – *Bundleia (Chlamidobundleia) elongata*, С – *Cycloposthium edentatum*, Т – *Allantosoma intestinalis*, У – *Hemiprorodon gymmoprosthium*. Ма – макронуклеус. Масштабная линейка: А-М – 20 мкм, Н-Р – 10 мкм, С, Т – 20 мкм, У – 10 мкм.

2.2.2. Строение инфрацилиатуры видов *Ditoxum funinucleum* и *Blepharocorys microcorys*

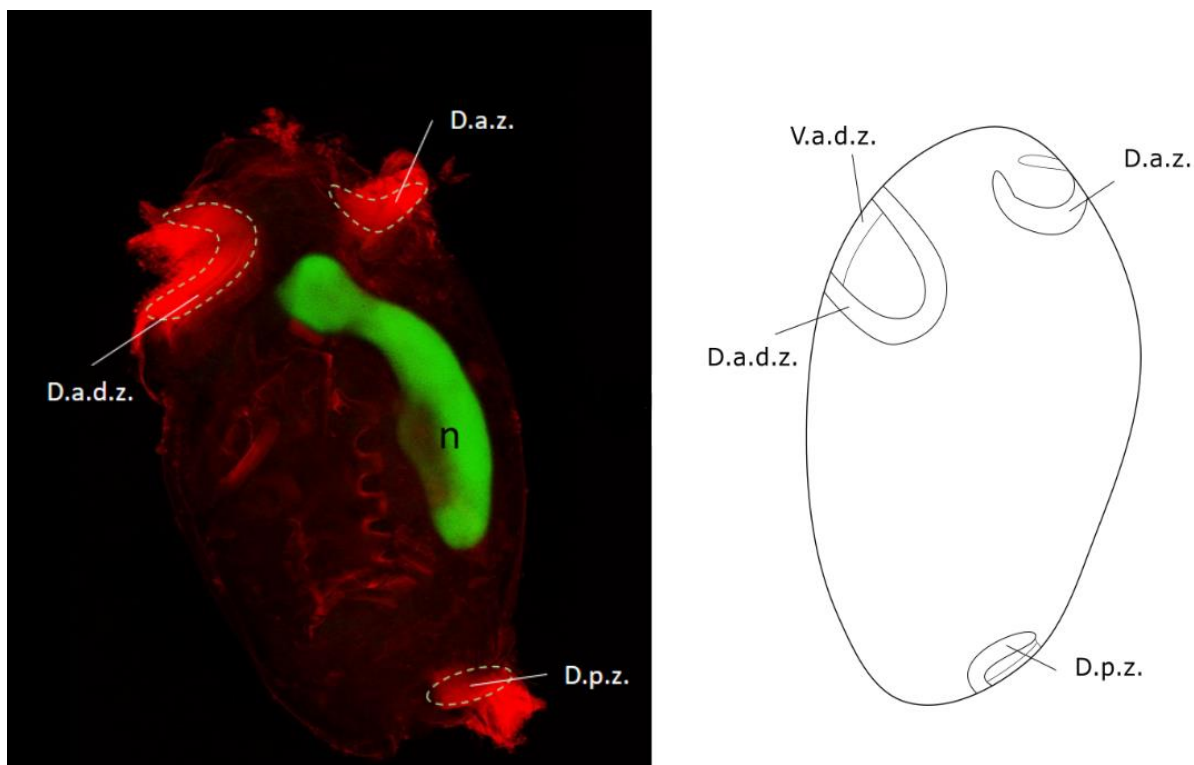


Рисунок 12. *Ditoxum funinucleum*. Расположение ресничных зон. Обозначения (по Wolska, 1980): D.a.d.z. – дорсальная часть буккальной ресничной зоны, D.a.z. – дорсальная передняя ресничная зона, D.p.z. – дорсальная задняя ресничная зона, V.a.d.z. – вентральная часть буккальной ресничной зоны, n – ядро.

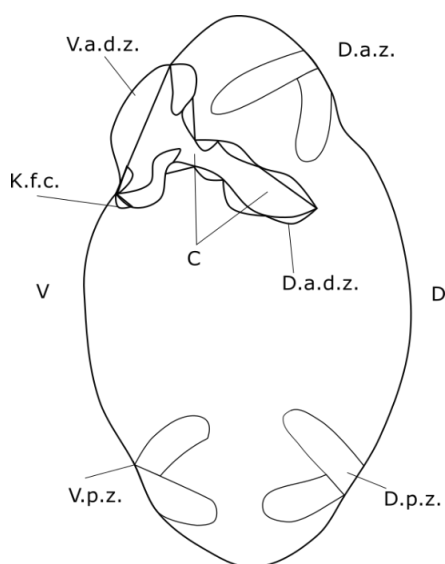


Рисунок 13. *Tetratoxum unifasciculatum*. Схема расположения ресничных зон (по Wolska, 1980). Обозначения: D.a.d.z. – дорсальная часть адоральной ресничной зоны, D.a.z. – дорсальная зона, D.p.z. – дорсальная задняя ресничная зона, с – цитостом, К.ф.с. – безресничные кинетосомы, S.ap.z. – передняя соматическая зона, V.a.d.z. – вентральная ресничная зона.

В работе впервые было исследовано тубулинового цитоскелета у видов *Ditoxum funinucleum* (сем. Spirodiniidae) и *Blepharocorys microcorys* (сем. Blepharocorythidae). Первоописания *B. microcorys* и *D. funinucleum* принадлежат Гассовскому (Гассовский, 1919). В дальнейшем Хсиунг (Hsiung, 1930), Бундле (Bundle, 1895) и Стрелков (Стрелков, 1939) описали ещё несколько блефарокоритид; ими же, а также Вольска (Wolska, 1966, 1967, 1968, 1971) были представлены соответствующие морфологические данные. Название роду *Blepharocorys* дал Бундле в своей работе (Bundle, 1895), в которой он описал вид *Blepharocorys jubata* из слепой кишки лошади. Семейство Blepharocorythidae было предложено Хсиунгом (Hsiung, 1930) и отнесено к подклассу Trichostomatia в качестве самостоятельной группы,

стоящей отдельно от энтодиниоморфид, как отметила Вольска, «без достаточных для того оснований» (Wolska, 1966). В своих трудах по семейству *Vlepharocorythidae* она проводила импрегнацию *B. jubata*, а также других видов блефарокоритид серебром и по результатам исследования инфрацилиатуры и цитоскелета сделала вывод об эволюционном родстве рода *Vlepharocorys* с энтодиниоморфидами. Линн поддержал гипотезу Вольска о происхождении околотротовой цилиатуры представителей *Entodiniomorpha* от подобного блефарокоритидам предка (Lynn, 2010). По системе Линна и Смолла *Vlepharocorythidae* относятся к отряду *Entodiniomorpha* и подотряду *Vlepharocorythina*, в свою очередь входящих в подкласс *Trichostomatia*. По Одлу, *Vlepharocorythina* представляют собой отдельную группу, входящую в состав клады *Isoendo* в таксоне *Litostomatea* (Adl et al., 2019).

Ditoxum funinucleum Gass. по Стрелкову входит в состав семейства *Ditoxidae* наравне с родами *Tetratoxum*, *Cochliatoxum* и *Triadinium* (Стрелков, 1939). Стрелков предложил это семейство, основываясь на внутреннем устройстве клеток, а также на строении буккальной ресничной зоны. Нужно отметить, однако, что строение ротовой цилиатуры *D. funinucleum*, типового вида рода *Ditoxum*, до настоящего момента не было исследовано. По словам Марии Вольска, выделение семейства *Ditoxidae* нуждается в обосновании, поскольку *Triadinium*, например, отличается своим строением от двух других родов (Wolska, 1981). Сейчас роды *Spirodinium*, *Tetratoxum*, *Ditoxum*, *Cochliatoxum*, *Gassovkiella*, *Triadinium* относят к семейству *Spirodiniidae*, поскольку по молекулярным данным они образуют на филогенетическом древе единую кладу (Vd'ačný, 2018). Соответственно, все представители *Spirodiniidae* по последним молекулярным данным входят в состав таксона *Entodiniomorpha* в рамках клады *Isoendo*, в свою очередь относящуюся к *Litostomatea* (Adl et al., 2019).

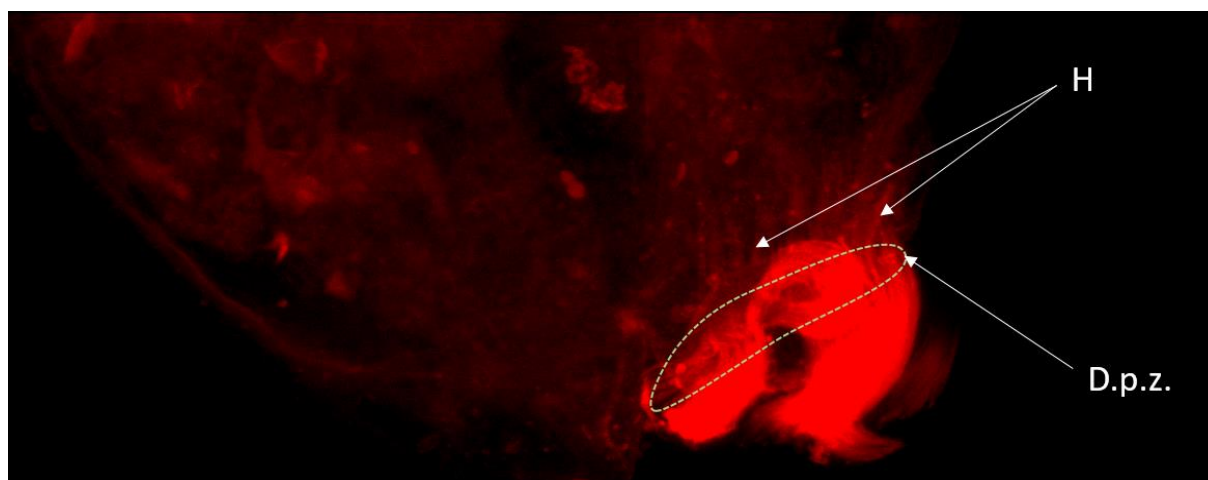


Рисунок 14. *Ditoxum funinucleum*. Обозначения: Н – немадесмы, D.p.z. – дорсальная задняя ресничная зона (расположение обведено пунктиром).

В результате проведённого нами окрашивания у *D. funinucleum* были выявлены четыре ресничные дуги: две буккальные и две соматические (рис. 12). В целом их расположение и строение сопоставимо со строением инфрацилиатуры вида *Tetratoxum unifasciculatum* Fiorentini, 1890, изученной Вольска (Wolska, 1980) (рис. 13). Ресничные дуги здесь представляют собой ленты плотно расположенных рядов кинетосом, огибающие дорсальную и вентральную стороны клетки. Вентральная часть буккальной ресничной дуги (V.a.d.z.) окружает углубление глотки, формируя так называемый вестибулум. Глотка у *D. funinucleum* относительно короткая и так же имеет свою ресничную выстилку, но не по всей своей длине, а только в ее расширении. Ее образует дорсальная часть буккальной ресничной зоны (D.a.d.z.). Соматические ресничные дуги – передняя (D.a.z.) и задняя (D.p.z.) – формируют ленты, не образующие петель, и дают соответствующие пучки ресничек. Передняя дорсальная соматическая зона огибает клетку в ее фронтальной части. От неё отходит ряд коротких, по сравнению с более крупными спиродинидами, фибриллярных тяжей, или так называемых немадесм, из тубулина (рис. 14). Наибольшей длины немадесмы передней дорсальной ресничной дуги достигают по направлению к вестибулуму, однако они не связаны. Более короткие немадесмы залегают под задней дорсальной ресничной дугой. Неясно, имеет ли буккальная цилиатура, в частности дорсальная буккальная ресничная дуга, такие же фибриллярные тяжи; они имеются только у вентральной ресничной дуги и являются короткими. Поскольку *D. funinucleum* относительно крупная форма (до 232 мкм в длину и до 118 мкм в ширину), немадесмы явно нужны для придания клетке механической прочности.

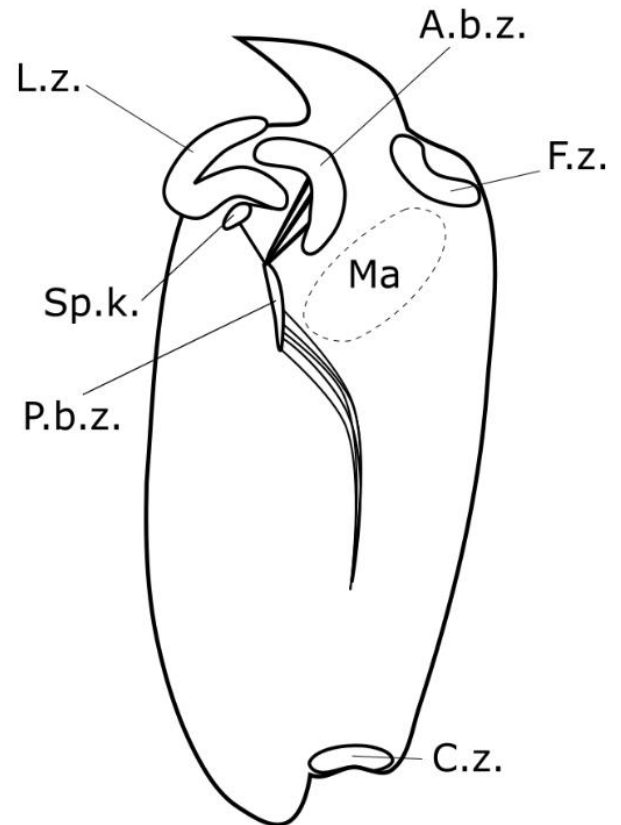
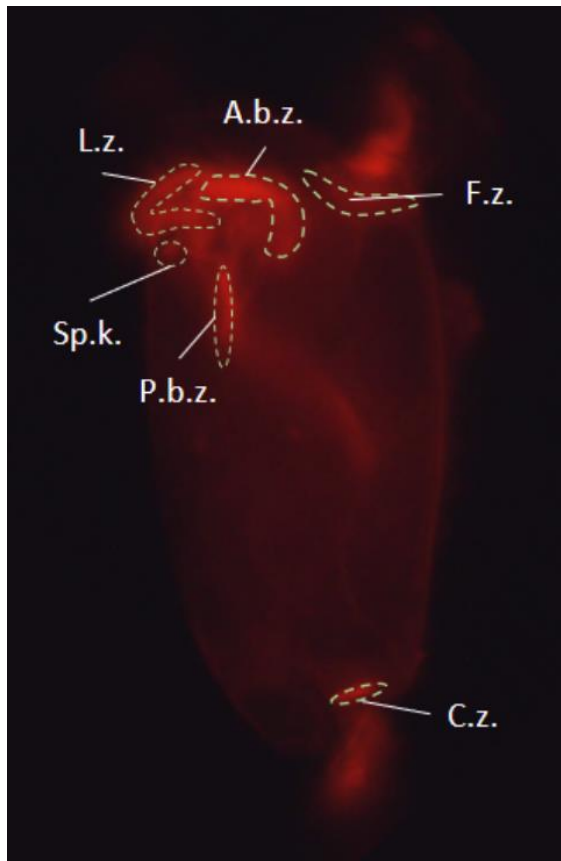


Рисунок 15. *Blepharocorys microcorys*. Схема расположения ресничных зон. Обозначения (по Wolska, 1971a): A.b.z. – передняя буккальная ресничная зона, C.z. – каудальная ресничная зона, F.z. – фронтальная ресничная зона, L.z. – латеральная ресничная зона, Sp.k. – специальные кинетиды, P.b.z. – задняя буккальная ресничная зона, Ma – макронуклеус.

У *Blepharocorys microcorys* мы обнаружили пять ресничных зон и одну, состоящую из так называемых специальных кинетид (Sp.k.) (рис. 15). Две ресничные зоны – передняя буккальная (A.b.z.) и задняя буккальная (P.b.z.) – залегают внутри вестибулюма; латеральная ресничная дуга (L.z.) окружает вестибулюм снаружи. Фронтальная (F.z.) и каудальная (C.z.) ресничные зоны относятся к соматической цилиатуре и никак не связаны с цилиатурой вестибулюма. Строение цилиатуры у этого вида вполне соответствует таковому у ранее описанных видов семейства *Blepharocorythidae* (Wolska, 1966, 1971a) (рис. 16). Фронтальная дуга соматической цилиатуры находится у характерного для многих блефарокоритид фронтального выроста и огибает клетку с дорсальной стороны, где располагается ядро, не замыкаясь. Латеральная ресничная дуга залегают вокруг глотки и, судя по всему, вдаётся немного внутрь.

Глотка, занимающая более $\frac{1}{2}$ клетки *B. microcorys*, в свою очередь, несет цилиатуру, формируемую передней и задней буккальными ресничными зонами. Однако здесь плотность кинетосом ниже в сравнении с ресничными дугами соматической цилиатуры. Передняя буккальная ресничная дуга обрамляет вестибулюм. Задняя буккальная ресничная

зона имеет вид ленты, сужающейся к концу. Здесь от кинетосом этой ресничной дуги отходят значительные по своей длине тяжи фибрилл, армирующие глотку. Каудальная ресничная дуга соматической цилиатуры находится в задней части клетки. Она меньше других и образует небольшую петлю. Немадесмы, как у представителей семейства *Spirodiniidae*, нами обнаружено не было; исходя из прошлых описаний блефарокоритид разных авторов, для этого семейства немадесмы не характерны. Некоторые авторы поддерживают гипотезу о том, что блефарокоритиды и бюклиды являются близкородственными таксонами (Wolska, 1971; Lynn, 2010). Поэтому специальные кинетиды, расположенные под латеральной ресничной зоной предположительно являются гомологичными зоне специальных кинетид булавовидных ресничек у бюклиид, которые окружают у последних вакуоль с конкрециями.

Согласно работам Вольска о некоторых представителях семейства *Blepharocorythidae*, соматические ресничные дуги возникают независимо от буккальных во время морфогенеза, а также независимо друг от друга; разделения одной ресничной зоны на две не происходит (Wolska, 1966). Кроме того, не было обнаружено связи между цилиатурой цитостома и соматической.

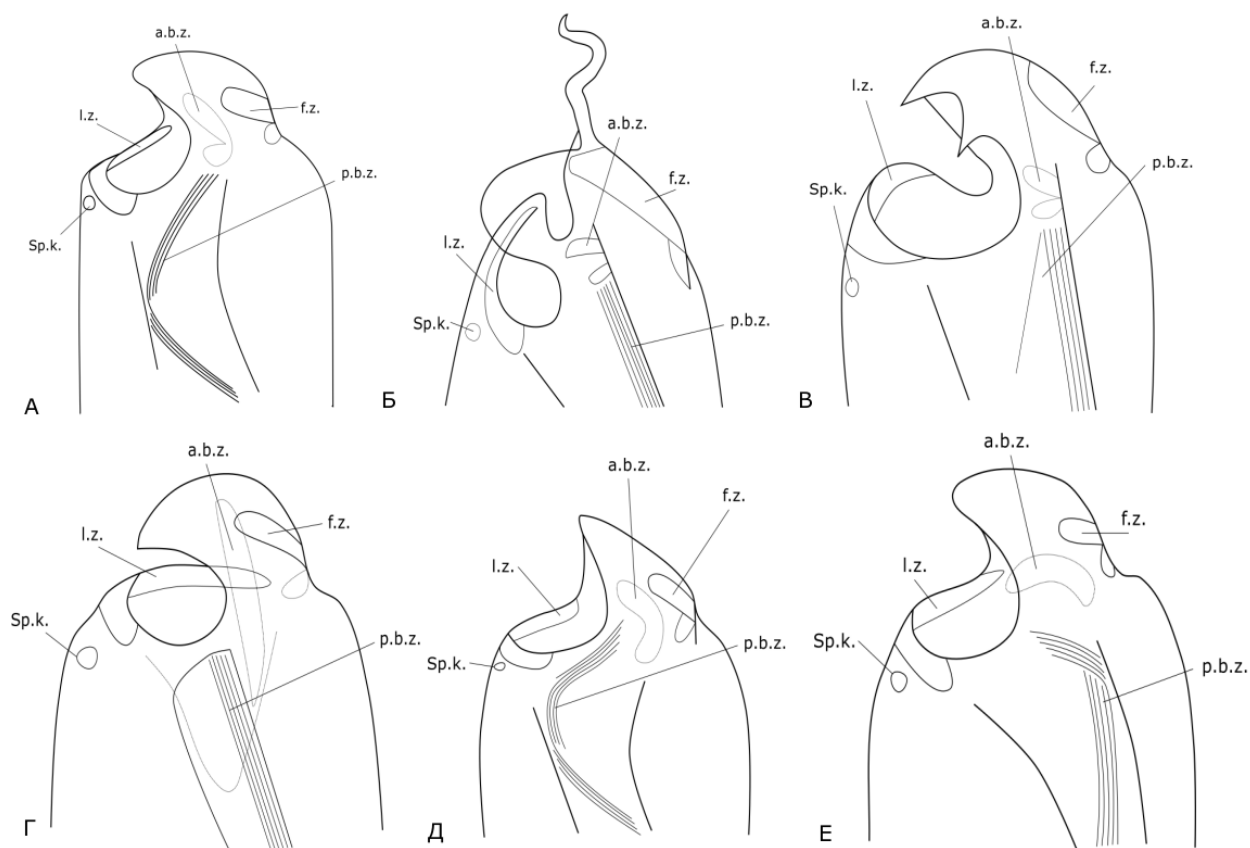


Рисунок 16. Схемы расположения ресничных зон у других представителей семейства *Blepharocorythidae* (по Wolska, 1971a). А – *Blepharocorys angusta*, Б – *B. uncinata*, В – *B. jubata*, Г – *B. curvigula*, Д – *B. valvata*, Е – *B. cardionucleata*. Обозначения (по Wolska, 1971a): А.б.з. – аборальная ресничная зона, С.з. – каудальная ресничная зона, F.z. – фронтальная ресничная зона, L.z. – латеральная ресничная зона, Sp.k. – специальные кинетиды. F.z. – фронтальная ресничная зона.

ВЫВОДЫ

- 1) В пробах фекалий зебры *Equus quagga burchellii* из зоопарка г. Владивосток было обнаружено 19 видов эндобионтных инфузорий из 6 семейств: Buetschliidae, Vlepharocorythidae, Spirodiniidae, Paraisotrichidae, Cycloposthiidae, Allantosomatidae. Видовой состав инфузорий-эндобионтов пищеварительного тракта зебр из различных местообитаний сходен в значительной степени.
- 2) Инфузории *Triadinium elongatum*, *Trifascicularia cycloposthium*, *S. ferrumequinum* встречаются у зебр только в природных местообитаниях, что, возможно, связано с отличиями в рационе хозяев в условиях содержания в неволе.
- 3) *S. nanum*, по всей видимости, устойчив к смене рациона хозяина, встречается у зебр как в природных местообитаниях, так и в зоопарках, и способен передаваться другим близкородственным видам хозяев.
- 4) Строение соматической и буккальной цилиатуры типового для рода *Ditoxum* вида *D. funinucleum* в целом схоже с описанием инфрацилиатуры представителей других родов из семейства Spirodiniidae, однако имеет свои особенности.
- 5) Набор ресничных зон как буккальной, так и соматической цилиатуры *B. microcorus* сопоставимо с таковым у других видов семейства Vlepharocorythidae, однако характер расположения ресничных дуг является видоспецифичным.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №23-24-00240 «Комплексный анализ сообществ инфузорий-эндобионтов пищеварительного тракта непарнокопытных в условиях длительного содержания в неволе» с использованием оборудования ЦКП «Таксон» ЗИН РАН.

Я благодарю Чистякову Людмилу Валерьевну и Карпова Сергея Алексеевича за наставничество, поддержку и помощь в написании данной работы. Мы также выражаем благодарность Аснвиной Алёне Анатольевне и сотрудникам зоопарка «Садгород» г. Владивосток за сотрудничество и предоставление возможности сбора материала.

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Abaza M. A., Abou Akkada A. R., El Shazly K. Effects of rumen protozoa on dietary lipid in sheep // J Agricult. Sci. 1975, 85, PP. 135-143.
2. Adeosun O.A., Akindele W.O. Rumen defaunation for increased ruminant productivity: Strategies and Effects. // Int. J. Appl. Sci. Res., 2021, 3.
3. Adl, S. M., Bass, D., Lane, C. E., Lukeš, J., Schoch, C. L., Smirnov, A., ... & Zhang, Q. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. // J. Eukaryot. Microbiol., 2019, 66(1), 4-119.
4. Andersen, T. O., Altshuler, I., Vera-Ponce de León, A., Walter, J. M., McGovern, E., Keogh, K., ... & Pope, P. B. Metabolic influence of core ciliates within the rumen microbiome. // The ISME Journal, 2023, pp. 1-13.
5. Anderson E., Dumont J. N. A comparative study of the concrement vacuole of certain endocommencal ciliates - a so-called mechanoreceptor // J. Ultra-struct. Res., 1966, 15 (3), pp. 414-450.
6. Batisse A. Nouvelle contribution a l'etude des Infusoires parasites du coecum de l'hydrocheire (*Hydrocheirus capybara* L.) II. *Muniziella cunhai*, Da Fonseca, representant neotropical de la famille des Pycnotrichidae // Protistologica, 1965, 1 (1), pp. 41-52.
7. Becker & R., Talbott M. the protozoan fauna of the rumen and reticulus of American cattle // Iowa St. Coll. J Sci. 1927, 1, pp. 345-373.
8. Bodelier P. L., Steenbergh A. K. Interactions between methane and the nitrogen cycle in light of climate change. // Current Opinion in Environmental Sustainability, 2014, 9, pp. 26-36.
9. Bonhomme A., Quintana C., Durand M. Electron microprobe analysis of zinc incorporation into rumen protozoa // J. Protozool., 1980, 27 (4), pp. 491-497.
10. Bretschneider L. H. Elektronenmikroskopische Untersuchung des Peristomeapparates einiger Ophryoscoleciden I. // Proc. Acad. Sci. Amsterdam, 1960, 63, s. 291-397.
11. Bretschneider L. H. Elektronenmikroskopische Untersuchung einiger Zill-aten // Mikroskopie, 1950, 5, s. 257-269.
12. Buisson J. Quelques infusoires parasites d'antilopes africaines // Ann. Parasitol. Hum. Comp., 1924, 2, pp. 155-160.
13. Bundle A. Ciliate Infusorien im Coecum des Pferdes. Doctor. Thesen, Berlin, 1895, s. 1-58.
14. Butler R.D. Cytology of Entodiniomorphid ciliates. In: Cytology and cytochemistry (Grain J.) // in: Progress in Protozoology // Zool. Sci., 1990, 7 (suppl.), pp. 118-119.

15. Cameron S. L., Adlard R. D., O'Donoghue P. J. Molecular evidence for an independent radiation of holotrich trichostome ciliates in Australian marsupials. // *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2001, 20, pp. 802-810.
16. Cameron S. L., O'Donoghue P. J. Trichostome ciliates from Australian marsupials. III. *Megavestibulum* gen. nov. (Litostomatea: Macropodiniidae) // *Bur. J. Protistol.*, 2003, 39 (2), pp. 123-188.
17. Cameron S. L., O'Donoghue P. J., Adlard R. D. Four new species of *Macropodinium* (Ciliophora: Litostomatea) from wallabies and pademelons. // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2001, 48, pp. 542-555.
18. Cameron S. L., O'Donoghue P. J., Adlard R. D. The first record of *Cycloposthium edentatum* Strelkow, 1928 from the black-striped wallaby, *Macropus dorsalis*. // *Parasitol. Res.*, 2000, 86, pp. 158-162.
19. Cameron S. L., O'Donoghue P. J. The ultrastructure of *Amylovorax dehorityi* comb. nov. and erection of the Amylovoracidae fam. nov. (Ciliophora: Trichostomatia) // *Eur. J. Protistol.*, 2002, 38 (1), pp. 29-44.
20. Cedrola, F., Senra, M. V. X., D'Agosto, M., Dias, R. J. P. Phylogenetic analyses support validity of genus *Eodinium* (Ciliophora, Entodiniomorphida, Ophryoscolecidae). // *J. Eukaryot. Microbiol.*, 2017, 64(2), pp. 242-247.
21. Cedrola, F., Senra, M. V. X., Faulhaber, F. R., D'Agosto, M., Dias, R. J. P. Disentangling the family Blepharocorythidae (Ciliophora, Entodiniomorphida): a molecular assessment of morphological classification. // *Systematics and Biodiversity*, 2021, 19(5), pp. 426-437.
22. Chatton E., Perard C. *Nicollella ctenodactyli*, n. g., n. sp., et *Collinella gundii*, n. g., n. sp., cilies parasites intestinaux du gondi, *Ctenodactylus gundi* Pallas (Rongeur). La famille des Nicollellidae nov. fam. Note preliminaire. // *Bull. Soc. Zool. France*, 1919, 44, pp. 10-17.
23. Chaucheyras-Durand, F., & Ossa, F. (2014). The rumen microbiome: composition, abundance, diversity, and new investigative tools. // *The Professional Animal Scientist*, 30(1), pp. 1-12.
24. Chistyakova, L. V., Kostygov, A. Y., Kornilova, O. A., Yurchenko, V. Reisolation and redescription of *Balantidium duodeni* Stein, 1867 (Litostomatea, Trichostomatia). // *Parasitology Research*, 2014, 113, 4207-4215.
25. Clarke R. T. J. The cultivation of some rumen oligotrich Protozoa. // *J. Gen. Microbiol.*, 1963, 3 (3), pp. 401-408.
26. Coleman G. S., Hall F. J. Electron microscopy of the rumen ciliate *Entodinium caudatum*, with special reference to the engulfment of bacteria and other particulate matter // *Tissue and Cell*, 1969, 1 (4), pp. 607-618.

27. Coleman G. S., Hall F. J. The metabolism of *Epidinium eucaudatum caudatum* and *Entodinium caudatum* as shown by autoradiography in the electron microscope. // J. Gen. Microbiol., 1974, 85 (2), pp. 265-273.
28. Coleman G. S., Hall F. J. The uptake and utilization of *Entodinium caudatum*, bacteria, free amino acids and glucose by the rumen ciliate *Entodintum bursa*. // J. Appl. Bacteriol., 1984, 56 (2), pp. 288-294.
29. Coleman G. S., Laurie J. J. The metabolism of starch, glucose, aminoacids, purines, pyrimidines and bacteria by three *Epidinium* spp. isolated from the rumen // J. Gen. Microbiol., 1974, 85, pp. 244-256.
30. Coleman G. S., Laurie J. J. The metabolism of starch, glucose, aminoacids, purines, pyrimidines and bacteria by the rumen ciliate *Polyplastron multivesiculatum* // J. Gen. Microbiol., 1977, 98 (1), pp. 29-37.
31. Coleman G. S., Reynolds D. J. The effect of sterols and haemin on the growth of the rumen ciliate *Ophryoscolex caudatus* and some other entodiniomorphid protozoa // J. Appl. Bacteriol., 1982, 52 (1), pp. 129-184.
32. Coleman G.S. Rumen ciliate protozoa / in: Biochemistry and Physiology of Protozoa. M. Levandowsky and S.H. Hunter (eds) Vol. 2, 2nd ed. Academic Press, New York, 1979, pp. 318-408.
33. Cunha A. M., Muniz J. Sur les genres *Prototapirella*, *Tripalmaria* et *Tricaudalia*. // C. R. Seanc. Soc. Biol., 1927, 97, pp. 1088-1090.
34. Cunha A.M. da, Freitas G. Ensaio monografico da familia Cyathodiniidae // Mem. Inst. Osw. Cruz, 1940, 35, pp. 458-494.
35. Cunha, A. M. da. Sobre os ciliados intestinaes dos Mammiferos. // Mem. Inst. Osw. Cruz, 1914, 6 (3), pp. 212-216.
36. Davis T. G. Morphology and division in *Tetratoxum unifasciculatum* Gassovsky. // Tr. Am. Microscop. Soc., 1941, 60(4), pp. 441-452.
37. Dehority B. A. Microbial interactions in the rumem // Rev. Fac. Agron. (LUZ), 1998, 15, pp. 69-86.
38. Dehority B.A., Mattos W.R.S. Diurnal changes and effect of ration on concentrations of the rumen ciliate *Charon ventriculi*. // Appl. Environ. Microbiol., 1978, 36 (6), pp. 953-958.
39. Delfosse J., Latteur B. *Eudiplodinium giganteum* Dogiel 1925 cilie Ophryoscolecidae rare. Etude topographique. // Cellule, 1981 – 1982, 73 (3), pp. 221-233.
40. Doflein F. Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger nach biologischen Gesichtspunkten dargestellt. // G. Fischer. Jena, 1901, s. 1 – 274.

41. Dogiel V. A. Die sogenannt "Konkrementenvakuole" der Infusorien als eine Statocyste betrachtet // Arch. f. Protistenk. 1929, 68, 8. 319-384.
42. Dogiel V. A. La faune d'infusoires habitant l'estomac du buffle et du dromadaire // Ann. Parasitol. Hum. Comp., 1928, 6, pp. 322-888.
43. Dogiel V. A. Nouveaux Infusoires de la famille des Ophryoscolecides parasites d'antilopes africaines // Ann. Parasitol. Hum. Comp., 1925, 3, pp. 116-142.
44. Dogiel V. A. Sur quelques infusoires nouveaux, habitant l'estomac du dromadaire (Camelus dromedarius) // Ann. Parasitol. Hum. Comp., 1926, 4, pp. 241-271.
45. Dogiel V. Cellulose als Bestandteil des Skellets bein einigen Infusorien // Biol. Zentr., 1923, 43, 289-291.
46. Dogiel V. Monographie der Familie Ophryoscolecidae. Teil I. // Arch. f. Protistenk. 1927, 59, 8, 1-288.
47. Dogiel V., Fedorowa T. Uber den Bau und die Funktion des inneren Skeletts der Ophryoscoleciden // Zool. Anz., 1925, 62, 8. 97-107.
48. Dovgal I. V. Evolution, phylogeny and classification of Suctorea (Ciliophora). // Protistol., 2002, (2 (4)), pp. 194-270.
49. Ergen G., Göçmen B., Falakali B. Ultrastructure of the Cortex of the Rumen Ciliate Ophryoscolex purkynjei Stein, 1858 (Entodiniomorhida: Ophryoscolecidae). // Turk. J. Zool., 2000, 24 (4), pp. 385-390.
50. Faure-Fremiet E. Concretion minerals intracytoplasmique chez les Cilies // J. Protozool., 1957, 4, pp. 96-109.
51. Fiorentini A. Intorno ai protisti dell' intestino degli Equini. // Bol. Sci. Med. 1890, 12, pp. 1-24, 51-60.
52. Gilchrist P. M. C., Van Hoven W., Stenson M. O. Five new species of Trichostomatida (ciliated Protozoa) from the colon of the wild African rhinoceros. // System. Parasit., 1994, 28, pp. 187-196.
53. Göçmen B. Morphological and cytological observations by light microscopy on *Isotricha* spp. Stein, 1859 (Isotrichidae, Trichostomatida) living as endosymbionts in the rumen of cattle. // Doga-Tr. J. of Zoology, 1993, 17, pp. 289-301.
54. Göçmen B., Akyurtlakli N., Ozbel Y. The ultrastructural observations on the rumen ciliates *Isotricha intestinalis* Stein, 1859 and *Isotricha prostoma* Stein, 1861 (Tricostomatidae: Isotrichidae) // Turk. Parazitol. Derg. (Acta Parasitologica Turcica), 2001, 25(2), pp. 202-211.
55. Göçmen B., Oktem N. Paraldehyde fuchsin staining and secretion of rumen ciliates of cattle. // Doga-Tr. J. of Zoology, 1994, 18, pp. 107-110.

56. Grain J. Classe des Litostomatea Small et Lynn, 1981. / Traite de Zoologie: Infusories Cilies. (Eds. P. Grasse, P. de Puytorac), Masson, Paris, 1994, 2/2, pp. 267-310.
57. Grain J. Cytology and cytochemistry of rumen protozoa // Zool. Sci., 1990, 7 (suppl.), pp. 111-124.
58. Grain J. Etude cytologique de quelque cilie Holotriches endocommensaux des Ruminants et Equides // Protistologica, 1966, 2 (1), pp. 59-141.
59. Gruby B., Delafond C. Recherches sur des animalcules se developpant en grand nombre dans l'estomac et dans les intestins, pendant la digestion des animaux herbivores et carnivores. // C. R. Acad. Sci., Paris, 1847, 17, pp. 1304-1308.
60. Guo, L., Yao, D., Li, D., Lin, Y., Bureenok, S., Ni, K., Yang, F. Effects of lactic acid bacteria isolated from rumen fluid and feces of dairy cows on fermentation quality, microbial community, and in vitro digestibility of alfalfa silage. // Front. Microbiol., 2020, 10.
61. Gürelli G. Intestinal Ciliates of Plains Zebra (*Equus quagga* Gmelin, 1788) in Turkey. // Zootaxa, 2023, 5239 (1), pp. 79-90.
62. Gürelli, G., Göçmen, B. Intestinal ciliate composition found in the feces of racing horses from Izmir, Turkey. // Europ. J. protistol., 2012, 48(3), pp. 215-226.
63. Hall, F. J., West, J., & Coleman, G. S. Fine structural studies on the digestion of chloroplasts in the rumen ciliate *Entodinium caudatum*. // Tissue and Cell, 1974, 6(2), pp. 243-253.
64. Hausmann K., Hulsmann N., Radek R. Protistology. 3rd compl. revised ed. // Berlin, Stuttgart, 2003, pp. 1-379.
65. Henderson, G., Cox, F., Ganesh, S., Jonker, A., Young, W., & Janssen, P. H. Rumen microbial community composition varies with diet and host, but a core microbiome is found across a wide geographical range. // Sci. rep., 2015, 5(1), 14567.
66. Hoare C. A. A new cycloposthiid ciliate (*Triplumarla hamertoni* gen. n., sp. n.) parasitic in the Indian rhinoceros. // Parasitol., 1937, 29, pp. 559-569.
67. Hsiung T. S. A monograph on the protozoan fauna of the large intestine of the horse. // Iowa St. Coll. J Sci. 1930 a, 4, pp. 359-423.
68. Hsiung T. S. Some new cillates from the large intestine of the horse. // Trans. Amer. Microse. Soc. 1930 b, 49 (1), pp. 31-41.
69. Hungate R. E. Further experiments on cellulose digestion by the protozoa in the rumen of cattle // Biol. Bull., 1943, 84, pp. 157-163.
70. Hungate R. E. The culture of *Eudiplodinium neglectum* with experiments on the digestion of cellulose // Biol. Bull., 1942, 83, pp. 303-319.

71. Ike, K., Imai, S. & Ishii, T. Establishment of intestinal ciliates in newborn horses. // Jap. J. of Vet. Sci., 1985, 47, pp. 39–43.
72. Ito A., Imai S. Ciliates from the cecum of capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in Bolivia 2. The family Cycloposthiidae. // European Journal of Protistology, 2000, 36(2), 169-200.
73. Ito, A., Ishihara, M., Imai, S. *Bozasella gracilis* n. sp. (Ciliophora, Entodiniomorpha) from Asian elephant and phylogenetic analysis of entodiniomorphids and vestibuliferids. // Europ. J. Protistol., 2014, 50(2), pp. 34-152.
74. Jameson A. P. A note on the ciliates from the stomach of the mouse deer (*Tragulus meminna* Milne-Edwards) with the description of *Entodinium ovalis* n. sp. // Parasitol. 1925, 17, pp. 406-409.
75. Jameson A. P. A. Ciliate, *Buxtonella sulcata* n. g. n. sp., from the caecum of cattle. // Parasitol. 1926, 18, pp. 182-186.
76. Johnson K. A., Johnson D. E.. Methane emissions from cattle. // J. An. Sci. 1995, 73 (8).
77. Kofoid C. A., MacLennan R. F. Ciliates from *Bos indicus* Linn. I. The genus *Entodinium* Stein // Univ. Calif. Pub. Zool. 1930, 33 (22), pp. 471-544.
78. Kofoid C. A., MacLennan R. F. Ciliates from *Bos indicus* Linn. II. A revision of *Diplodinium* Schuberg // Univ. Calif. Pub. 2001. 1932, 37 (5), pp. 53-152.
79. Kofoid C. A., MacLennan R. F. Ciliates from *Bos indicus* Linn. III. *Epidinium* Crawley, *Epiplastron* gen. nov. and *Ophryoscolex* Stein // Univ. Calif. Pub. Zool. 1933, 39 (1), pp. 1-34.
80. Kofoid C.A. On two remarkable ciliate protozoa from the caecum of the Indian elephant. // Proc. Nat. Acad. Sci., 1935, 21, pp. 501-506.
81. Kornilova O. A., Belokon M. E., Chistyakova L. V. Intestinal ciliates from the domestic horses (*Equus ferus caballus*) in South Africa, and microtubule cytoskeleton organization of the representatives of Spirodiniidae (Ciliophora, Litostomatea). // Protistol., 2022, 16(3), pp. 199-208.
82. Kornilova O. A., Radaev A. V., Chistyakova L. V. Intestinal ciliates (Ciliophora) from the wild plains zebra (*Equus quagga*) in South Africa, with notes on the microtubule cytoskeleton organization. // E. J. Protistol, 2021, 81, 125842.
83. Kornilova O., Tsushko K., Chistyakova L. The first record of intestinal ciliates from the mountain zebra (*Equus zebra*) in South Africa. // Acta Protozool., 2020, 59 (3/4), pp. 149-155.
84. Krashennikov S. Observations on the morphology and division of *Eudiplodinium neglectum* Dogiel (Ciliata Entodiniomorpha) from the stomach of a Moose (*Alces americana*) // J. Protozool., 1955, 2, pp. 124-134.

85. Krashennikov S. Uber den Excretionapparat einiger Infusorienarten aus der Familie Ophryoscolecidae (*Epidinium eucaudatum* Fior, forma *eucaudatum* Sharp, *Eudiplodinium maggii* Fior., *Eudiplodinium sp.*) // Ztschr. Zellforsch. Mikroskop. Anat. (Abt. B Ztschr. Wiss Biol.), 1929, 8, s. 470-483.
86. Kurihara Y. Ecological study on the rumen protozoa. II. On the development of ciliates in calf. // Jap. J. Ecol. 1964, 14 (2), pp. 72-74.
87. Latteur B. Contribution a la systematique de la famille des Ophryoscolecidae Stein // Ann. Soc. roy. zool. Belg. 1966, 96, (2 - 3), pp. 117-144.
88. Latteur B. Revision systematique de la famille de Ophryoscolecidae Stein 1858, sous-famille des Entodiniinae, Lubinsky 1957, genre *Entodinium* Stein 1858. // Ann. Soc. roy. zool. Belg. 1969, 99 (1 - 2), pp. 3-85.
89. Leuckart R. Allgemeine Naturgeschichte der Parasiten: mit besonderer Berücksichtigung der bei dem Menschen schmarotzenden Arten (Vol. 1). // CF Winter, 1879.
90. Lloyd D., Williams A.G., Amann R., Hayes A.J., Durrant L., Ralphs J.R. Intracellular prokaryotes in rumen ciliates Protozoa: detection by confocal laser scanning microscopy after in situ hybridization with fluorescent 16S rRNA probes. // Eur. J. Protistol., 1996, 32 (4), pp. 523-531.
91. Lubinsky G. Ophryoscolecidae (Ciliata, Entodiniomorphida) of reindeer (*Rangifer tarandus* L.) from Canadian Arctic. I. Entodiniidae // Can. J. Zool., 1958 a, 36 (5), pp. 819-825.
92. Lubinsky G. Ophryoscolecidae (Ciliata, Entodiniomorphida) of reindeer (*Rangifer tarandus* L.) from Canadian Arctic. II. Diplodiniidae // Can. J. Zool., 1958 b, 36 (6), pp. 937-959.
93. Lubinsky G. Studies on the evolution of the ophryoscolecidae (Ciliata: Oligotricha). I. A new species of *Entodinium* with "caudatum", "lobosopinosum" and "dubardi" forms, and some evolutionary trends in the genus *Entodinium*. // Can. J. Zool., 1957 a, 35 (1), pp. 111-133.
94. Lubinsky G. Studies on the evolution of the ophryoscolecidae (Ciliata: Oligotricha). II. On the origin of the higher ophryoscolecidae. // Can. J. Zool., 1957 b, 35 (1), pp. 135-140.
95. Lubinsky G. Studies on the evolution of the ophryoscolecidae (Ciliata: Oligotricha). III. Phylogeny of the Ophryoscolecidae based on their comparative morphology. // Can. J. Zool., 1957 b, 35 (1), pp. 141-159.
96. Lynn D.H. The Ciliated Protozoa, Characterization, Classification and Guide to the Literature. 3rd Edition, corrected printing. // Springer, New York, 2010, 605 pp.
97. MacLennan R. F. The morphology of the glycogen reserves in *Polyplastron* // Arch. f. Protistenk. 1934, 81, pp. 412-419.

98. MacLennan R. F. The pulsatory cycle of the contractile vacuoles in the Ophryoscolecidae, ciliates from the stomach of cattle. // Univ. Calif. Pub. 2001. 1933, 39 (11), pp. 205-250.
99. Martin, B. D., Schwab, E. Current usage of symbiosis and associated terminology. // International Journal of Biology, 2013, 5(1), 32.
100. Michalowski T., Szczepkowski P., Muszynski P. The factors affecting the cultivation of the rumen ciliate protozoon *Entodinium exiguum* in vitro // Acta protozool., 1985, 24 (3 - 4), pp. 297-305.
101. Mishra, P., Tulsani, N. J., Jakhesara, S. J., Dafale, N. A., Patil, N. V., Purohit, H. J., ... & Joshi, C. G. Exploring the eukaryotic diversity in rumen of Indian camel (*Camelus dromedarius*) using 18S rRNA amplicon sequencing. // Arch. Microbiol., 2020, 202, pp. 1861-1872.
102. Modrý D., Petrželková K. J., Pomajbíková K., Tokiwa T., Křížek J., Imai, S., ... & Šlapeta, J. The occurrence and ape-to-ape transmission of the entodiniomorphid ciliate *Troglodytella abressarti* in captive gorillas. // J. Eukaryot. Microbiol., 2009, 56(1), 83-87.
103. Newbold, C. J., Griffin, P. W., & Wallace, R. J. Interactions between rumen bacteria and ciliate protozoa in their attachment to barley straw. // Letters in applied microbiology, 8(2), pp. 63-66.
104. Noirot-Timothee C. Etude d'une famille de Ciliés: les Ophryoscolecidae. Structures et ultrastructures // Ann. Sci. Nat. Zool., 1960, 2, 12e ser. pp. 527-718.
105. Noirot-Timothee C. L'ultrastructure de l'appareil de Golgi des Infusoires Ophryoscolecidae // C. R. Acad. Sci., Paris, 1957, 244, pp. 2847-2849.
106. Onodera R., Migita R. Metabolism of threonine, methionine and related compounds in mixed rumen ciliate Protozoa. // J. Protozool., 1985, 32 (2), pp. 326-330.
107. Oprin C. G. Studies on the defaunation of the ovine rumen using dioctyl sodium sulphosuccinate // J. Appl. Bacteriol., 1977, 43, pp. 309-318.
108. Park T., Meulia T., Firkins J. L., Yu Z. Inhibition of the Rumen Ciliate *Entodinium caudatum* by Antibiotics. // Front Microbiol., 2017, 8.
109. Park T., Yu Z. Aerobic cultivation of anaerobic rumen protozoa, *Entodinium caudatum* and *Epidinium caudatum*. // J. microbiologic. m., 2018, 152, pp. 186-193.
110. Prins R. A. The rumen ciliates and their functions // in J. P. Jouany (ed.) Rumen Microbial Metabolism and Ruminant Digestion, INRA Ed. Paris, 1991, pp. 39-52.
111. Reichenow E. Parasitos de la sangre y del intestino de los monos antropomorfos africanos. // Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat., 1917, 17, pp. 312-332.
112. Richards T. A., Hirt R. P., Williams B. A., Embley T. M. Horizontal gene transfer and the evolution of parasitic protozoa. // Protist, 2003, 154(1), 17.

113. Sanjorjo, R. A., Tseten, T., Kang, M. K., Kwon, M., & Kim, S. W. In Pursuit of Understanding the Rumen Microbiome. *Fermentation*, 2023, 9(2), 114.
114. Scheunert A. Studien zur vergleichenden Verdauungsphysiologie. III Mitteilung. Ober die Mitwirkung von Mikroorganismen, Bacterien und Infusorien bei der Verdauung von *Cricetus frumentarius*. // *Pfluger's Arch. ges. Physiol.*, 1911, 141, s. 441-456.
115. Schubotz H. *Pycnothrix monocystoides*, nov. gen., nov. spec., ein neues ciliates Infusoraus dem Darm von Procavia (Hyrax) capensis (Pallas) // *Denkschr. Med. Naturw. Ges.*, Jena, 1909 [1908], 13, s. 1-18.
116. Schulze P. Der Nachweis und die Verbreitung des Chitins mit einem Anhang über das komplizierte Verdauungssystem der Ophryoscoleciden // *Zeitschr. F. Morph, Ökologie der Tiere*, Berlin, 1924, 2, s. 643-646.
117. Schulze P. Über Beziehungen zwischen tierischen und pflanzlichen Skelet-taubstanzen und über Chitinreactionen // *Biol. Zentralbl.*, 1922, 42, 8. 389-804.
118. Senaud J., Bohatier J., Benyahya M., Grain J. Etude ultrastructurale de l'attaque de particules de luzerne fraîche par *Polyplastron multivesiculatum*, cille entodiniomorphe du rumen: ingestion et dégradation intracellulaire // *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 1986 - 1987, 8 (2). pp. 61-74.
119. Sharp R. G. *Diplodinium ecaudatum*, with an account of its neuromotor apparatus. // *Univ. Calif. Pub. Zool.* 1914, 13 (4), pp. 43-122.
120. Shuberg A. Die Protozoen des Wiederkauermagens. 1. *Butschlia*, *Isotricha*, *Dasytricha* and *Entodinium*. // *Zool. Jahrb.*, 1888, 3, s. 365-418.
121. Schuster, F. L., Ramirez-Avila, L. Current world status of *Balantidium coli* // *Clinical microbiology reviews*, 21(4), 2008, 626-638.
122. Snyers L., Hellings P., Bovy-Kesler C., Thines-Sempoux D. Detection and characterization of hydrogenosomes in the rumen ciliates Ophryoscolecidae // *Arch. Intern. Physiol. Biochim.*, 1981, 89 (5), B201-B202.
123. Söllinger, A., Tveit, A. T., Poulsen, M., Noel, S. J., Bengtsson, M., Bernhardt, J., ... & Urich, T. Holistic assessment of rumen microbiome dynamics through quantitative metatranscriptomics reveals multifunctional redundancy during key steps of anaerobic feed degradation. // *MSystems*, 2018, 3(4), e00038-18.
124. Stein F. Charakteristik neuer Infusorien-Gattungen. // *Lotos*, 1859 a, 9, pp. 1-5, 57-60.
125. Stein F. Über mehrere neue im Pansen der Wiederkauer lebende Infusoriensthiere. // *Abh. K. böhm. Ges. Wiss.*, 1859 b, 10, pp. 69-70.
126. Strelkow A. 7. Weiteres über die neuen Arten der Gattung *Cycloposthium* aus dem Darm des Pferdes und des Esels // *Zool. Anz.*, 1929, 83 (1/4), s. 63-70.

127. Strelkow A. Nouvelles espèces du genre *Cycloposthium* habitant l'intestin du cheval // Ann. Parasitol. Hum. Comp., 1928, 6 (2), pp. 164-178.
128. Strelkow A. Über die Fauna des Colons beim Zebra // Zool. Anz., 1931, 94 (1/2), s. 37-54.
129. Sundermann C.A., Paulin J.J. Ultrastructural features of *Allantosoma intestinalis*, a suctorian ciliate isolated from the large intestine of the horse. // J. Protozool., 1981, 28 (4), pp. 400-405.
130. Van Hoven W. Cytological and general diversity in African animals. In: Cytology and Cytochemistry of Rumen Protozoa (Grain J.), Progress in Protozoology // Zool. Sci., 1990, 7 (suppl.), pp. 114-115.
131. 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. // J. Protozool., 1988, 85 (1), pp. 92-97.
132. Van Hoven W., Prins R. A. Carbohydrate fermentation by the rumen ciliate *Dasytricha ruminantium*. // Protistologica, 1977, 13 (4), pp. 599 - 606.
133. Vďačný P. Evolutionary associations of endosymbiotic ciliates shed light on the timing of the marsupial-placental split. // Molecular biology and evolution, 2018, 35(7), 1757-1769.
134. Vogels G.D., Hoppe W.F., Stumm C.K. Association of methanogenic bacteria with rumen ciliates // Appl. Environ. Microbiol., 1980, 40 (3), pp. 608-612.
135. Wang L., Abu-Doleh A., Plank J., Catalyurek UV., Firkins J.L., Yu Z. The transcriptome of the rumen ciliate *Entodinium caudatum* reveals some of its metabolic features. // BMC Genom. 2019, 20(1), pp. 1-18.
136. Watson J. M. A new Ophryoscolecid ciliate, *Entodinium insolitum* sp. n., from the Indian rhinoceros // Proc. Zool. Soc. 1945, 114, pp. 507-522.
137. Weineck E. Die Cellulose Verdaung bei den Ciliaten der Wiederkauerma-gens // Arch. f. Protistenk., 1934, 82, s. 169-201.
138. Wertheim P. Über die Pulsation der Kontraktile Vakuolen bei den Wiederkauerinfusorien. // Zool. Anz., 1934, 106, pp. 20-24.
139. Wetsphal A. Studien über Ophryoscoleciden in der Kultut. // Zeitschr. f. Parasitenk., 1934, 7, s. 71-117.
140. Williams, C. L., Thomas, B. J., McEwan, N. R., Rees Stevens, P., Creevey, C. J., & Huws, S. A. Rumen protozoa play a significant role in fungal predation and plant carbohydrate breakdown. Front. Microbiol., 2020, 11, 720.
141. Wolska M. A study of the genus *Spirodinium* Fiorentini (Ciliata, Entodiniomorphida) // Acta protozool., 1985, 24 (1), pp. 1-11.

142. Wolska M. Studies on the family Blepharocorythidae Hsiung. V. A review of genera and species // Acta protozool., 1971 a, 9.
143. 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 protozool., 1971 б, 9 (8), pp. 171-191.
144. Wolska M. Studies on the representatives of the family Paraisotrichidae da Cunha (Ciliata, Trichostomata). I. Somatic infraciliature in the genus *Paraisotricha* Fior. and *Rhizotricha* g. n. // Acta protozool., 1964, 2 (19-29), pp. 213-224.
145. Wolska M. Study on the family Blepharocorythida Hsiung. I. Preliminary remarks. // Acta Protozool., 1966, 4.
146. Wolska M. *Tetratoxum unifasciculatum* (Fiorent.) (Ciliata, Entodiniomorpha) I. Somatic and adoral infraciliature // Acta protozool., 1980 a, 19 (1), pp. 15-20.
147. Wolska M. *Tetratoxum unifasciculatum* (Fiorent.) (Ciliata, Entodiniomorpha) II. Electron microscope investigations // Acta protozool., 1980 б, 19 (1), pp. 21-28.
148. Wolska M. *Triadinium caudatum* Fiorent. Electron microscope examinations // Acta protozool., 1978 в, 17 (8), pp. 445-154.
149. Wolska M. *Tripalmaria dogieli* Gass., 1918 (Ciliata, Entodiniomorpha). Structure and ultrastructure. I. Light microscope investigations // Acta Protozool., 1978 a, 17, pp. 13-20.
150. Wolska M. *Tripalmaria dogieli* Gass., 1918 (Ciliata, Entodiniomorpha). Structure and ultrastructure. II. Electron microscope investigations // Acta Protozool., 1978 б, 17, pp. 21-29.
151. Yarlett, N., Coleman, G. S., Williams, A. G., Lloyd, D. Hydrogenosomes in known species of rumen entodiniomorphid protozoa. // FEMS Microbiology Letters, 1984, 21(1), pp. 15-19.
152. Гассовский Г. Н. Инфузории пятнистого оленя (*Cervus hortulorum*) // Тр. Гос. Дальневост. унив., 1925, 2 (1), с. 41-49 [Gassovsky G. Infusoria of the spotted deer (*Cervus hortulorum*) // Bull. Far-East. Univ. Inst. Local Sci. Res., 1925, 2 (1), pp. 41-49].
153. Гассовский Г. Н. К микрофауне кишечника лошади // Тр. Петроградск. общ. естествоисп., 1919 (1918), 49 (1), с. 20-37, 65-69. [Gasovaky G. On the microfauna of the intestine of the horse // Trav. Soc. Nat. St-Petersb., 1910, 49, pp. 20-69].
154. Герасимова З. П. План строения инфузорий (Ciliophora) // 300л. журн., 1989, 68 (4), с. 5-17.
155. Герасимова З. П., Серавин Л. Н. Ультратонкое строение инфузории *Epidinium ecaudatum* (Entodiniomorpha, Ophryoscolecidae) из рубца жвачных. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1978, 78, с. 44-50.

156. Герасимова З. П., Серавин Л. Н. Ультратонкое строение инфузории *Entodinium simplex* (Entodiniomorpha, Ophryoscolecidae) из рубца жвачных. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1979, 86, с. 30-35.
157. Догель В. А. Общая паразитология. // Изд. Ленинградского университета, 1962.
158. Корнилова О. А. История изучения эндобионтных инфузорий млекопитающих. // Тесса, 2004.
159. Корнилова, О. А. Инфузории из кишечника якутской лошади (*Equus caballus*). Паразитология, 2003, 40(5), с. 472-478.
160. Осипов Д. В. Проблемы гетероморфизма ядер у одноклеточных организмов. // Л., Наука, 1981, с. 1-167.
161. Полянский Ю. И., Райков И. Б. Ядерный аппарат инфузорий. Его природа, пути эволюции // Свободноживущие и паразитические беспозвоночные. Л., 1983, с. 28-52.
162. Полянский Ю. И., Стрелков А. А. Экспериментальное исследование изменчивости некоторых Ophryoscolecidae. // Тр. Петергофск. биол. инст., 1938, 16, с. 44 - 132. [Poljansky G., Strelkow A. Etude experimentale sur la variabilite de quelques Ophryoscolecides // Trudy Petergofsk. biol. Inst., 1938, 16, pp. 44-132].
163. Серавин Л. Н., Герасимова З. П. Тонкая организация, классификация и эволюция покровов у инфузорий // Цитология, 1979, 21, с. 247-256.
164. Стрелков А. А. Паразитические инфузории из кишечника непарнокопытных семейства Equidae / Дисс. д-ра биол. наук // Уч. зап. ЛГПИ им. А. И. Герцена, 1939, 17 (7), с. 1-262. [Parasitical infusoria from the intestine of Ungulata belonging to the family Equidae. A monograph. // Sci. Trans. Leningr. Pedagog. Inst. 1939, 17, pp. 1-262].
165. Филиппченко А. А. Экологическая концепция паразитизма и самостоятельность паразитологии как научной дисциплины. // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол, 1937, 13(4), 1-14.
166. Янковский А. В. Конспект новой системы подтипа Ciliophora Doflein, 1901 / в кн. Труды ЗИН АН СССР, тез. докл., рез-ты за 1974 год, Л., 1975, с. 26 - 27 [Jankowski A. W. A conspectus of the new system of subphylum Ciliophora Doflein, 1901, / in Trudy Zool. Inst. year 1974, Abstracts of Reports. Leningr., 1975, pp. 26-27].