

УДК 593.1:576.8

ЭНДОБИОНТНЫЕ ИНFUЗОРИИ ИЗ РУБЦА КОСУЛИ СИБИРСКОЙ *CAPREOLUS PYGARGUS*

© 2021 г. О. А. Корнилова^а, Л. В. Чистякова^{б,*},
И. В. Серёдкин^с, И. П. Грабарник^д

^аРоссийский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена,
наб. р. Мойки, д. 48, Санкт-Петербург, 191186 Россия

^бЗоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^сТихоокеанский институт географии ДВО РАН,
ул. Радио, 7, Владивосток, 690041 Россия

^дФГАОУ ВО Первый Московский государственный медицинский университет
им. И.М. Сеченова Минздрава России (Сеченовский Университет),
ул. Трубецкая, д. 8, Москва, 119991 Россия

* e-mail: pelomixa@mail.ru

Поступила в редакцию 10.10.2021 г.

После доработки 20.10.2021 г.

Принята к публикации 23.10.2021 г.

Исследована фауна эндобионтных инфузорий рубца косули сибирской *Capreolus pygargus* из Тернейского района Приморского края России. У исследованных косуль обнаружен единственный вид инфузорий *Entodinium dubardi*, при этом эндобионты были выявлены менее чем у 40% хозяев в обследованной популяции. Мы предполагаем, что крайне низкое видовое разнообразие эндобионтных инфузорий и невысокая степень заражения хозяев эндобионтами связаны в первую очередь со снижением уровня стадности, а также особенностями пищевого рациона косуль.

Ключевые слова: эндобионтные инфузории, *Entodinium*, *Capreolus pygargus*

DOI: 10.31857/S0031184721060028

Эндобионтные инфузории были обнаружены в пищеварительном тракте различных позвоночных животных; их наибольшее разнообразие отмечается у парнокопытных (преимущественно жвачных) и непарнокопытных млекопитающих (Корнилова, 2004; Vd'asny, 2018). В настоящее время не вызывает сомнений, что представители различных систематических групп позвоночных (ранга отряда и выше) чётко различаются по видовому составу сообществ эндобионтов (Корнилова, 2004а; Vd'асny, 2018; Cedrola et al., 2020). При этом видовое разнообразие и количество инфузорий во многом определяются особенностями биологии хозяина. В то же время вопрос о том, насколько различные виды эндобионтов специфичны по отношению к определенному виду хозяина, остаётся открытым. Для его решения необходимым представляется

сравнительное изучение фауны эндобионтных инфузорий у максимально широкого спектра хозяев, в первую очередь в естественных местообитаниях. Подобное исследование позволит определить уровень различий в видовом составе сообществ инфузорий у хозяев, различающихся по степени родства, и выявить виды эндобионтов, более или менее специфичных по отношению к хозяевам. В связи с этим необходимо отметить, что к настоящему времени детально исследованы сообщества инфузорий-эндобионтов пищеварительного тракта одомашненных видов жвачных и лошадиных, в то время как сведения об эндобионтах диких млекопитающих в природных популяциях крайне скудны (Ito et al., 2014, 2020; Kittleman et al., 2015; Newbold et al., 2015; Cedrola et al., 2019).

В настоящей работе представлены результаты исследования фауны эндобионтных инфузорий рубца косули сибирской *Capreolus pygargus* (Pallas, 1771), полученные данные обсуждаются в связи с проблемой идентификации видов рода *Entodinium*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проведено на материале инфузорий из рубца 13 особей (четыре самки и девять самцов) косули сибирской *Capreolus pygargus*, добытых на территории Тернейского района Приморского края (табл. 1). Пробы фиксировали в 4% формалине в соотношении 1:1. Содержимое рубца косуль № 4, 7, 8, 9 и 11 было предварительно заморожено и сохранялось так до фиксации от 4 дней (№ 11) до 13 месяцев (№ 4).

Светомикроскопические исследования и микрофотографирование проводили с использованием микроскопов МБИ-11, Альтами-Инверт-3 с фотонасадкой и Leica DM2500, оснащенного дифференциальным интерференционным контрастом и цифровой камерой Leica DFC495 (8.0MP).

При изучении морфологии клетки для выявления макронуклеуса использовали 0.1% раствор метилового зелёного в 1% растворе уксусной кислоты. Численность инфузорий в 1 мл содержимого рубца определяли методом «калиброванной капли» (Корнилова, 2004б). Для видового определения использовали работы Buisson (1923a, 1923b), Догеля (1929), Williams, Coleman (1992) и Dehority (1993).

Для проведения филогенетического анализа были использованы нуклеотидные последовательности гена 18S рРНК, полученные из базы данных GenBank для 23 различных видов энтодиниоморфид (рис. 2). Множественное выравнивание образцов производили алгоритмом ClustalW в интерфейсе программного обеспечения MEGA X. Для построения филогенетического дерева применяли метод максимального правдоподобия, а также модель эволюции General Time Reversible (GTR) с гамма-распределением (5 категорий, $+ G, a = 0.6369$) и оценкой инвариантных сайтов ($+ I, 63.45\%$ позиций) (Nei, Kumar, 2000). Достоверность полученного дерева определяли bootstrap-методом (1000 повторений); оптимальный выбор модели проводили по Байесовскому информационному критерию. Для анализа использовалась программа MEGA X (Kumar et al., 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Эндобионтные инфузории были обнаружены в содержимом рубца пяти из тринадцати косуль: у двух самок и трёх самцов. По нашим наблюдениям, хранение содержимого рубца в замороженном состоянии до отбора проб не оказывало существенного влияния на сохранность инфузорий. Так, среди проб из замороженного материала инфузории были диагностированы в двух из пяти желудков косуль (40%), а среди проб из свежего материала инфузории были обнаружены в трех из восьми желудков (38%). Нами не было выявлено различий в пригодности клеток инфузорий,

фиксированных из замороженного или свежего материала, для микроскопирования и дальнейшего изучения. В пробах содержимого рубца всех пяти особей косуль-хозяев эндобионтных инфузорий был обнаружен единственный вид инфузорий *Entodinium dubardi* Buisson, 1923 (Entodiniomorpha, Ophryoscolecidae) (рис. 1).

Таблица 1. Сводные данные по собранному материалу содержимого рубца косули сибирской *Capreolus pygargus*

Table 1. Data on the material of the rumen contents of the Siberian roe deer *Capreolus pygargus*

№ пробы	Дата взятия пробы	Место сбора / пол животного	Условия хранения материала до фиксации в формалине	Колич. инфузорий в 1 мл
1	08.01.2016	Приморский край, Тернейский район, р. Живописная / самка	Не более 3 ч, заморозки не было	0
2	08.01.2016	Приморский край, Тернейский район, р. Севастьяновка (бассейн р. Максимовка) / самец	Около 1 ч, заморозки не было	0
3	08.01.2016	Приморский край, Тернейский район, р. Севастьяновка (бассейн р. Максимовка) / самка	Около 1 ч, заморозки не было	0
4	19.05.2015 (фиксация – 22.06.2016)	Приморский край, Тернейский район, пос. Терней / самец	Был заморожен	0
5	22.10.2017	Приморский край, Тернейский район, пос. Пластун / самка	Несколько часов, заморозки не было	920 000
6	13.01.2018	Приморский край, Тернейский район, ключ Комсомольский (бассейн р. Амгу) / самец	Несколько часов, заморозки не было	0
7	20.12.2017 (фиксация – 12.01.2018)	Приморский край, Тернейский район, р. Западная Кема (бассейн р. Кема) / самец	Был заморожен	0
8	21.12.2017 (фиксация – 12.01.2018)	Приморский край, Тернейский район, р. Западная Кема (бассейн р. Кема) / самец	Был заморожен	0
9	20.11.2018 (фиксация – 25.12.2018)	Приморский край, Тернейский район, окрестности пос. Терней / самка	Был заморожен	610 000
10	06.07.2019	Приморский край, Тернейский район, окрестности пос. Терней, оз. Утиное / самец	11 ч при тёплой погоде	740 000
11	16.02.2020 (фиксация – 20.02.2020)	Приморский край, Тернейский район, ключ Петлёвочный (бассейн р. Серебрянка) / самец	Был заморожен	680
12	19.06.2020	Приморский край, Тернейский район, ключ Петлёвочный (бассейн р. Серебрянка) / самец	6 ч при тёплой погоде	320 000
13	28.12.2020	Приморский край, Тернейский район, р. Севастьяновка (бассейн р. Максимовка) / самец	Около 3 ч, заморозки не было	0

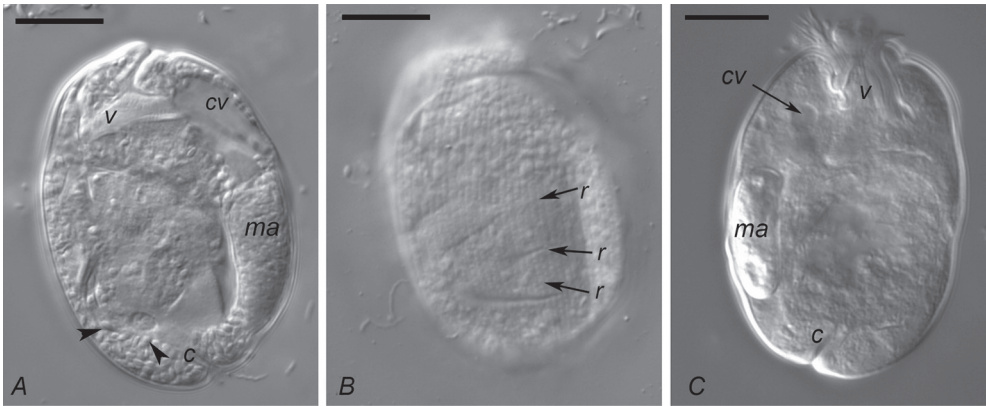


Рисунок 1. *Entodinium dubardi*. Световая микроскопия, DIC. *A, C* – детали строения клетки; *B* – гребни на поверхности клетки. *v* – вестибулум, *ma* – макронуклеус, *cv* – сократительная вакуоль, *c* – цитопрокт, *r* – гребни на поверхности клетки, стрелки – включения (пищевые частицы). Масштабная линейка 10 мкм.

Figure 1. *Entodinium dubardi*. Light microscopy, DIC. *A, C* – details of the cell morphology; *B* – ridges on the cell surface. *v* – vestibulum, *ma* – macronucleus, *cv* – contractile vacuole, *c* – cytoproct, *r* – ridges on the cell surface, arrowheads – inclusions (food particles). Scale bars 10 µm.

Размеры инфузорий составляли в среднем 40.1 ± 4.8 (28.8–51.8) мкм в длину и 26.4 ± 2.4 (20.1–34.5) мкм в ширину, отношение длины к ширине 1.4–1.6 (табл. 2, рис. 1*A, 1C*). На их поверхности обычно были видны регулярно расположенные продольные гребни толщиной около 0.6 мкм, тянущиеся от переднего конца клетки к заднему параллельно друг другу, их число на одной стороне клетки составляло 38–40 (рис. 1*B*). В пробах встречались инфузории как с втянутыми, так и с расправленными околоротовыми ресничками. На заднем конце клетки был хорошо заметен цитопрокт, его форма и расположение характерны для *E. dubardi* – выводное отверстие открывается не на полюсе, а слегка смещено на дорсальную сторону клетки, сам же выводной канал косо направлен на вентральную сторону, в среднем его длина 6 мкм (рис. 1*A, 1C*). Эктоплазма на вентральной стороне клетки утолщена позади выводного канала цитопракта. Цитоплазма многих энтодиниумов содержала большое количество мелких включений, вероятно, пищевых частиц (рис. 1*A*). Колбасовидный макронуклеус, иногда расширенный на переднем конце или на обоих концах, располагался в средней части клетки (рис. 1*A, 1C*). Длина макронуклеуса составляла 35–50% длины тела инфузории, расстояние от переднего конца клетки до переднего края макронуклеуса составляло 15–45% длины тела.

Делящиеся клетки энтодиниумов встречались редко. Количество инфузорий в 1 мл содержимого рубца у косуль № 5, 9, 10 и 12 было сравнительно большим и составляло от 320 000 (№ 12) до 920 000 (№ 5), тогда как у косули № 11 в 1 мл рубца содержалось всего 680 инфузорий.

Таблица 2. Морфометрические показатели *Entodinium dubardi* из рубца косули сибирской *Capreolus pygargus* (Тернейский р-н Приморского края)

Table 2. Morphometric parameters of *Entodinium dubardi* from the rumen of Siberian roe deer *Capreolus pygargus* (Terneisky district of Primorsky Krai)

№ пробы	Длина, мкм			Ширина, мкм			Отношение длины к ширине
	Среднее	max	min	Среднее	max	min	
5	40.0 ± 0.48	51.8	31.6	27.6 ± 0.74	34.5	23.0	1.3–1.9
9	37.7 ± 0.47	46.0	28.8	26.6 ± 0.22	28.8	20.1	1.3–1.8
10	39.2 ± 0.94	48.9	31.6	25.2 ± 0.34	31.6	23.0	1.3–1.8
11	36.6 ± 0.65	40.3	28.8	24.8 ± 0.47	25.9	20.1	1.2–1.8
12	39.8 ± 1.72	48.9	34.5	25.5 ± 0.51	28.8	23.0	1.3–1.8
Общее	39.6 ± 0.58	51.8	28.8	26.2 ± 0.55	34.5	20.1	1.2–1.9

Примечание. Количество измеренных клеток для всех проб $n=25$.

Из всех трихостоматид род *Entodinium* наиболее богат видами – их описано более сотни (Williams, Coleman, 1992). В то же время видоспецифичных признаков крайне мало: длина и ширина тела, размер, форма и расположение макронуклеуса, расположение сократительной вакуоли (см., например, Dehority, 1993). Соматическая цилиатура у энтодиниумов отсутствует, а околоротовая цилиатура обычно полностью или частично втянута в вестибулюм. Рисунки во многих публикациях, особенно ранних, малоинформативны. Часто при описании энтодиниумов авторы руководствовались формой и размерами каудальных отростков, однако в ряде экспериментов *in vivo* (Стрелков, Полянский, 1937; Poljansky, Strelkow, 1938) была доказана внутривидовая изменчивость этого признака у офриосколецид (в том числе у одного из наиболее распространённых видов – *Entodinium caudatum*) в зависимости от пищевого режима и присутствия хищных инфузорий. Было установлено, что у одной и той же популяции энтодиниумов каудальные отростки могут увеличиваться или уменьшаться вплоть до полного исчезновения при изменении условий внешней среды.

В истории изучения офриосколецид неоднократно предпринимались попытки ревизии рода *Entodinium* и выявления дополнительных дифференциальных признаков для отдельных видов (Kofoid, MacLennan, 1930; Lubinsky, 1957; Latteur, 1968, 1969; Ogimoto, Imai, 1981). Тем не менее проблемы с идентификацией видовой принадлежности энтодиниумов существуют до сих пор.

Вид *E. dubardi* был впервые обнаружен в рубце косули европейской *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758) и описан в 1923 г. (Buisson, 1923a, 1923b). В.А. Догель (Dogiel, 1925, 1927) обозначил эту инфузорию как *E. dubardi* forma *dubardi*, тем самым отделив её от вооружённых шипами форм. Любинский (Lubinsky, 1957) предложил для энтодиниумов три универсальные формы – "caudatum" (с дорсальным шипом и двумя вентральными лопастями), "loboso-spinosum" (с дорсальным шипом и одной вентральной лопастью) и "dubardi" (без каудальных отростков). При этом описанный Догелем *E. simplex* Dogiel, 1927 был признан синонимом *E. dubardi* Buisson, 1923.

Latteur (1968, 1969) провёл значительную ревизию рода *Entodinium*, предложив в качестве важного определительного признака взаимное расположение ядра и сократительной вакуоли. Очень многие виды были сведены в синонимику, в том числе *E. dubardi*, который вместе с *E. nanellum* Dogiel, 1923, *E. simplex* Dogiel, 1925, *E. elongatum* Dogiel, 1927 и рядом других видов был сведён к *E. furca* Cunha, 1914. Однако, согласно первоописанию Cunha (1914), *E. furca* значительно отличается от *E. dubardi*: если первый имеет два широких заострённых хвостовых отростка (что и дало название), для второго как раз характерно полное отсутствие каких бы то ни было шипов; таким образом, правомочность сведения вида *E. dubardi* в синоним *E. furca* вызывала сомнения. Кроме того, были высказаны предположения (Poljansky, Strelkow, 1938; Hungate, 1978), что расположение сократительной вакуоли в клетке энтодиниумов может варьировать внутри вида.

Несмотря на проведённые ревизии рода, многие исследователи рассматривали *E. dubardi* как самостоятельный вид. Так, Wertheim (1933) полагал, что *E. dubardi* чётко отличается от других похожих видов заметной скошенностью выводного канала цитопрокта и слегка уменьшенной задней частью эндоплазматического мешка, следовательно, вид валиден. Ogimoto и Imai (1981) также признавали *E. dubardi* самостоятельным видом и предлагали в качестве характерного признака использовать особую форму макронуклеуса – он немного более толстый на концах и более тонкий в средней части, тогда как у других близких видов макронуклеус в средней части более утолщенный, чем на концах. В известном определителе Dehority (1993) вид *E. dubardi* валиден и имеет следующие признаки: отсутствие хвостовых шиповидных выростов, средние показатели длины тела – 41 мкм, ширины – 30 мкм, отношения длины к ширине – 1.4, макронуклеус короче длины тела и лежит в средней части клетки, эктоплазма утолщена на заднем конце тела. Дифференциальные признаки, указанные Dehority, согласуются с диагнозом *E. dubardi*, приведенным в первоописании (Buisson, 1923a, 1923b), и были использованы нами при определении видовой принадлежности обнаруженных инфузорий.

Мы проанализировали немногочисленные имеющиеся в Генбанке последовательности гена 18S РНК видов рода *Entodinium*. Согласно результатам молекулярно-филогенетического анализа, энтодиниумы формируют единую чётко выраженную кладу на филогенетическом дереве (рис. 2). Филогенетические связи между отдельными видами в настоящее время уверенно определить не удаётся. Однако можно заключить, что вид *E. dubardi* заметно отличается от остальных энтодиниумов, включённых в анализ, и его валидность не вызывает сомнений. Таким образом, по нашему мнению, вид *E. dubardi* валиден и является единственным представителем эндобионтных инфузорий для исследованных нами косуль сибирских из Тернейского района Приморского края России.

В отношении эндобионтов из рубца косули европейской были опубликованы обобщающие данные по нескольким источникам (Imai et al., 1983; Williams, Coleman, 1992; Clauss et al., 2011). В этих работах сообщается о нахождении инфузорий, преимущественно из рода *Entodinium*, от одного до 7–8 видов, а также приводятся данные о том, что в рубцах более чем 50% обследованных косуль инфузории обнаружены не были.

При этом, согласно большинству исследований, у косули европейской находили только один вид инфузорий *E. dubardi* (Buisson, 1923a, 1923b; Sladecsek, 1946; Brüggemann et al., 2009). Лишь в одной работе по эндобионтам рубца косули европейской указано нахождение, кроме энтодиниумов, ещё нескольких видов инфузорий, как изотрихид, так и офриосколецид, и при этом доля энтодиниумов составляла 91.9% (Enzinger, Hartfiel, 1998).

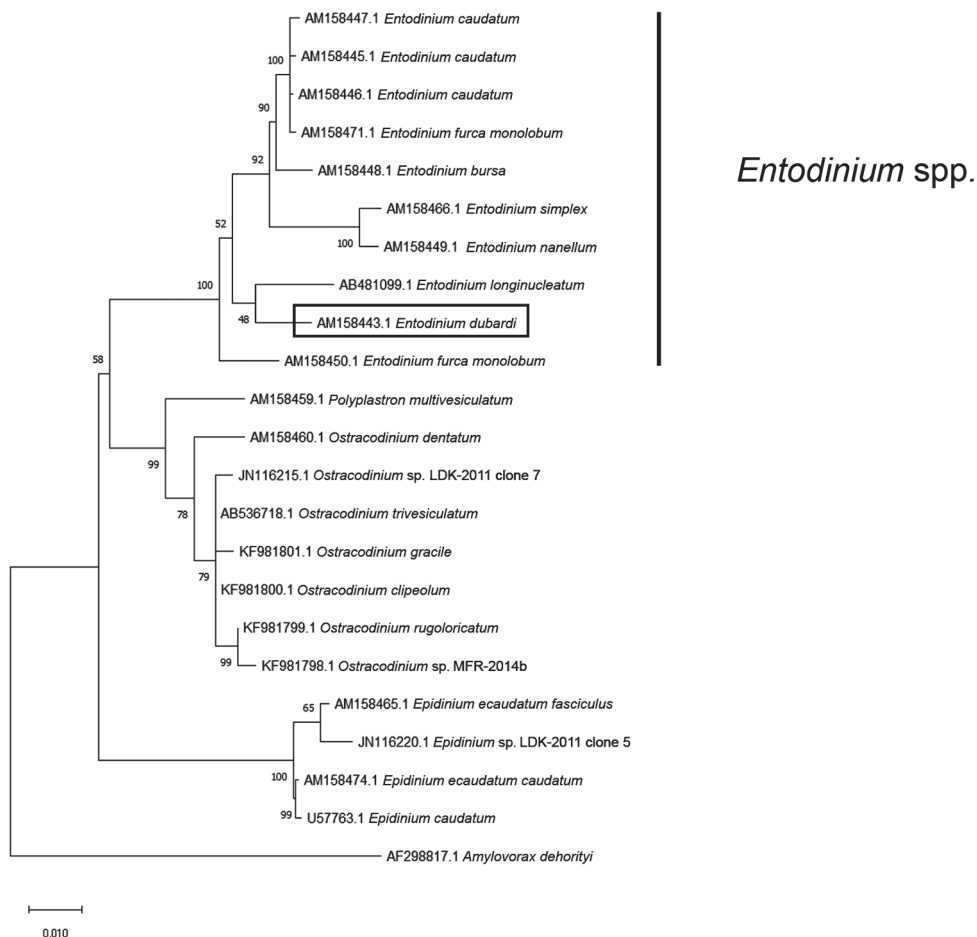


Рисунок 2. Виды рода *Entodinium* на филогенетическом древе офриосколецид. Филогенетическое дерево построено по последовательностям гена 18S рРНК методом максимального правдоподобия, эволюционная модель GTR + G + I. Цифры рядом с узлами дерева отражают показатели bootstrap-теста (процент деревьев из 1000 повторений). Масштаб соответствует 1 нуклеотидной замене на каждые 100 нуклеотидов.

Figure 2. Phylogenetic tree showing the position of *Entodinium* species among representatives of the family Ophryoscolecidae. Maximum likelihood phylogenetic tree inferred from 18S rRNA gene sequences by MEGA X, based on the General Time Reversible (GTR) model with gamma distribution and estimate of invariable sites. The numbers at the nodes are the bootstrap values (percent out of 1000 replicates). The tree is drawn to scale, the scale bar represents 1 change per 100 positions.

Фауна эндобионтных инфузорий рубца косули сибирской была исследована ранее в Омской и Челябинской областях России, а также в Якутии (Корнилова и др., 2004; Аргунов, Степанова, 2015). В Омской области было исследовано 11 косуль, у всех были обнаружены инфузории, и всего было диагностировано 10 видов инфузорий – офриосколециды и изотрихида. Из них 6 – энтодиниумы, среди которых был и *E. dubardi*. В Челябинской области исследованы 10 косуль, также все с эндобионтами, всего найдено 27 видов инфузорий, из них 16 – энтодиниумы, в том числе *E. dubardi*. В Якутии, как и в нашем исследовании, у косули были найдены только *E. dubardi* (Аргунов, Степанова, 2015).

В литературе до сих пор не существует единой точки зрения относительно видового состава рода *Entodinium*, и фаунистические списки эндобионтных инфузорий, опубликованные разными авторами, различаются. Такие различия не всегда позволяют делать однозначные выводы о характере распределения отдельных видов энтодиниумов в различных популяциях хозяев. Однако мы можем заключить, что вид *E. dubardi* является основным эндобионтом для большинства исследованных косуль европейских, а также для косуль сибирских в Якутии и в Приморском крае.

В нашем исследовании эндобионтные инфузории были обнаружены менее чем у 40% особей косули сибирской, этот показатель близок к 50% встречаемости инфузорий у косули европейской, о чём было сказано выше. У подавляющего большинства обследованных жвачных инфузории обычно присутствуют, и для объяснения относительно бедного состава эндобионтной фауны у косуль выдвигались различные гипотезы. Так, Clauss et al. (2011) основной причиной назвали видоспецифичную диету животных-хозяев, отметив, что преобладание энтодиниумов над другими видами инфузорий характерно для рубца копытных, в рационе которых преобладает веточный корм. Так, например, подобный рацион характерен для большинства оленевых, и у них нередко диагностируют низкое видовое разнообразие инфузорий или даже их отсутствие. Clauss et al. (2011) попытались выявить зависимость фаунистического разнообразия эндобионтов рубца от массы тела хозяина, однако такая зависимость не была установлена.

Dehority и Orpin (1997) указывали, что энтодиниумы способны жить в более кислой среде, чем другие виды инфузорий, но в некоторых экспериментах связь фаунистического состава с кислотностью содержимого рубца не подтвердилась. В этой же публикации показано значительное снижение численности инфузорий при длительных промежутках времени (12 ч и более) между кормлениями животных-хозяев. Авторы связывают этот факт с изменением кислотности в рубце во время голодания животного. В исследованиях Trabalza et al. (2005) было показано, что содержимое рубца косули имеет среднее значение pH = 5.7. Такая относительно кислая среда может быть приемлемой для энтодиниумов, но непригодной для обитания других инфузорий.

Существует также гипотеза о том, что видовой состав инфузорий зависит от количественного и видового состава бактерий в рубце, сформировавшегося в связи с различными пищевыми предпочтениями разных видов эндобионтов. Согласно данным Østbye et al. (2016), микробиота косули значительно отличается от таковой других исследованных оленевых (лось *Alces alces* (Linnaeus, 1758), благородный олень *Cervus*

elaphus Linnaeus, 1758) из той же среды обитания. Авторы предполагают, что причиной тому могут быть различия в физиологии рубца. По нашему мнению, состав микрофлоры может влиять на численность инфузорий, но не может способствовать видовому обогащению их фауны. Высказывалось также мнение о том, что поедание млекопитающими токсичных растений может вызывать угнетение фауны инфузорий-эндобионтов (Williams, Coleman, 1992). Однако этим нельзя объяснить тот факт, что у разных косуль из одного и того же местообитания инфузории в рубце могут присутствовать в большом количестве или же отсутствовать вовсе.

Согласно гипотезе Догеля (1946), поддержанной Imai (1998), характерный «набор» эндобионтных инфузорий у каждого вида жвачных сформировался в процессе эволюции. Инфузории передаются от одного хозяина к другому преимущественно в пределах узкой семейной группы жвачных. В связи с этим фаунистический набор эндобионтных инфузорий мог не пополняться новыми видами на протяжении всего периода времени после эволюционного разделения видов хозяев.

Мы предполагаем, что изначально у общих предков жвачных могла быть достаточно богатая фауна эндобионтных инфузорий, однако после отделения семейства оленевых, перехода их на преимущественно древесный корм, ряд видов инфузорий был утрачен. Далее в связи со снижением уровня стадности и, следовательно, уменьшением возможности обмена жвачкой между особями хозяев, список видов инфузорий ещё сильнее сократился, а в некоторых микропопуляциях косуль полностью исчез. Согласно данным мониторинга состояния популяции косули сибирской в Приморском крае, её численность резко сократилась в последние десятилетия, местами косуля полностью вытеснена другими видами копытных, в первую очередь пятнистым оленем *Cervus nippon* Temminck, 1838 (Пикунов и др., 2009). Этим может объясняться более низкое разнообразие и встречаемость эндобионтных инфузорий у косуль Приморского края в сравнении с косулями Омской и Челябинской областей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке темы государственного задания АААА-А19-119020690109–2 (Зоологический институт РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аргунов А.В., Степанова В.В. 2015. Зимнее питание сибирской косули (*Capreolus pygargus* Pall., 1771) в Центральной Якутии. Вестник КрасГАУ 4: 138–143. [Argunov A.V., Stepanova V.V. 2015. The winter diet of the Siberian roe deer (*Capreolus pygargus* Pall., 1771) in the Central Yakutia. Vestn. KrasGAU 4: 138–143. (In Russian)]
- Догель В.А. 1929. Простейшие - Protozoa. Малоресничные инфузории - Infusoria Oligotricha. Сем. Ophryoscolecidae. 2. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим музеем Академии Наук. Ленинград, Изд-во Акад. наук СССР, 97 с. [Dogiel V. 1929. Protozoa infusoires oligotriches fam. Ophryoscolecida. 2. Academie des sciences de l'union des républiques soviétiques socialistes tableaux analytiques de la faune le l'urss, publiés par le musée zoologique de l'académie des sciences. Leningrad, 97 pp. (In Russian)]
- Догель В.А. 1946. Филогения инфузорий желудка жвачных в свете палеонтологических и эколого паразитологических данных. Зоологический журнал 25 (5): 1162–1188. [Dogiel V.A. 1946. Philogenia infusoriy gheludka ghvachnykh v svete paleontologicheskikh I ekologoparasitologicheskikh dannych. Zoological Journal 25 (5): 1162–1188. (In Russian)]

- Корнилова О.А. 2004а. История изучения эндобионтных инфузорий млекопитающих. СПб., ТЕССА, 352 с. [Kornilova O.A. 2004. History of study of endobiotic ciliates of mammalia. St-Petersburg, TESSA, 352 pp. (In Russian)]
- Корнилова О.А. 2004б. Метод комплексного обследования фауны эндобионтных инфузорий. В сб. Функц. морф., экол. и жизн. циклы жив. Научн. тр. каф. зоол. РГПУ им. А.И. Герцена. Вып. 4. СПб., ТЕССА, 75–77. [Kornilova O.A. 2004b. The method of combined investigations of endobiotic ciliates. Sci. J. Dept. Zool. Herzen SP Univ. of Russia, 4: 75–77. (In Russian)]
- Корнилова О.А., Федорова П.Н., Мачахтыров Г.Н., Баймакова Л.Г. 2004. Биоразнообразие инфузорий из кишечника лошади (*Equus caballus*), желудка косули (*Capreolus pygargus*) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) таежной зоны Сибири. В сб. Функц. морф., экол. и жизн. циклы жив. Научн. тр. каф. зоол. РГПУ им. А.И. Герцена. Вып. 4. СПб., ТЕССА, 55–63. [Kornilova O.A., Fedorova P.N., Machachtyrov G.N., Baymakova L.G. 2004. The biodiversity of ciliates from the intestine of the horse (*Equus caballus*), from the rumen of roe deer (*Capreolus pygargus*) and reindeer (*Rangifer tarandus*) in Siberian taiga. Sci. J. Dept. Zool. Herzen SP Univ. of Russia, 4: 55–63. (In Russian)]
- Пикунов Д.Г., Середкин И.В., Арамилев В.В., Николаев И.Г., Мурзин А.А. 2009. Крупные хищники и копытные юго-запада Приморского края. Владивосток, Дальнаука, 96 с. [Pikunov D.G., Seryodkin I.V., Aramilyov V.V., Nikolaev I.G., Murzin A.A. 2009. Krupnye khishchniki i kopytnye iūgo-zapada Primorskogo kraia. Vladivostok, Dalnauka, 96 pp. (In Russian)]
- Стрелков А., Полянский Ю. 1937. О процессе естественного отбора у некоторых Infusoria Entodiniomorphida. Зоологический журнал 16 (1): 77–87. [Strelkov A., Polyansky Yu. 1937. O processe estestvennogo otbora u nekotorych Infusoria Entodiniomorphida. Zool. Journal. 16 (1):77–87. (In Russian)]
- Brüggemann J., Giesecke D., Walser-Kärst K. 2009. Beiträge zur Wildbiologie und vergleichenden Tierphysiologie. 1. Mikroorganismen im Pansen von Rothirsch (*Cervus elaphus*) und Reh (*Capreolus capreolus*). Zeitschrift Für Tierphysiologie Tierernährung Und Futtermittelkunde 23 (1-5): 143–151. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0396.1967.tb00972.x>
- Buisson J. 1923a. Les infusoires cilies du tube digestif de l'homme et des mammiferes. Paris, Legrand, Travail du Laboratoire de Parasitologie de la Faculte de Medicine de Paris, 201 pp.
- Buisson J. 1923b. Sur quelques infusoires nouveaux ou peu connus parasites des mammiferes. Ann. Parasitol. Hum. Comp. 1: 209–246.
- Cedrola F., Senra M., Rossi M.F., Fregulia P., D'Agosto M., Dias R. 2020. Trichostomatid Ciliates (Alveolata, Ciliophora, Trichostomatia) Systematics and Diversity: Past, Present, and Future. Front. Microbiol. 10: 2967. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02967>
- Clauss M., Müller K., Fickel J., Streich W. J., Hatt J.-M., Südekum K.-H. 2011. Macroecology of the host determines microecology of endobionts: protozoal faunas vary with wild ruminant feeding type and body mass. J. Zool. 283: 169–185. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00759>
- Cunha A.M. 1914. Ueber die Ziliaten, welche in Brasilien im Magen von Rindern und Schafen vorkommen. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz 6: 58–67.
- Dehority B.A. 1993. Laboratory Manual for Classification and Morphology of Rumen Ciliate Protozoa. CRC Press, Inc., Boca Raton, FL, 128 pp.
- Dehority B.A. Orpin C.G. 1997. Development of, and natural fluctuations in rumen microbial populations. In: The Rumen Microbial Ecosystem, 2nd ed., 196–235. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1453-7_5
- Dogiel V.A. 1925. Nouveaux infusoires de la famille de Ophryoscolecidae parasites d'antilopes africaines // Annales de Parasitologie Humaine et Comparee 3: 116–142.
- Dogiel V.A. 1927. Monographie der Familie Ophryoscolecidae. Arch. Protistenk. 59: 1–288.
- Enzinger W., Hartfiel W. 1998. Auswirkungen gesteigerter Energie- und Proteingehalte des Futters auf Fermentationsprodukte, Fauna und Schleimhaut des Pansens von Wildwiederkäuern (Damhirsch/Reh) im Vergleich zu Hauswiederkäuern (Schaf/Ziege). Z. Jagdwiss 44: 201–220.
- Hungate R.E. 1978. The rumen protozoa. In: Parasitic Protozoa. London, Academic Press, vol. 2, 655–695.
- Imai S. 1998. Phylogenetic Taxonomy of Rumen Ciliate Protozoa Based on Their Morphology and Distribution. J. Appl. Anim. Res. 13: 1–2, 17–36. <https://doi.org/10.1080/09712119.1998.9706670>
- Imai S., Kinoshita M., Ogimoto K. 1983. Distribution of the rumen ciliate Protozoa in the deer. New Strateg. Improv. Anim. Prod. Hum. Welfare. Proc. 5 World Conf. Anim. Prod., Tokyo, Aug. 14-19, 1983, 2. Free Commun. Pap. Tokyo 1983, 337–338.

- Ito A., Ishihara M., Imai S. 2014. *Bozasella gracilis* n. sp. (Ciliophora, Entodiniomorpha) from Asian elephant and phylogenetic analysis of entodiniomorphids and vestibuliferids. Eur. J. Protistol. 50: 134–152. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2014.01.003>
- Ito A., Eckardt W., Stoinsk T.S., Gillespie T.R., Tokiwa T. 2020. Three new *Prototapirella* species, *Opisthotrichum janus*, and *Troglocoryscava* add to Entodiniomorpha (Ciliophora, Trichostomatia) diversity in mountain gorillas in Rwanda. Eur. J. Protistol. 76: 125738. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2020.125738>
- Kittelmann S., Deventer S.R., Kirk M.R., Seedorf H., Dehority B.A., Janssen P.H. 2015. Phylogeny of intestinal ciliates, including *Charonina ventriculi*, and comparison of microscopy and 18S rRNA gene pyrosequencing for rumen ciliate community structure analysis. Appl. Environ. Microbiol. 81: 2433–2444. <https://doi.org/10.1128/AEM.03697-14>
- Kofoid C.A., MacLennan R.F. 1930. Ciliates from *Bos indicus* Linn. I. The genus *Entodinium* Stein. Univ. Cal. Publ. Zool. 33: 471–544.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. Mol. Biol. Evol. 35: 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Latteur B. 1968. Revision systématique de la Famille des Ophryoscolecidae Stein, 1858: sous-Famille des Entodiniinae Lubinsky, 1957, Genre *Entodinium* Stein, 1858. Ann. Soc. R. Zool. Belg. 98 (1): 1–41.
- Latteur B. 1969. Revision systématique de la famille des Ophryoscolecidae Stein, 1858: sous-famille des Entodiniinae Lubinsky, 1957, Genre *Entodinium* Stein, 1858. Ann. Soc. R. Zool. Belg. 99 (1–2): 3–25.
- Lubinsky G. 1957. Studies on the evolution of Ophryoscolecidae (Ciliata: Oligotricha). I. A new species of *Entodinium* with 'caudatum', 'loboso-spinosum' and 'dubardi' forms and some evolutionary trends in the genus *Entodinium*. Can. J. Zool. 35: 111–133.
- Nei M., Kumar S. 2000. Molecular Evolution and Phylogenetics. New York, Oxford University Press, 333 pp.
- Newbold C.J., de la Fuente G., Belanche A., Ramos-Morales E., McEwan N.R. 2015. The Role of Ciliate Protozoa in the Rumen. Front. Microbiol. 6: 1313. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01313>
- Ogimoto K., Imai S. 1981. Atlas of Rumen Microbiology. Tokyo: Japan Scientific Societies Press. 231 p.
- Østbye K., Wilson R., Rudi K. 2016. Rumen microbiota for wild boreal cervids living in the same habitat. FEMS Microbiol. Lett. 363(20), fw233. <https://doi.org/10.1093/femsle/fnw233>
- Poljansky G., Strelkow A. 1938. Étude expérimentale sur la variabilité de quelques Ophryoscolécidés. Arch. Zool. Exp. Gen. 80: 1–123.
- Sladeczek F. 1946. Ophryoscolecidae z bachoru jelena (*Cervus elaphus* L.), dan'ka (*Dama dama* L.) a srnce (*Capreolus capreolus* L.). Vestnik Ceskoslovenske Zoologicke Spolecnosti 10: 201–231.
- Trabalza M.M., Capecchi A., Riganelli N., Acuti G., Antonini C., Olivieri O. 2005. Dietary preferences and ruminal protozoal populations in roe deer (*Capreolus capreolus*), fallow deer (*Dama dama*) and mouflon (*Ovis musimon*). Ital. J. Anim. Sci. 4 (2): 401–403. <https://doi.org/10.4081/ijas.2005.2s.401>
- Vd'acny P. 2018. Evolutionary associations of endosymbiotic ciliates shed light on the timing of the marsupial-placental split. Mol. Biol. Evol. 35 (7): 1757–1769 <https://doi.org/10.1093/molbev/msy071>
- Wertheim P. 1933. Ober die Beschaffenheit der Infusorien magen Fauna von *Capreolus capreolus* L. Zool. Anz. 106: 67–70.
- Williams A.G., Coleman G.S. 1992. The Rumen Protozoa. Brock/Springer Series in Contemporary Bioscience, 371 pp. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2776-2>

ENDOBIOTIC CILIATES FROM THE RUMEN OF THE ROE DEER *CAPREOLUS PYGARGUS*

O. A. Kornilova, L. V. Chistyakova, I. V. Seryodkin, I. P. Grabarnik

Keywords: endobiotic ciliates, *Entodinium*, *Capreolus pygargus*

SUMMARY

The fauna of endobiotic ciliates of the rumen of the Siberian roe deer *Capreolus pygargus* from Terneisky region of Primorsky Territory of Russia was investigated. In the investigated roe deer, a single ciliate species, *Entodinium dubardi*, was found, and it was found in less than 40 % of hosts in the surveyed population. We assume that the extremely low species diversity of endobiotic ciliates and the low degree of infestation of hosts are primarily associated with a decrease in the level of herding, as well as with the peculiarities of the diet of roe deer.