

КОРНИЛОВА Ольга Анатольевна

ФАУНА ИНФУЗОРИЙ  
КИШЕЧНИКА КУЛАНА

Санкт-Петербург

2003

Российский государственный педагогический университет  
имени А. И. Герцена

КОРНИЛОВА Ольга Анатольевна

ФАУНА ИНФУЗОРИЙ  
КИШЕЧНИКА КУЛАНА

Монография

Санкт-Петербург

2003

Печатается по решению Учебно-методического  
объединения по направлениям педагогического  
образования Министерства образования  
Российской Федерации

*Научный редактор:* Заслуженный деятель науки РФ, д-р пед. наук, проф.  
**И. Н. Пономарева**

*Рецензенты:* д-р биол. наук, проф. **С. Ф. Лихачев** (Омский государственный педагогический университет); канд. биол. наук, проф., зав. каф. зоологии **Гвоздев М. А.** (РГПУ им. А. И. Герцена )

**Корнилова О. А.** Фауна инфузорий кишечника кулана: Монография, -  
СПб.: Изд-во "ТЕССА", 2003. - с.

В монографии изложены результаты исследования фауны эндобионтных инфузорий кулана: детально рассмотрен видовой состав, распределение по кишечнику хозяина, частота встречаемости. Предложена трофическая структура комплекса инфузорий кишечника кулана. Приведены сведения по биологии кулана.

Книга предназначена для преподавателей, аспирантов, студентов биологических специальностей, протозоологов, паразитологов.

Библиогр. 228 назв. Ил. 74. Табл. 10.

## Оглавление

### Введение

1. Обзор изучения эндобионтных инфузорий.....	
2. Материал и методика.....	
3. Информация о кулане ( <i>Equus hemionus</i> ).....	
3. 1. Краткий обзор истории изучения куланов.....	
3. 2. Особенности биологии барсакельмесского кулана.....	
3. 2. 1. Питание куланов.....	
3. 2. 2. Способы заражения паразитическими инфузориями.....	
3. 2. 3. Водопойный режим.....	
3. 2. 4. Стадность куланов.....	
3. 2. 5. Груминг.....	
4. Фауна эндобионтных инфузорий кишечника кулана.....	
4. 1. Систематическое положение инфузорий из кулана.....	
4. 2. Видовой состав эндобионтных инфузорий кулана.....	
4. 3. Численность инфузорий в разных отделах кишечника.....	
4. 4. Распределение инфузорий по отделам кишечника кулана.....	
5. Биология инфузорий из кишечника кулана.....	
5.1. Питание инфузорий в кишечнике кулана.....	
5. 2. Передача эндобионтных инфузорий от одной особи хозяина к другой.....	
6. Географическое распространение инфузорий кишечника кулана и других эквид.....	
7. К вопросу о филогении кулана.....	
Литература.....	

## Введение

Паразитические инфузории кишечника лошадиных - большая и своеобразная группа простейших. С ними связан ряд теоретических проблем протозоологии (проблемы фаунистики, внутривидового полиморфизма, происхождения и эволюции эндопаразитизма и др.), решение которых имеет общебиологическое значение. Однако фауна, жизненные циклы инфузорий, обитающих в кишечнике различных Equidae, влияние их на организм хозяина до сих пор изучены недостаточно.

Выявление видового богатства животных на планете, изучение биоразнообразия - современная и весьма актуальная задача биологии. Тем более важно изучать паразитофауну редких видов хозяев, так как вместе с вымирающими видами хозяев безвозвратно исчезают и ценные, подчас еще неизвестные науке виды симбионтов, комменсалов и паразитов. В работе "Очередные задачи экологической паразитологии" В. А. Догель писал: "Вопрос о сайге, выхухоли и других животных, находящихся на пороге вымирания, заслуживает особого и спешного внимания. Промедление с проведением этой темы грозит гибелью для науки имеющегося в этих животных паразитологического материала" (Догель, 1935).

Кулан - древнее, редкое, охраняемое животное, которое практически не обследовалось с точки зрения изучения паразитофауны. Бесспорно, заслуживают внимания и тщательного изучения все аспекты его биологии, и здесь большое значение имеют сравнительные паразитологические исследования простейших из кишечника кулана и других Equidae.

Настоящая книга посвящена эндобионтным инфузориям кишечника кулана (*Equus hemionus*) - единственного из Equidae, сохранившегося в Евразии в диком состоянии и обитающего на небольших участках своего естественного ареала.

В результате проведенной нами работы была изучена фауна эндобионтных инфузорий, исследовано их распределение по кишечнику кулана, частота встречаемости, зависимость видового разнообразия инфузорий от состояния и возраста хозяина. Предложена трофическая структура комплекса инфузорий кишечника кулана.

Исследование фауны эндобионтных инфузорий кулана проводилось в сопоставлении с другими представителями лошадиных, являющихся типичными хиндгутами (травоядными с ферментацией в задних отделах кишечника). В обсуждении вопросов филогении, биохимических процессов, способов передачи инфузорий сравнение проводилось также и с форгутами (жвачными и псевдожвачными травоядными).

## 1. Обзор изучения эндобионтных инфузорий

Фауна инфузорий, обитающих в пищеварительном тракте редких растительноядных млекопитающих, в последние десятилетия широко изучается у нас в стране и за рубежом (Noirot-Timothee, 1968; Thurston, Grain, 1971; Klynhans, Van Hoven, 1976; Garin и др., 1982; Carl, Brown, 1983; Van Hoven и др., 1987, 1998; Gilchrist и др., 1994; Dehority, 1996; Mandal, Choudhury, 1983; Корнилова 1987 а, 1987 б, 1991, 2001 б; Корнилова, Шитова, 1997; Ito, Imai, 2000; Cameron и др., 2000; Ito и др., 2002, и многие другие).

Первые сведения о нахождении своеобразных инфузорий в кишечнике лошади появились в середине XIX в. (Gruby, Delafond, 1843; Colin, 1854). Специальные исследования по эндобионтным инфузориям лошадей открываются работами Фиорентини и Бундле (Fiorentini, 1890; Bundle, 1895). В первой половине XX века важнейшие открытия в данной области протозоологии были сделаны нашими соотечественниками Гассовским и Стрелковым. (Гассовский, 1918; Стрелков, 1929 а, б, 1931 а, б, 1937, 1939), а также Хсиунгом в США и Китае (Hsiung, 1930 а, б, 1935).

В последующие годы в работах многих авторов неоднократно производился пересмотр и уточнение систематики и номенклатуры эндобионтных инфузорий млекопитающих на основе изучения морфогенеза инфузорий пищеварительного тракта копытных, с учетом данных электронной микроскопии и гистохимических методов (Latteur, 1965-66, 1968, 1969; Wolska, 1966, 1985, 1986; Latteur, Dufey, 1967; Янковский, 1967, 1978; Hempel-Zawitkowska, Latteur, 1977; Ike и др., 1983; Matthes, 1985; Puyltorac и др., 1994; Aescht, 2001). В определенной степени затрагивают эндобионтных инфузорий таксономические исследования Янковского (1967, 1978, 1981), Корлисса (Corliss, 1979), Левайна (Levine и др., 1980) Довгаля (1985, 1996) и других. В последние годы активно ведется сравнительное изучение рибосом на молекулярном уровне у наиболее распространенных энтоди-

ниоморфид, метод весьма перспективный для филогенетических исследований (Wright и др., 1997; Wright, Lynn, 1997 а, б; Cameron и др, 2003).

Для многих семейств инфузорий из кишечника Equidae характерен внутривидовой полиморфизм. В них идет интенсивное видо- и формообразование. При этом, по мнению Полянского (1969), особого внимания заслуживает "исключительно сложно дифференцированный" род *Cycloposthium* с множеством видов и форм, что "свидетельствует о его сравнительной филогенетической молодости".

В середине XX века широко велись работы по изучению метаболизма инфузорий (Coleman, 1967; 1969; Bonhomme, 1968; Prins, Van Hoven, 1977; Van Hoven, Prins, 1977; Wakita, Hoshino, 1979). В работах ряда авторов приводятся материалы, основанные на результатах электронно-микроскопических исследований инфузорий из кишечника лошадей (Grain, 1963, 1981; Senaud, Grain, 1972; Sundermann, 1978, 1979; Wolska, 1978; Sundermann, Paulin, 1981; Vander Straeten, 1981; Imai, Yamazaki, 1988). В материалах к докладу украинских ученых Гальпериной, Крылова, Двойноса (1986) сообщалось о том, что они ведут исследования инфузорной фауны из кишечника кулана, но каких-либо конкретных данных ни в этой публикации, ни в дальнейшем не приводилось.

В научной литературе не часто, но регулярно появляются описания новых видов и форм инфузорий - эндобионтов копытных, в частности, несколько таких работ посвящены новым инфузориям из кишечника лошадей (Abraham, 1961; Imai, 1979; Ike и др., 1983; Ito и др., 1996). Опубликованы работы с описанием новых видов из кулана (Корнилова, 1991, 2001 б), а также нами представлено к публикации описание нового вида и рода сукторий из якутской лошади.

Среди фундаментальных работ по инфузориям кишечника лошади следует отметить труд Вольской. Она последовательно и очень тщательно



изучила семейство Paraisotrichidae (Wolska, 1964 а - в, 1965 а, б), Vlepharocorythidae (Wolska, 1966 б - г, 1979), Buetschliidae (Wolska, 1966 а), а также некоторые виды отряда Entodiniomorphidae (Wolska, 1965 в, 1978, 1985). Кроме того, Вольска зарегистрировала редчайший случай нахождения инфузории *Balantidium coli* (вид, обычный для пищеварительного тракта свиньи) в слепой кишке домашней лошади (Wolska, 1962). До этого лишь Кунха отмечал единичный случай нахождения балантидий у лошади в Мексике (Cunha, 1917).

По мнению Вольской, для возможности обитания *Balantidium coli* в кишечнике лошади необходимы по меньшей мере два условия: высокий рН среды в кишечнике лошади и тесный контакт лошади со свиньями. У обследованной 12-летней кобылы наблюдалось редчайшее сочетание этих факторов: лошадь содержалась в очень тесном, грязном помещении вместе со свиньями и имела высокий показатель рН в слепой кишке (рН=7.8). Вероятно, поедая загрязненное фекалиями свиной сено, лошадь заглатывала цисты *Balantidium coli*. При попадании цист в приемлемые для их развития условия (рН), сложившиеся в кишечнике лошади, из них развивались активные трофозоиты. Интересно, что Вольска, как и Кунха, отмечала полное отсутствие других видов инфузорий в одной пробе с *Balantidium coli*.

К сожалению, автор ограничивается лишь констатацией фактов, не делая предположений о возможных причинно-следственных связях между условиями среды в кишечнике лошади, наличием одного вида инфузорий (*Balantidium coli*) и полным отсутствием в пробе других видов инфузорий, обычно присущих эндобионтной фауне лошадей.

О возможности обмена паразитическими инфузориями между контактирующими животными разных видов сообщалось в работах целого ряда авторов (Догель, 1927, 1935, 1945; Carmen, Lopez, 1978; Imai и др., 1983; Dehority, 1987). По мнению Догеля обмен паразитическими инфузо-

риями может проходить как между домашними животными "вследствие тесного контакта между хозяевами в условиях доместикации" (Догель, 1935), так и между свободноживущими при совместном использовании ограниченных пастбищ (Догель, 1947).

Несмотря на возможность обмена паразитическими инфузориями между разными видами хозяев, у многих видов жвачных ярко выражена специфичность эндобионтной фауны, особенно у стенофагов (Корнилова, 2003 а). У лошадиных видоспецифичность фауны инфузорий кишечника выражена в меньшей степени, и общность эндобионтных комплексов простейших может свидетельствовать как о степени близкого родства хозяев, так и об общих местах обитания. (Корнилова, 1987 а, 1987 б, 2001 а, 2002 а).

Вопросы сопряженной эволюции в системе "паразит-хозяин" у копытных обсуждались многими учеными. Наиболее хорошо эти вопросы освещены Догелем на примере семейства *Ophryoscolocidae* из желудка жвачных животных (Догель, 1923, 1946). Он отмечал, что, "хотя дивергенция паразитов (особенно простейших) во многих случаях следует за дивергенцией хозяев", но у паразитических инфузорий, обитающих в желудочно-кишечном тракте копытных, "дивергенция паразита (на уровне низших таксонов) опережает дивергенцию хозяина" (Догель, 1947, 1949). Этим объясняется большое число видов и форм инфузории в пределах одного вида хозяина. Полянский также считал, что происхождение непосредственно семейства *Офриосколецид* связано с моментом обособления *Ruminantia* от первичных нижнетретичных копытных (Полянский, 1948).

Современные исследования инфузорий из пищеварительного тракта австралийских сумчатых выявляют интереснейшие факты: в морфологии *Mastropodiniidae* прослеживается ряд конвергенций с энтодиниоморфами, однако сравнительный анализ генов рибосомальной РНК указывает на необходимость выведения данного семейства не только из отряда

Entodiniomorpha, но и, возможно, вообще за пределы подкласса Trichostomatia (Cameron и др., 2003).

О происхождении эндобионтных инфузорий копытных пока не имеется точных данных, и авторы высказывают лишь предположения. По мнению Догеля, предками эндопаразитических инфузорий были, вероятно, "свободноживущие инфузории мелководных водоемов, жившие у самого берега и проглатывавшиеся копытными во время водопоя". В решении вопроса о происхождении эндобионтов весьма перспективными представляются работы по сравнительному изучению нуклеиновых кислот у инфузорий (Leire и др., 1994; Hammerschmidt и др., 1996; Wright, 1998; Микрюков, 1999; Cameron и др. 2003). По результатам секвенирования уже созданы обширные базы данных, используемые в компьютерных программах (Rambaut, 1996; Swofford, 1998; и др.).

О роли инфузорий во взаимоотношениях в системе "паразит-хозяин" до сего времени нет единого мнения. Исследования функций некоторых видов инфузорий, обитающих в рубце жвачных, свидетельствуют в пользу их благотворного влияния на расщепление и усвоение трудно перевариваемых компонентов кормов (Youssef, Allen, 1968; Grain, 1981). Некоторые исследователи считают инфузорий рубца жвачных комменсалами, не играющими существенной роли в питании хозяев (Coleman, 1963; Joany, Thivend, 1982).

В отношении инфузорий кишечника конкретно у лошади мнения ученых по вопросам взаимоотношений паразита и хозяина противоречивы. Стрелков (1939) определенно высказывается об их патогенном действии на организм хозяина, хотя примеров этому не приводит. Такого же мнения о патогенности кишечных инфузорий лошади придерживаются другие ученые (Kirkpatrick, Saik, 1988; French и др., 1996). Некоторые авторы считают эндопаразитических инфузорий кишечника лошадиных комменсалами

(Matthes, 1985), но ряд авторов признает этих инфузорий симбионтами. Их пользу они видят как участие в переваривании и обеспечении усвоения клетчатки в слепой и толстой кишках лошади (Двойнос, Кутимов, 1976), а также - в перемешивании пищевых масс в слепой кишке (Гассовский, 1918).

Очень интересным нам представляется мнение Гассовского (1918) о том, что инфузории препятствуют слишком интенсивному развитию гнилостных бактерий, являясь, фактически, "санитарами" толстого кишечника. Для всех лошадиных действительно это очень актуально, так как их пищеварительная система чрезвычайно чувствительна даже к незначительным изменениям пищевого рациона (Корнилова, 1987). К примеру, частой причиной тяжелого заболевания и гибели лошадей оказывается тимпания кишечника, представляющая собой "значительное скопление газов в результате интенсивных бродильных процессов" (Давыдов и др., 1982).

Следует отметить, что литература по эндопаразитическим инфузориям из кишечника Equidae содержит данные почти исключительно об инфузориях только домашней лошади *Equus caballus*. Об инфузориях других лошадиных, и особенно у кулана, данных подобного рода нет. Поэтому важно такое исследование применительно к охраняемому виду *Equus hemionus*, занесенному в Международную Красную Книгу, и представленному на нашей планете всего несколькими тысячами особей (Корнилова, 2000).

В исследованиях эндопаразитических инфузорий редко затрагиваются вопросы экологии, биологии и географии хозяина. Как правило, хозяин представлен только как среда обитания паразитов, без указания его собственных особенностей биологии, или же о хозяине вообще не упоминается ничего, кроме его видовой и территориальной принадлежности. И в этом вопросе мы согласны с точкой зрения Догеля (1935), что при исследовани-

ях необходимо "выставлять изучение всей паразитофауны животного при тесном знакомстве с хозяином".

Мы стремились охарактеризовать фауну паразитических инфузорий из кишечника кулана во взаимосвязи с биологией хозяина, и потому уделили внимание изучению этого интересного копытного.

## 2. Материал и методика.

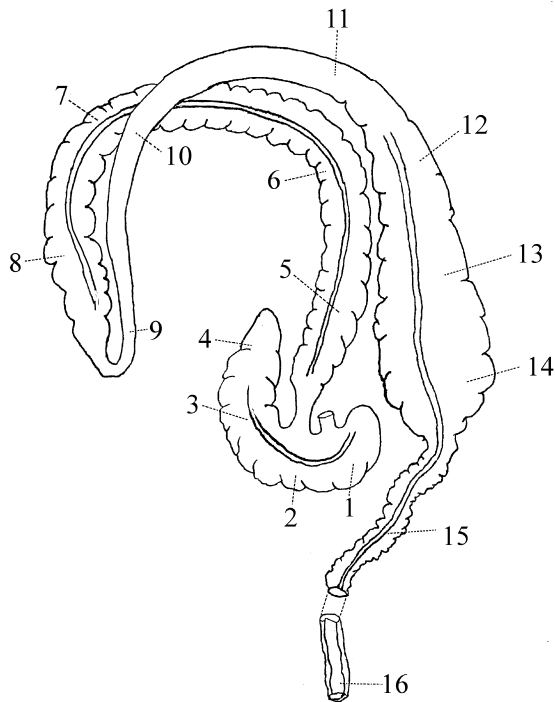
Главная часть исследования, сбор фактического материала проведены на территории Барсакельмесского заповедника (Республика Казахстан) в период с 1977 по 1987 год. Изучены биологические и экологические свойства кулана (*Equus hemionus kulan* Groves and Mazak, 1967), проведены полевые наблюдения за особенностями поведения, питания, водопоя куланов на острове Барсакельмес в весенне-летний сезон 1982 года, летне-осенний сезон 1977, 1979 - 1981 года, зимний сезон 1986 - 1987 гг.

На протяжении 4 лет в весенне-летний и зимний сезоны года на острове Барсакельмес нами были собраны пробы из свежих фекалий куланов разного пола и возраста (112 особей). Пробы фиксировали 4% формалином.

Часть работы проведена на нефиксированном свежем материале из фекалий куланов. Такие пробы помещали в теплый (38 - 40°) раствор Рингера-Локка и обследовали не позже 1 - 2 часов после испражнения животного.

Взяты пробы содержимого кишечника пяти куланов - самцов, отстрелянных (4 экземпляра) и погибшего (1 экземпляр) в январе - феврале 1987 года. Места взятия проб из кишечника кулана представлены на схеме (рис. 1). Скальпелем прорезали стенку кишечника, через разрез лезвием скальпеля отбирали кишечное содержимое в стеклянную бутылочку из-под пенициллина, тотчас же заливали равным количеством 4% нейтрального формалина и плотно закупоривали резиновой крышкой. Как фиксатор, формалин отлично зарекомендовал себя, пробы сохраняются практически без изменений десятки лет (Корнилова, 2002 б).

Промежуток времени от забоя кулана до взятия проб составлял не больше 15 - 20 минут. Поэтому кишечное содержимое еще не успевало остывать, и инфузории фиксировались в своем обычном состоянии, не подвергнувшись воздействию изменявшихся условий внешней среды.



- 1 - 4 - слепая кишка  
 5 - 8 - вентральная часть  
 большой ободочной кишки  
 9 - 14 - дорзальная часть  
 большой ободочной кишки  
 15 - малая ободочная киш-  
 ка  
 16 прямая кишка

Рис. 1. Места взятия проб из кишечника кулана

Дополнительный материал нами собран:

- на территории заповедника Аскания-Нова (Украина) летом 1986 и 1999 г., в том числе: 22 пробы из фекалий куланов, 80 проб из фекалий лошадей Пржевальского, домашних лошадей, ослов, зебр, пони, межвидовых гибридов лошадиных;

- на территории Капчагайского охотничье-заповедного хозяйства (Республика Казахстан) осенью 1986 г. (40 проб из фекалий куланов, 3 - из домашних лошадей);

- в Ленинградском, Московском и Алма-Атинском зоопарках в 1985 - 2003 годах взято 78 проб из фекалий различных эквид (куланов, зебр, ослов, лошадей Пржевальского, лошадей домашних и пони).

С 1985 по 1989 г. мы проводили регулярное исследование инфузорной эндобионтной фауны из кишечника лошадей спортивной конюшни в деревне Новая Буря Ленинградской области и конюшни Агробстанции РГПУ им. А. И. Герцена в поселке Вырица Ленинградской области. С 1990

по 2003 г. исследовалась паразитофауна лошадей из различных регионов Украины, Западной Сибири и республики Саха-Якутия. За весь период взято и обработано более 300 проб из фекалий лошадей из разных мест.

Для изучения морфологии применяли окраску нейтральным красным, раствором Люголя. С целью изучения строения ядерного аппарата были использованы реакция Фельгена и кислый гемалаун Майера. Инфрацилиатура инфузорий выявлялась серебрением протарголом по Бодиану.

Измерение инфузорий проводили окулярным микрометром (x220 и x600). Изучение морфометрии проведено на случайных выборках. При этом каждый раз измеряли не менее 100 экземпляров инфузорий, а для видов, встречающихся единично - не менее 25 экземпляров. Для определения процентного соотношения видов инфузорий просчитывались все инфузории в нескольких тотальных препаратах из каждой пробы.

Материал обработан стандартными статистическими методами (Лакин, 1980). При изучении статистики использовали компьютерную программу "Statistica for Windows V5.0" Рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата, а также по контурам фотографий (фотосъемка производилась с использованием микроскопа МБИ-6).

За основу исследования видового состава инфузорий непосредственно у кулана приняты кишечные и фекальные пробы из куланов острова Барсакельмес, как островной популяции со стабилизированной паразитофауной. Фекальный материал по эндопаразитическим инфузориям кишечника куланов из заповедника Аскания-Нова, Капчагайского охотничье-заповедного хозяйства, Ленинградского и Алма-Атинского зоопарков использовался для уточнения и сравнения данных.

При изложении материала об эндобионтной фауне кулана мы обращаемся к сопоставлению с материалами по инфузориям из лошади, так как инфузории из лошади достаточно хорошо изучены, а по фауне кишеч-



ных инфузорий кулана данных в литературе практически нет. Для сравнения взяты материалы работы Г. Н. Гассовского (1918), А. А. Стрелкова (1929 а, 1939), Т. С. Хсиунга (Hsiung, 1930, 1935).

Для каждого вида инфузорий кроме графического изображения даны краткие морфологические характеристики, необходимые для его диагностики. Поскольку цитологическое и гистохимическое изучение органелл, пищеварительных вакуолей, запасных питательных веществ не являлось целью нашего исследования, то мы используем для их обозначения термины, предложенные первооткрывателями исследуемых инфузорий. Возможно, словосочетания "вакуоль с конкрециями", "скелетная лента", "плазматический футляр" и некоторые другие звучат архаично, однако они весьма образно описывают морфологию простейших, что особенно важно для начинающих исследователей, например, студентов биологических факультетов педвузов. Кроме того, такая терминология позволяет уверенно сопоставлять данные из литературных источников разных годов выпуска. По этой же причине мы не указываем химический состав и функциональные свойства полисахаридов, называя их "целлюлоза", "крахмальные зерна". Обширную и весьма разнородную микрофлору мы условно подразделяем на бактерий, способных к самостоятельному расщеплению целлюлозы, и всех остальных.

Систематика принята по Д. Линну и Е. Смоллу (Lynn, Small, 2000; Lynn, 2002, unpubl), И. В. Довгалю (2002), Э. Эшт (Aescht, 2001).

### **3. Информация о кулане (*Equus hemionus*).**

#### **3. 1. Краткий обзор истории изучения куланов.**

Кулан относится к животным, судьба которых вызывает у прогрессивного человечества беспокойство. В июне 1956 года согласно решению V Генеральной ассамблеи МСОП в Эдинбурге, этот вид непарнокопытных внесен в список животных, подлежащих абсолютной и повсеместной охране. В 1958 году в Тбилиси на Всесоюзном совещании по охране природы кулан отнесен к редким и малоизученным животным, требующим повсеместной охраны на длительный срок. В настоящее время в МСОП работает "Группа специалистов по лошадям", среди задач этой организации охрана и спасение кулана от вымирания занимает важнейшее место (Feh и др, 2003).

Видовой ареал куланов в прошлые века был очень обширен и занимал большую часть аридных зон Евразии (Вамбери, 1865; Богданов, 1882; Герн, 1889; Полферов, 1896; Бихнер, 1906; Банников, 1948, 1981; Соломатин, 1973; Duncan, 1992; Denzau, Denzau, 1999). В пределах СНГ эти животные населяли южные степи восточной Европы, Западной Сибири, Северного Казахстана, частично Забайкалья - полупустыни и пустыни предгорья Казахстана и Средней Азии (Динесман, 1982; Соколов, Жирнов, 1986). Освоение человеком обширных пустынных и степных территорий за последние столетия привело к резкому сокращению численности, а местами - и к полному исчезновению куланов (Гептнер, 1948; Паклина, ван Орден, 2003; Feh и др., 2003).

На европейской части нашей страны куланы исчезли в XVII - XVIII веках и лишь в междуречье Волги и Урала сохранились до начала XIX века. Во второй половине XIX века все поголовье кулана было сосредоточено в аридных зонах Средней Азии (Вамбери, 1865; Богданов, 1882; Герн, 1889).

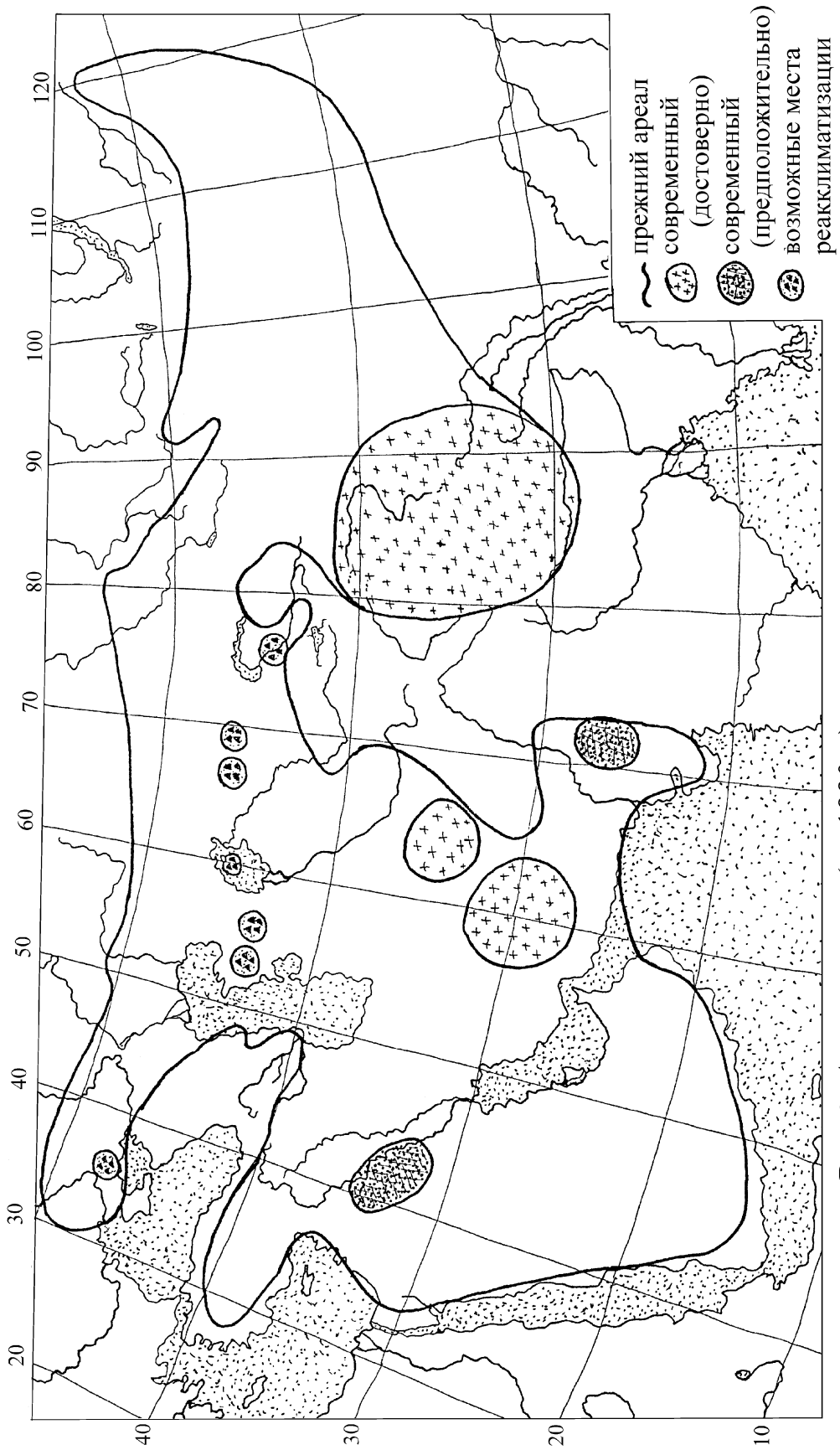


Рис. 2. Ареал кулана (на 1990 г.)

В начале XX века отдельные очаги обитания еще сохранялись на востоке в районах Бетпак-Далы, Прибалхашья, Зайсанской долины, и по всей равнине к северу от Копетдага (рис. 2). Во второй половине XX века в мире насчитывалось несколько тысяч особей куланов (Банников, 1948; Naumann, Nogge, 1973; Zevegmid, Dawaа, 1973; Соколов и др., 1980; Yoffe, 1980; Clark, 1983; Sinha, 1984; Chu Guozhong и др., 1985; Schawe, 1986; Feh и др., 2003), в том числе до 5 тысяч куланов обитали на территории бывшего СССР в заповедниках и заказниках (Горелов, 1983, 1999; Атамурадов, Печень, 1984; Бланк, 1985; Бланк, Тарасов, 1986; Коршунов, 1986; Корнилова, 1988).

Туркменский кулан *Equus hemionus kulan* Groves and Mazak, 1967 (Equidae, Perissodactyla) в настоящее время является редким, практически исчезающим животным (Материалы конф. МОИП, 1972; Feh и др., 2003). К середине 30-х годов последние туркменские куланы уцелели лишь в одном очаге - в междуречье Теджена и Мургаба. В 1941 году на юго-востоке Туркмении был создан специальный заповедник - Бадхызский, что обеспечило сохранение естественного очага обитания и постепенное восстановление численности куланов. Куланов из Бадхыза в разные годы вывозили в другие заповедники, а также в заказники и зоопарки (Соломатин, 1964).

Филогения куланов до сих пор вызывает споры. Долгое время считалось, что подрод *Hemionus* выделился сравнительно недавно, уже на территории Евразии (Simpson, 1951; Scorkowski, 1960, 1969; Орлов, 1968; Громова, 1972; Давид, 1977). Однако по более поздним данным палеонтологов самостоятельный, хорошо дифференцированный подрод *Hemionus* сформировался еще на территории Северной Америки в раннем плейстоцене, и в Евразию он проник через Берингию вместе с другими древними лошадьми (Groves, Mazak, 1967; Groves, Willoughloy, 1981; Кузьмина, 1986; Mac Fadden, 1992; Groves, Ryder, 2000). Вероятно, уже тогда кулан с его

ярко выраженной аридностью, особенностями питания, образа жизни, был носителем особой эндопаразитической фауны (Корнилова, 1987, 2001 а).

Систематическое положение куланов пересматривалось многократно. В трудах отечественных зоологов долгое время туркменский кулан считался идентичным иранскому и именовался онагром - *Equus hemionus onager* Boddaert 1795 (Банников, 1967, 1981; Исмагилов, 1973; Касаткин, 1977; Корнилова, 1987, 1988, 1991; и другие), в то время как зарубежные исследователи называют его *Equus hemionus kulan* Groves and Mazak, 1967. Современные исследования в области краниологии, биохимии, генетики кулана подтверждают принадлежность туркменского кулана именно к *Equus hemionus kulan* (Ryder, 1978; Ryder, Chemnick, 1990; Eisenmann, Shah, 1996; Groves, Ryder, 2000; Moehlman, 2002; Groves, 2003).

### **3. 2. Особенности биологии барсакельмесского кулана.**

В заповеднике на острове Барсакельмес завезенные в 1953 году куланы стали особой популяцией, сформировавшейся в течение нескольких десятилетий в условиях полной изоляции (Касаткин, 1977; Покровский, Хахин, 1982; Млекопитающие Казахстана, 1984; Сотников, 1986; Корнилова, 1988). В первые годы интродукции туркменских куланов из Бадхыза на острове Барсакельмес были проведены тщательные исследования самых различных биологических и экологических свойств этих уникальных непарнокопытных, в том числе были изучены особенности питания куланов, водопойного режима (Рашек, 1959, 1966 б, 1972, 1973, 1975, 1976, 1977). В. А. Рашек проводила исследования паразитофауны куланов (Рашек, 1964), однако фауну инфузорий она при этом совершенно не затрагивала.

В 1953 году куланы были завезены в заповедник Барсакельмес для акклиматизации. В основном это были прирученные животные, регулярно получавшие подкормку. К началу 60-х гг. численность куланов достигала полусотни особей.

С первых дней вселения на остров и до 1965 года куланы были под наблюдением В. А. Рашек. Она проделала большую работу по изучению адаптации куланов к новому местообитанию (Рашек, 1964 - 1977).

С 1977 года я занималась изучением куланов, которые к тому времени совершенно одичали, и численность их выросла почти до двух сотен. Они избегали человека, но мне все же удалось постепенно приучить их к своему присутствию. В составе крупных табунов (50 - 100 особей) куланы меньше боялись человека и подпускали очень близко. Небольшие семьи (5 - 10 особей) гораздо сильнее пугались людей и сразу убегали на значительное расстояние.

В целях данного исследования наблюдение велось главным образом за теми сторонами биологии кулана, которые особенно важны для изучения его эндопаразитической фауны инфузорий. В этой связи было уделено особое внимание питанию, водопою куланов, некоторым этологическим особенностям животных (стадность, груминг).

Привезенные на остров куланы хорошо освоились, приспособились к новым условиям. Из-за непригодности завезенного самца до 1958 года они почти не размножались (Рашек, 1959). За 4 года был зарегистрирован только один чистокровный куланенок. Куланихи приносили гибридное потомство (от ослов). Один из таких гибридов прожил на острове более 30 лет.

После завоза нового кулана - самца, начиная с 1958 года, куланы стали размножаться, и численность их к концу 80 - х годов XX века по нашим наблюдениям превышала 250 голов.

### 3. 2. 1. Питание куланов

Питаются куланы разнообразными растительными кормами. По сравнению с исходным местом обитания - Бадхызом (Соломатин, 1964), на Барсакельмесе куланы имели более скудную кормовую базу. Основу экосисте-

мы острова составляют биюргуново - серополынники, которые занимают большую часть пастбищных площадей (Романова и др., 1979). В разгар весны (период наибольшего содержания сочных кормов на пастбищах) наземная биомасса полыни белоземельной (*Artemisia terrae albae*) составляет 378,44 кг/га, биюргуна (*Anabasis salsa*) - 512,53 кг/га, злаков - 71,79 кг/га, рогача (*Ceratocarpus utriculosus*) 3,26 кг/га. Следовательно, на 1 га пастбища в течение 2 - 3 дней может пастись стадо куланов из 15 - 20 голов (кулан поедает за сутки до 10 - 15 кг корма). Однако куланы обычно покидали пастбище, не использовав его полностью.

Из 165 видов растений, зарегистрированных на острове, куланы поедали 93. По числу потребляемых видов на первом месте - семейство маревых (22), затем злаки (17), крестоцветные (12), сложноцветные (7), бобовые (6), гречишные (4), остальные 25 видов растений относятся к 16 другим семействам (Рашек, 1977).

В разгар весны основную массу поедаемых куланами растений составляли многолетние и однолетние травы: пырей сибирский и пустынный, мятлик луковичный, ковыли кавказский и шовицовский, мортук восточный, костер кровельный, прибрежница солончаковая. В этот период вся пастбищная растительность наиболее богата влагой, витаминами, особенно каротином и аскорбиновой кислотой (Кузнецов, 1979). Минеральных веществ в эфемерах сравнительно мало. Проведенные нами наблюдения показывают, что злаки, особенно пырей, составляли большую часть весеннего рациона кулана. Наряду с ними употреблялись в пищу части кустарников (саксаул белый и черный) и полукустарников (сарсазан шишковатый, верблюжья колючка).

Летом роль злаков и других эфемеров в питании кулана заметно снижалась (это связано с высыханием травянистых растений), однако основное значение в питании кулана по-прежнему имели злаки. К ним в рационе при-

бавлялись биюргун и полынь, а также зеленые части деревьев и кустарников. Животные начинали употреблять в пищу те растения, которые весной поедали неохотно (лимониум, курчавка колючая, солянка мясистая). Все большую роль в питании играл в этот сезон эбелек - рогач (*Ceratocarpus utrlculosus*). Кстати, местные жители - казахи считают рогач излюбленным кормом табунных лошадей.

Осенью во время второй вегетации многих растений вновь повышалась доля травянистых растений в кормовом рационе куланов. По-прежнему заметную роль в питании играли полынь, биюргун и рогач. Пища куланов в этот период бывала сходна с весенней по влажности и слабой минерализованности кормов.

Зима - наиболее суровый период в жизни копытных на острове Барсакельмес. В этих краях часты "джуты" - особо неблагоприятные погодные условия, когда относительно толстый слой снега покрывается коркой льда. Более мелкие копытные - сайгаки, джейраны массами гибнут во время джута, не имея возможности достать пищу из подо льда и снега. Куланы в этом отношении оказываются более приспособленными. Их крепкие копыта при тебеневке могут разбивать слой льда. Тем не менее, чтобы раскопать достаточно корма зимой, куланы затрачивают очень много энергии, которую не всегда могут восполнить питанием. Особенно страдают молодые жеребята и старые особи. В этой связи в заповеднике Барсакельмес куланов до конца 80-х гг. регулярно подкармливали сеном и концентрированными кормами (комбикорм, овес, ячмень). Благодаря помощи людей, куланы легко перенесли зимовку на острове. Кроме подкормки, куланы использовали в пищу в больших количествах тонкие веточки саксаулов, полынь, биюргун, пырей и мортук. Крайне редко, но ели эфедру двухколосковую и ежовник безлистный (Рашек, 1977).



Отметим особенности питания куланов в период наших наблюдений и сбора проб инфузорий из фекалий и кишечника исследуемых животных.

Весна 1981 года отличалась необычайно высокой влажностью. При этом интенсивно произрастали эфемеры и особенно злаки. Растительный покров на некоторых пастбищах (урочище Огородный такыр, Сайгачий двор) был настолько густой и высокий, что затруднял передвижение мелких копытных. Даже солончаки покрылись сочной растительностью. Имело место и значительное удлинение сроков вегетации растений. Весьма похоже протекала и весна 1986 года.

Как показал осмотр пастбищ и помета куланов, до 100% массы корма куланов в данный период составили злаки (пырей, костер, мортук). Только в начале августа, когда эти растения начали засыхать, их значение в потреблении несколько упало, уступив место полыни и бияргуну.

В 1982 году весна, в отличие от предыдущей, была очень засушливой. Это значительно задержало развитие растений. Эфемеров было мало, как по количеству, так и по видовому составу. По нашим наблюдениям, в апреле куланы кормились в основном на участках с прошлогодним сухим травостоем, а позже интенсивно использовали в пищу однолетние побеги кустарников (саксаулы, джингил), сарсазан, лебеду и клоповник широколистный.

Зимой 1986-1987 года куланы получали ежедневную подкормку - сено, ячмень, отруби. Большая часть поголовья куланов сосредоточилась около центральной усадьбы заповедника. Однако, несмотря на толстый снеговой покров на острове (до 30 см), часть животных предпочитала естественные пастбища, и в течение всей зимы совершенно не посещала места подкормки.

Мы установили, что наличие зерновых кормов в рационе лошадиных является весьма важным фактором для жизнедеятельности инфузорий,

предпочитающих питаться крахмалом, например, рода *Spirodinium*. Преобладание в пище травы и сена более благоприятно для инфузорий родов *Cycloposthium*, *Ditoxum* и некоторых других. Кроме того, состав пищи влияет на жизнедеятельность микрофлоры кишечника, и через нее - на инфузорий, питающихся бактериями (Корнилова, 2002 а, 2003 б).

### 3. 2. 2. Способы заражения паразитическими инфузориями

Рассмотрим возможные способы передачи эндобионтных инфузорий. Среди куланов, так же, как и среди других лошадиных, широко распространена копрофагия. Одним из наиболее вероятных путей заражения является поедание куланом фекалий других особей своего вида, а также поедание корма, загрязненного фекалиями, что возможно при большой скученности животных на пастбище.

При пастьбе куланы испражняются спонтанно; однако обычно, встретив достаточно свежий помет своего сородича, животные обнюхивают его и испражняются точно в этом же месте. Таким образом формируются ответственные кучи помета. Диаметр таких копроточек часто достигает 8 - 10 метров, при толщине слоя навоза до 15 - 20 см.

Мы замечали, что куланы иногда поедают помет сайгаков, коров, лошадей и других животных. По материалам Рашек (1975), из 170 случаев копрофагии 60% приходилось на фекалии сусликов, 18,3% - коров, 10,6% - сайгаков. Конский и куланий кал сами куланы поедали только в 3 - 3,5%. Наибольшее число случаев копрофагии отмечено в весенний период. Возможно, что это связано с нехваткой минеральных веществ и витаминов в организме кулана после долгой зимы (Anghi, 1957; Rodel, 1957; Паничев, 1989), или же куланов привлекает в фекалиях высокая концентрация и влажность полупереваренных пищевых масс.

Молодые животные поедают фекалии чаще, чем старые. Самки поедают фекалии чаще, чем самцы. У новорожденных кулят копрофагия отме-

чается с 6-дневного возраста, одновременно с первыми попытками есть траву (Рашек, 1975). Куланята активно поедают свежие фекалии матери (а иногда и других куланов) примерно до двухмесячного возраста, затем число случаев копрофагии резко уменьшается.

Несмотря на относительную редкость случаев копрофагии, поедание фекалий - наиболее вероятный способ передачи паразитических инфузорий, наряду с бактериальной флорой от одного кулана к другому.

### 3. 2. 3. Водопойный режим

В условиях пустыни водопой - необходимое условие жизнедеятельности животных. Потребность животного в воде, как известно, зависит от состава принимаемой пищи, общего состояния организма, температуры и влажности окружающей среды (Шмидт-Нильсен, 1972).

Летом, когда вода редко встречается в пустыне, организму кулана необходимо большое количество воды, особенно лактирующим самкам - до 24 литров в сутки (Рашек, 1975). В этот период куланы избегают лишних движений, что способствует сохранению влаги в организме (Соломатин, 1963 а, б, 1967). Несмотря на то, что на Барсакельмесе было достаточно водопоев, куланы вели образ жизни, сходный с таковым у куланов в других местах - в жаркие часы суток животные отдыхали, а паслись в более прохладное время - вечером и ночью.

На Барсакельмесе имелось несколько питьевых водоемов, пригодных для использования куланами. Однако основным водопоем было Аральское море. Как указано в работе В. А. Рашек, в первые годы интродукции на острове отмечались случаи опоя куланов морской водой, хотя соленость воды была тогда всего 9 - 12 ‰ (Рашек, 1966).

К концу 80-х годов XX столетия соленость Арала достигла 21 - 22 ‰ (Орешкин, 1989) и, тем не менее, куланы постоянно пили эту воду (Корнилова, 1988). В жаркую погоду многие куланы по несколько часов проводи-

ли на берегу моря, а некоторые особи все это время стояли буквально по колено в воде.

Наравне с морской, куланы регулярно пили воду из "бугутов" - небольших озер, наполненных талой водой, стекавшей с плато и равнины. Мы отметили, что, хотя вода в бугутах держалась иногда все лето, а в засушливые годы до середины июня - начала июля, однако куланы уходили на водопой к морю задолго до пересыхания бугутов. Трудно объяснить этот факт "привыкания" к соленой воде. Известно, что в других местообитаниях куланы, особенно лактирующие самки, никогда не употребляют воду с содержанием солей более 20 ‰ (Соломатин, 1973), но возможно, что на это влияет не столько сама концентрация, сколько качественный состав солей. Во всяком случае, на Барсакельмесе куланы до конца 80-х гг. XX века употребляли воду Аральского моря. Возможно, что животные предпочитали пресной мутной воде чистую соленую, или же в их рационе проявлялась недостаточность или однообразие минеральных солей в связи с островной жизнью популяции. Впрочем, иногда старые куланы самцы - одиночки приходили к центральной усадьбе заповедника и пили колодезную воду из корыта для поения скота.

Несмотря на то, что барсакельмесские куланы не имели недостатка в воде, их свежие фекалии имели меньшую влажность, чем лошадиные. Всего через 2 - 3 часа после испражнения фекалии куланов полностью высыхали. При исследовании кишечника было отмечено, что содержимое малой ободочной кишки у куланов гораздо более плотное и обезвоженное, чем у лошадей. Удивительно, что при таких условиях эндобионтные инфузории все-таки выживают и успешно передаются другому хозяину.

#### 3. 2. 4. Стадность куланов

Куланы - стадные животные. Поведение, образ жизни каждого животного диктуется законами стада (Баскин, 1976). Стадная жизнь - важнейшее

этологическое, биологическое и физиологическое состояние вида. С позиций нашего паразитологического исследования, изучение стадности особенно актуально потому, что, как указывал в 1926 г. В. А. Догель, "одним из наиболее могучих факторов заражения является присутствие у хозяина более или менее развитой общественной жизни. Невероятная быстрота заражения ясно показывает, что виною ее является стадный, скученный образ жизни" (Догель, 1926). Поэтому изучению стадности куланов барсакельмесской популяции мы уделили особое внимание.

Размер и состав стада копытных не является строго постоянным и может изменяться в зависимости от условий обитания и половозрастного состава популяции.

Стадность копытных животных принято выражать индексом стадности, то есть средним количеством животных в табуне (Баскин, 1976). Индекс стадности вычисляется как отношение числа всех встреченных исследователем животных к числу всех встреченных стад (за сезон). При таком способе оценки индекс стадности барсакельмесского кулана летом равен 14,4. Этот же индекс в Бадхызе - 11,3 (Соломатин, 1973), в Монголии - 11 (Банников, 1981), у родственного кулану кяанга в Китае - 10,5 (Паклина, ван Орден, 2003). Однако, оперируя этим показателем, невозможно получить правильное представление о стадной жизни животного. Среднее значение индекса сильно отличается от крайних пределов. Кроме того, в один и тот же год, в одно и то же время, но в разных частях ареала среднее количество животных в стаде может быть резко различным (Баскин, 1976).

Например, по нашим наблюдениям, 16 августа 1980 года в одной группе достаточно долго держалось более 80 животных. Эти куланы днем паслись в урочище Сайгачий Двор (рис. 3), которое было известно, как одно из лучших и самых крупных пастбищ острова, а ночью - в урочище Упы, расположенном в укромной низине у подножия горы Чайки. Через

два дня куланы распределились в 3 стада и покинули дневное и ночное пастбища, на которых почти не оставалось корма. Еще через день из двух новообразованных табунов сформировалось одно стадо (55 голов) на базе достаточно обширного пастбища с наиболее характерным для Барсакельмеса пырейно-биюргуново-серополынным комплексом растительного покрова в 2-х км восточнее урочища Сайгачий двор. А третий отделившийся табун откочевал на западную часть острова на пастбище в урочище Огородный такыр. Подобные передислокации мы наблюдали многократно и в ряде других стад.



Рис. 3. Схема заповедника Барсакельмес (1982 г.)

Индекс стадности (табл 1). недостаточно полно отражает особенности социального поведения куланов. Соломатин (1973) предлагает пользоваться "показателем стадности". То есть характеризовать встреченные табуны в зависимости от количества животных в них. Затем эти данные группируются в ряды, в каждом ряду подсчитывается количество особей и устанавливается процент к общему числу встреченных животных. Анализ полученных таким образом данных позволяет выяснить, в каких табунах сгруппировано основное поголовье животных и охарактеризовать их сезонные и другие биологические особенности. Используя этот метод, мы попытались изучить

закономерности формирования стад в разные сезоны и сравнить с данными Соломатина по Бадхызу (табл. 2).

По мнению Соломатина (1973), одним из критериев размерности стада является величина водопоя и количество животных, пользующихся им (Соломатин изучал куланов в Бадхызском заповеднике на юге Туркмении). Изучение близкородственных киангов (*Equus kiang* Moorcroft 1841) на территории Тибетского нагорья показало, что они группируются возле водоемов (Паклина, ван Орден, 2003).

На острове Барсакельмес фактор водопоя не являлся ограничивающим, что было обусловлено свободным доступом к морской воде в любом месте, в любое время суток. Тем не менее, куланы острова имели тенденцию к образованию сравнительно больших групп, включавших до 50% всего поголовья. На острове Барсакельмес стадность определяли не водопой, как в Бадхызе и на Тибетском нагорье, а пастбища. Тем не менее, данные по стадности куланов в обоих заповедниках оказались во многом сходны (табл. 2), характеризуя видовые особенности кулана.

Таблица 1.

Стадность куланов в Бадхызе и на Барсакельмесе

Сезоны	Весна		Лето	
	Бадхыз	Барса-кель-мес	Бадхыз	Барса-кель-мес
Встречено куланов	11095	509	10055	1093
Встречено табунов	766	78	888	16
Максимальное кол-во куланов в табуне	200	30	100	82
Индекс стадности	13,2	6,5	11,3	14,4

Таблица 2.

Стадность куланов в Бадхызе (БГЗ) и на Барсакельмесе (БКГЗ)  
(% по методике Соломатина, 1973)

сезон	пока-затель	за-повед-ник	1 особь	2 - 10	11 - 20	21 - 50	51 - 100	больше 100
весна	%	БГЗ	25,4	41,2	19,0	11,8	2,5	0,1
	табунов	БКГЗ	26,9	43,6	19,2	10,3	-	-
	%	БГЗ	3,5	27,8	27,9	29,5	10,4	0,9
лето	куланов	БКГЗ	4,1	26,9	28,5	40,5	-	-
	%	БГЗ	6,1	52,4	15,0	14,6	1,8	0,1
	табунов	БКГЗ	26,2	36,6	18,4	9,4	9,4	-
	%	БГЗ	1,8	27,1	19,9	39,1	11,1	1,0
	куланов	БКГЗ	1,8	12,7	19,9	24,5	41,1	-

Соломатин (1973) считает, что во все сезоны года основное поголовье куланов сгруппировано в табуны от 2 до 50 голов (свыше 86% стад), а наиболее обычны объединения 21-50 особей (35%). Однако по мнению этого исследователя в течение года в стадном поведении куланов наблюдается ряд характерных особенностей. Например, летом, как и зимой, куланам присуще стремление к укрупнению стад (по нашим данным это справедливо и для барсакельмесской популяции кулана). При этом до 1,8% увеличено количество одинцов - самцов, изгнанных более сильным косячным жеребцом при объединении гаремов.

С точки зрения паразитологического исследования самцы - одиночки слабо влияют на обмен паразитическими инфузориями между куланами вследствие достаточно изолированного образа жизни. Гораздо важнее нам представляется роль крупных группировок животных.

На Барсакельмесе в летний сезон большинство поголовья (41,1%) было объединено в группах от 51 до 100 животных. В небольших табунах (численностью до 20 особей) состояло 32,6% куланов. Летом у куланов в разных местах обитания наблюдается сходная тенденция к укрупнению стад. Последующее разукрупнение табунов в середине августа объясняется,



по-видимому, истощением используемых пастбищ и, одновременно, появлением в различных местах вегетирующей растительности. При таком непостоянстве состава табунов, свободной и частой миграции куланов из одного стада в другое вероятность перезаражения паразитическими инфузориями могла бы быть высокой, если бы не происходило чрезвычайно быстрое высушивание фекалий.

Весной наблюдалось разукрупнение стад на Барсакельмесе. Вероятно, это было связано с периодом гона и повышением активности самцов. Некоторое влияние оказывало также стремление самок с новорожденными куланятами держаться в стороне от стада в первые дни после выжеребки. Тем самым они разукрупняли стада на некоторое время. Большинство поголовья (55,4%) в весенний сезон было сгруппировано в небольшие табуны, численностью не более 20 особей. Крупные табуны численностью 51 - 100 особей не наблюдались вовсе.

В весенний период обмен эндобионтными инфузориями между особями из разных стад мало вероятен. Но при этом весьма высока возможность передачи инфузорий между куланами внутри стада. По частоте копрофагии (следовательно, и по заражению инфузориями) здесь на первом плане стоят новорожденные куланята. Именно в этот период у них в пищеварительном тракте начинает формироваться характерная фауна инфузорий, одновременно с переходом питания куланенка от молока матери к растительной пище.

Примечательно, что весной первая зеленая трава оказывает слабительное воздействие на пищеварительную систему кулана, вызывая диарею. Фекалии в этот период бывают очень влажными, часто полужидкими. В них встречается значительно больше инфузорий (до  $1,5 - 3 \times 10^3$  экз/мл), чем в летний период ( $1 - 2 \times 10^2$  экз/мл), что увеличивает вероятность их передачи другому хозяину (Корнилова, 1987 а). Мы наблюдали проявление диареи у

самок кулана, когда они приходили в охоту, а также у самцов во время гона. Фекальные пробы от куланов, находящихся в состоянии сильного нервного возбуждения, по степени сохранности инфузорий и по их численности практически не отличались от материала, полученного непосредственно из кишечника.

Стадность барсакельмесских куланов в зимний сезон не изучалась, так как в этот период на поведение куланов слишком сильно воздействовали антропогенные факторы. Каждое утро до 80% поголовья куланов скапливалось у центральной усадьбы заповедника в ожидании подкормки. Здесь они получали сено и зерно (овес, ячмень). В тесноте вокруг кормушек между куланами нередко происходили драки. Около полудня куланы неспешно разбредались в разные стороны, ночью возвращались. С точки зрения передачи инфузорий скученность животных, поедание загрязненного фекалиями корма благоприятствует перезаражению. Кроме того, в замороженном виде эндобионтные инфузории способны долго сохранять жизнеспособность (Kisidayova, 1997).

### 3. 2. 5. Груминг

В поведении куланов, кроме уже названных выше особенностей, с точки зрения нашего исследования заслуживает особого внимания "груминг". Это форма комфортного поведения, при котором куланы из одного стада, дружелюбно настроенные друг к другу, одновременно зубами чешут друг другу шерсть на шее, холке, спине и крупе, то есть в тех местах, где кулан сам не может себя почесать (рис. 4).

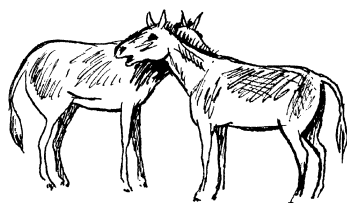
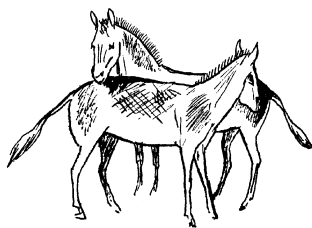


Рис. 4. Комфортное поведение у куланов - груминг

Часто в груминге участвуют одновременно 3 и даже 4 особи. Занимаются куланы грумингом довольно долго - от 5 до 25 минут, особенно часто это наблюдается в период линьки. Вычесанную грязную шерсть куланы стараются выплевывать, но часть ее, несомненно, попадает и в их пищеварительный тракт. Часто наблюдая этот этологический факт, мы предположили, что груминг может быть еще одним способом передачи паразитических инфузорий (то есть через облизывание и заглатывание шерсти другого животного, загрязненной фекалиями). Этот факт прежде никем из исследователей не отмечался, как возможный способ передачи паразитических инфузорий, обитающих в кишечнике эквид.

Нам представляется вполне допустимым предположение о заражении куланов эндопаразитическими инфузориями описанным выше способом, к тому же следует учитывать, что груминг происходит во много раз чаще, чем копрофагия. Кроме того, весенняя линька происходит примерно в то же время, когда у лошадиных наблюдается весенняя диарея, поэтому шерсть бывает загрязнена фекалиями весьма обильно.

Таким образом, исследуя экологию кулана, как хозяина эндобионтной фауны (1977 - 1987 гг.), мы невольно столкнулись с рядом интересных свойств биологии этого животного (прирост поголовья, динамика стадно-

сти, особенности кормового и водопойного режима и др.), отличных от тех, что были изучены и описаны В. А. Рашек в 1964 - 1977 гг. Назовем их:

1. Успех опыта реакклиматизации кулана на острове подтверждает динамика численности барсакельмесской популяции: с 1953 по 1964 гг. было завезено всего 19 особей, а к концу 1982 г. их было уже более 220. Заметно снизилась смертность куланов, если в 1964 году она составляла до 60% (естественная смертность - 9%). (Рашек, 1966), то в 1980 г., например, погибло не более 20 животных (9,1%). Эта цифра, как видим, соответствует естественной смертности. К сожалению, с 1987 года смертность куланов увеличилась из-за резкого повышения численности волков на острове. Хотя в конце 80-х гг. участились случаи гибели куланов от волков, а также осуществлялся отлов и вывоз части куланов с острова, тем не менее, прирост поголовья продолжался, в 1986 г. численность животных превысила 250 голов при годовом приросте 12,3%.

2. Куланы на Барсакельмесе на протяжении многих лет употребляли для питья воду с необычайно высоким содержанием минеральных солей (20 - 21 ‰). Заметного ухудшения здоровья животных в связи с этим не было отмечено. Это, на наш взгляд, свидетельство высоких адаптационных способностей куланов, пластичности и жизнеспособности данного вида, в жизнедеятельности которого эндопаразитические инфузории имеют определенное значение.

3. Нами изучена динамика стадности куланов барсакельмесской популяции в различные сезоны разных лет. В отличие от других популяций куланов, в данном случае основным ограничивающим фактором численности стад являлись пастбища. Мы отметили, что регулярно наблюдался отказ части куланов от зимней подкормки. Считаем, что это связано с тем, что зимой производился отлов куланов, и это заставило наиболее осторожных животных избегать человека.

Данные непосредственно по биологии кулана, полученные нами во время исследований, мы сочли необходимым привести в нашей работе в таком объеме, так как считаем обязательным комплексно подходить к изучению биологической системы "паразит - хозяин", не ограничиваясь узкими исследованиями одной только паразитофауны. Тем более что хозяином является такое редкое и интересное животное, как кулан *Equus hemionus kulan*.

К сожалению, в настоящее время, по-видимому, уникальная популяция куланов острова Барсакельмес прекратила существование. В 90-х годах XX столетия заповедник был закрыт, большая часть куланов (главным образом, самок) вывезена в Капчагайское хозяйство. Оставшиеся куланы могли покинуть Барсакельмес по широкой песчаной косе, соединившей остров с большой землей. За последние несколько лет исследователи не посещали бывший остров Барсакельмес, поэтому мы не имеем достоверных сведений о его нынешних обитателях. Куланы прекрасно адаптируются в окружающей среде, они наверняка смогли прижиться на бескрайних просторах Приаралья. Множество заброшенных пастбищ, озер с водой, вытекающей из скважин рядом с опустевшими поселками, безлюдье - все эти факторы могут оказаться благоприятными для дальнейшего распространения кулана вплоть до земель, откуда куланы были привезены полвека назад.

#### 4. Фауна эндобионтных инфузорий кишечника кулана.

##### 4. 1. Систематическое положение инфузорий из кулана.

В кишечнике кулана мы обнаружили 57 видов инфузорий, относящихся к 25 родам, 7 семействам, 3 отрядам, 2 классам типа Ciliophora. Ниже приведен список родов эндобионтных инфузорий, встреченных у кулана. Систематика в пределах класса Litostomatea принята по Д. Линну и Е. Смоллу (Lynn, Small, 2000; Lynn, 2002, unpubl), класса Suctorea - по И. В. Довгалю (2002). Наименования родов и авторов, даты описания соответствуют каталогу Э. Эшт (Aescht, 2001).

Тип CILIOPHORA Doflein, 1901

Подтип INTRAMACRONUCLEATA Lynn, 1996

Класс LITOSTOMATEA Small & Lynn, 1981

Подкласс Trichostomatia Butschli, 1889

Отряд Vestibuliferida Puytorac et al., 1974

Семейство Paraisotrichidae Cunha, 1917

- *Paraisotricha* Fiorentini, 1890

Отряд Entodiniomorphida Reichenow in Doflein & Reichenow, 1929

Подотряд Archistomatina Puytorac et al., 1974

Семейство Buetschliidae Poche, 1913

- *Alloiozona* Hsiung, 1930

- *Blepharoprosthium* Bundle, 1895

- *Blepharozoum* Gassovsky, 1918

- *Bundleia* Cunha & Muniz, 1928

- *Didesmis* Fiorentini, 1890

- *Holophryoides* Gassovsky, 1918

- *Paraisotrichopsis* Gassovsky, 1918

- *Polymorphella* Corliss, 1960

- *Sulcoarcus* Hsiung, 1935

Подотряд Blepharocorythina Wolska, 1971

Семейство Blepharocorythidae Hsiung, 1929

- *Blepharocorys* Bundle, 1895

- *Charonnautes* Strelkow, 1939

- *Circodinium* Wolska, 1971

- *Ochoterenaiia* Chavarria, 1933

Подотряд Entodiniomorphina Reichenow in Doflein & Reichenow,  
1929

Семейство Cycloposthiidae Poche, 1913

- *Cycloposthium* Bundle, 1895

- *Tripalmaria* Gassovsky, 1918

Семейство Ditoxidae Strelkow, 1939

- *Ditoxum* Gassovsky, 1918

- *Gassovskiella* Grain, 1994

- *Tetratoxum* Gassovsky, 1918

- *Triadinium* Fiorentini, 1890

Семейство Spirodiniidae Strelkow, 1939

- *Cochliatoxum* Gassovsky, 1918

- *Spirodinium* Fiorentini, 1890

Подтип EPIPLASMATA Puytorac et al., 1993

Надкласс CILIOSTOMATOPHORA Puytorac et al., 1993

Класс SUCTOREA Claparede et Lachmann, 1858

Подкласс Exogenia Collin, 1912

Отряд Podophryida Jankowski, 1967

Семейство Allantosomidae Jankowski, 1978

- *Allantosoma* Gassowski, 1918

- *Allantoxena* Jankowski, 1978

- *Arcosoma* Jankowski, 1967

#### **4. 2. Видовой состав эндобионтных инфузорий кулана.**

1. *Paraisotricha colpoidea* Fiorent., 1890. (отр. Vestibuliferida, сем. Paraisotrichidae) (рис. 5).

Длина  $68,2 \pm 1,1$  (56 - 88) мкм, ширина  $49,4 \pm 0,7$  (40 - 56) мкм, отношение длины к ширине  $1,38 \pm 0,24$  (1,11 - 1,62). Более длинные и более короткие инфузории встречаются одновременно. Тело несократимое, вытянуто в длину и равномерно сужается на переднем и заднем конце, в сечении округлое, покрыто меридионально расположенными рядами коротких ресничек (от 28 до 50 рядов), ряды слегка закручены спиралью. Важный диагностический признак семейства *Paraisotrichidae* - вакуоль с конкрециями занимает терминальное положение на переднем конце тела. Конкреции крупные, сильно преломляющие свет, числом от 10 до 15. Реснички в области вакуоли с конкрециями более длинные, чем на остальной поверхности тела. Цитостом расположен сбоку и сзади от вакуоли с конкрециями, по краю окаймлен относительно толстыми оральными ресничками. При импрегнации серебром можно наблюдать в перистомальном конусе в среднем около 24 кинет. Анальная трубка короткая, цитопрокт открывается терминально на заднем конце тела. Макронуклеус вытянутый, с закругленными краями. К нему плотно прижат микронуклеус. Ядерный аппарат не занимает фиксированного положения в цитоплазме. Единственная сократительная вакуоль находится рядом с анальной трубкой.



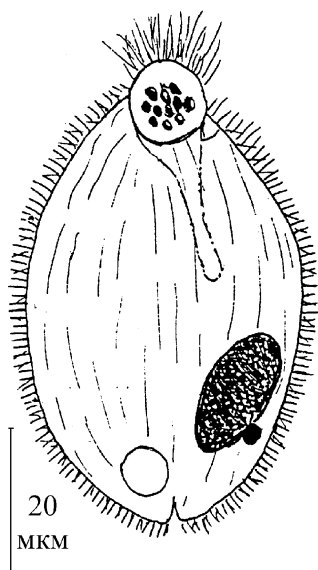


Рис. 5. *Paraisotricha colpoidea*

*P. colpoidea* обитает в слепой кишке и в вентральном отделе большой ободочной кишки, питается мелкими растительными частицами и бактериями.

*P. colpoidea* широко распространена в лошадях, встречена в осле. Найдена нами у кулана Барсакельмеса (проба № 378).

*P. colpoidea* была открыта Фиорентини (Fiorentini, 1890), одновременно он описал еще несколько видов рода *Paraisotricha* (*P. colpoidea*, *P. oblonga*, *P. incisa*, *P. ovalis*, *P. triangularis*). Бундле (Bundle, 1895) отметил, что разница между *P. incisa* и *P. colpoidea* заключается только в изгибе передней части тела, и свел эти два вида в синонимы. Одновременно он описал новый вид *P. truncata* (Bundle, 1895). В работе Хсиунга (Hsiung, 1930 б) *P. truncata* и *P. oblonga* были сведены в синоним с *P. colpoidea*. Гассовский (1918) вывел из списка параизотрих Фиорентини еще два вида - *P. ovalis* и *P. triangularis* = *Holophryoides ovalis*. Догель, (1929) описал *P. magna*, однако Хсиунг (Hsiung, 1930 б) свел этот вид в синоним с *P. colpoidea*. Таким образом, из всех описанных Фиорентини, Бундле и Догелем параизотрих осталась валидной только *P. colpoidea*.

2. *Paraisotricha minuta* Hsiung, 1930. (отр. Vestibuliferida, сем. Paraisotrichidae) (рис. 6).

Длина  $42,2 \pm 0,8$  (32 - 61) мкм, ширина  $28,7 \pm 1,7$  (20 - 42) мкм. Отношение длины к ширине  $1,47 \pm 0,18$  (1,28 - 1,66). Встречаются одновременно вытянутые и короткие инфузории. Тело несократимое, в сечении округлое, вытянуто в длину, покрыто меридионально расположенными рядами коротких ресничек (от 17 до 24 рядов). Ряды ресничек расставлены шире, чем у предыдущего вида. Вакуоль с конкрециями занимает терминальное положение на переднем конце тела. Количество конкреций не превышает 10. Цитостом расположен сбоку и сзади от вакуоли с конкрециями. При импрегнации серебром можно наблюдать в перистомальном конусе в среднем около 20 кинет. Анальная трубка короткая, цитопрокт открывается терминально на заднем конце тела. Макронуклеус более массивный, чем у *P. colpoidea*. К нему плотно прижат микронуклеус. Рядом с анальной трубкой лежит сократительная вакуоль.

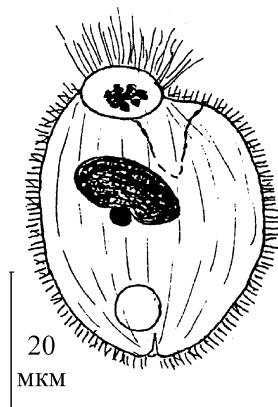


Рис. 6. *Paraisotricha minuta*

*P. minuta* живет в слепой кишке и в вентральном отделе большой ободочной кишки, питается растительными частицами и бактериями.

*P. minuta* широко распространена в лошадях, встречена в ослах. Нами найдена у кулана Барсакельмеса (проба № 382).

*P. minuta* описана Хсиунгом (Hsiung, 1930). Ранее похожие экземпляры паразитотрих встречал Догель (1929), считая их *P. colpoidea*. Отмечен-

ных Догелем инфузорий следует отнести к виду *P. minuta* по признаку числа рядов ресничек (около 20).

3. *Alloiozona trizona* Hsiung, 1930 (отр. Entodiniomorpha, сем. Buetschliidae) (рис. 7).

Длина  $71,0 \pm 0,9$  (60 - 82) мкм, ширина  $49,9 \pm 1,2$  (35 - 70) мкм. Отношение длины к ширине  $1,42 \pm 0,03$  (1,39 - 1,46). Тело несократимое, в сечении округлое, вытянутое, правильной симметричной формы, бывает слегка сужено кпереди или кзади. Концы тела закруглены. Ресничный покров собран в меридиональные ряды, покрывает сплошь переднюю треть тела. Во второй трети тела ресничная зона расположена узким поясом. Третья зона ресничек в виде пучка находится на заднем конце тела. Вакуоль с конкрециями расположена в передней трети тела, реснички над ней отсутствуют. Расположение вакуоли с конкрециями вблизи цитостома - важный морфологический признак для всего семейства *Buetschliidae*, в отличие от *Paraisotrichidae*, у которых соответствующая органелла занимает терминальное положение в передней части тела инфузории. Цитостом апикальный. При импрегнации серебром кинеты видны по всему телу инфузории. В безресничных поясах кинеты расставлены более редко. Возле вакуоли с конкрециями находятся отдельные кинетосомы. Макронуклеус овальной формы с плотно прижатым круглым микронуклеусом. Сократительная вакуоль - в задней части тела, на той же стороне, что и вакуоль с конкрециями.

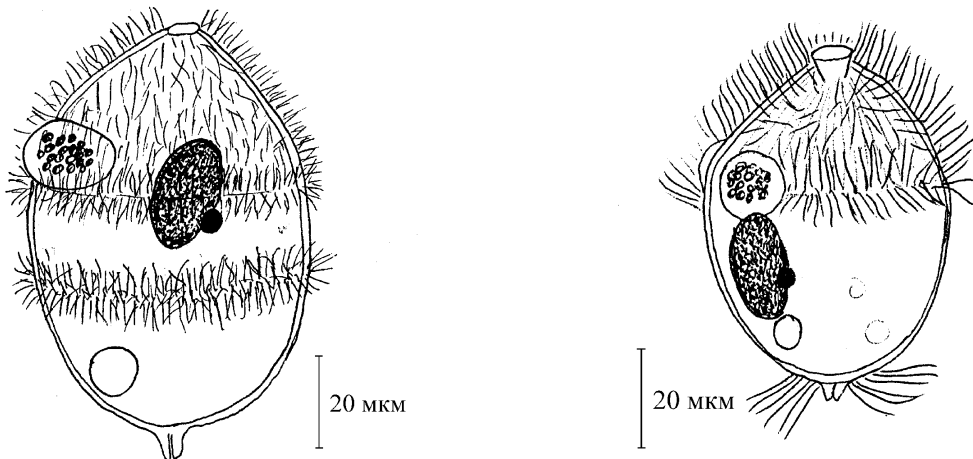


рис. 7. *Alloiozона trizona* (слева - взрослая особь, справа - растущая)

*A. trizona* обитает в слепой кишке и в вентральном отделе большой ободочной кишки. Питается крахмальными зёрнами и другими пищевыми частицами.

*A. trizona* у лошадей встречается в 48% проб, нередко образуя основной фон фауны инфузорий проксимального отдела кишечника. Нами найдена в кишечнике кулана Барсакельмеса (проба № 361).

*A. trizona* описана Хсиунгом (Hsiung, 1930). Стрелков (1939) на основе изучения поперечных срезов данной инфузории пришел к выводу, что она относится к роду *Blepharozoum*, описанному Гассовским (1918), и переименовал *Alloiozона trizona* в *Blepharozoum trizonum*. В течение нескольких десятилетий исследователями использовались оба названия (Wolska, 1964 а; Корнилова, 1987 а, б, 1995, 2002 а; Lynn и др., 2000). В каталоге Э. Эшт (Aescht, 2001) приоритет отдан *Alloiozона trizona*.

**4. *Blepharoprosthium pireum* Bundle, 1895** (отр. Entodiniomorpha, сем. Buetschliidae) (рис. 8).

Длина  $76,2 \pm 0,9$  (61 - 92) мкм, ширина  $50,1 \pm 0,6$  (34 - 71) мкм. Отношение длины к ширине  $1,52 \pm 0,20$  (1,32 - 1,78). Инфузории из кулана по размерам превышают таковых из кишечника лошади. Тело сократимое, грушевидной формы, в сечении округлое, задний конец закруглен. Широкий цитостом с короткой воронковидной глоткой расположен апикально. Рес-

нички собраны в правильные продольные ряды и покрывают суженную часть тела почти на половину длины тела. Пучок из 6 - 8 ресничек окружает терминально расположенный цитопрокт. Сферическая вакуоль с конкрециями расположена посередине передней ресничной зоны. Макронуклеус продолговато-овальный с тесно прижатым микронуклеусом не имеет фиксированного положения в цитоплазме. Сократительная вакуоль рядом с цитопроктом.

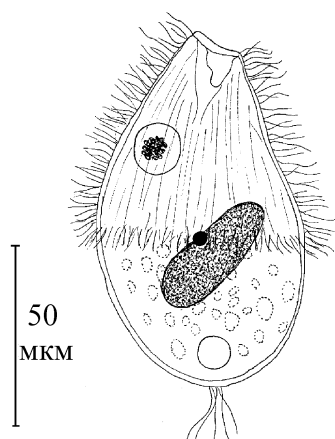


Рис. 8. *Blepharoprosthium pireum*

*B. pireum* обитает во всех отделах толстого кишечника. Питается зернами крахмала, пищевыми частицами разного размера, инфузориями.

*B. pireum* широко распространен у лошадей, встречен у осла. Нами *B. pireum* найден у куланов Барсакельмеса (пробы № 371, 388, 428, 472, 483) и Капчагая (пробы № 332, 342).

Современное название *B. pireum* сохранилось с момента открытия и описания данного вида Бундле (Bundle, 1895).

**5. *Blepharozoum zonatum*** Gass., 1918 (отр. Entodiniomorpha, сем. Buetschliidae) (рис. 9)

Длина  $137,8 \pm 2,9$  (111 - 162) мкм, ширина  $99,1 \pm 1,9$  (68 - 106) мкм. Отношение длины к ширине равно  $1,39 \pm 0,02$  (1,36 - 1,41), тогда как у лошадей это отношение составляет от 1,7 до 2,0. Тело несократимое, в сечении округлое, вытянуто в длину, слегка асимметрично выгнуто на стороне с

вакуолю с конкрециями. Наибольшая ширина тела в передней трети. Цитостом смещен в сторону от вершины широкого конца, усиливая этим асимметрию тела. Ресничный покров густой, состоит из продольных рядов длинных ресничек. Два узких пояска посередине тела и во второй трети тела лишены ресничек. Крупная вакуоль с конкрециями лежит в передней трети тела. Над ней ресничный покров отсутствует. Макронуклеус бобовидной формы с микронуклеусом, тесно прижатым к его вогнутой стороне. Сократительных вакуолей 2 - 4. Обычно лучше всего видна сократительная вакуоль, находящаяся в районе заднего безресничного пояска. При просмотре неокрашенных препаратов *B. zonatum* бывает сложно отличить от *Holophryoides ovalis* в связи с тем, что у *B. zonatum* реснички беспорядочно направлены и нередко закрывают узкие голые пояски на теле, а пояски эти являются важным внешним отличительным признаком этих двух видов инфузорий.

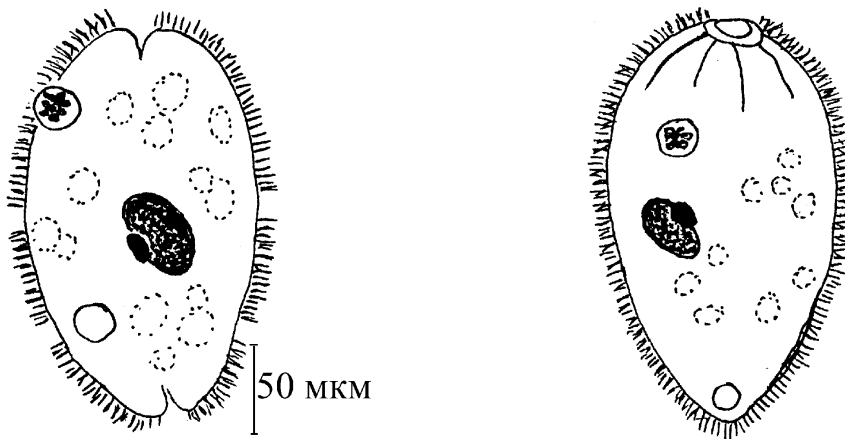


Рис. 9. *Blepharozoum zonatum* (слева - из кулана № 1, справа - из лошади)

*B. zonatum* обитает в слепой кишке и в вентральном отделе большой ободочной кишки. Питается крахмальными зёрнами, инфузориями, пищевыми частицами разного размера.

*B. zonatum* у лошадей встречается редко. Нами найден у куланов Барсакельмеса (пробы № 361, 378, 397, 479).

*B. zonatum* описан Гассовским (1918) как одна из наиболее крупных инфузорий со сплошным ресничным покровом. Гассовский считал, что перехваты между ресничными зонами образованы прижатыми к телу ресничками. Хсиунг (Hsiung, 1930) нашел похожую инфузорию в американских лошадях (он назвал ее *Alloiozona*) с безресничными перехватами между зонами. Как мы отмечали выше, Стрелков изучил *Blepharozoum zonatum* на срезах, отметил несомненное отсутствие ресничек у этой формы на месте перехватов и свел роды в синонимику. Однако в современной номенклатуре у обоих видов сохранены оригинальные наименования (Aeschl, 2001).

6. *Bundleia postciliata* (Bundle), 1895. (отр. Entodiniomorpha, сем. Buetschliidae) (рис. 10).

Длина  $33,7 \pm 0,3$  (27 - 41) мкм, ширина  $21,1 \pm 0,5$  (18 - 25) мкм. Отношение длины к ширине  $1,60 \pm 0,05$  (1,52 - 1,66). Тело несократимое, равномерно уплощенное с боков, спереди и сзади тупо срезано и суживается постепенно к обоим концам. Самая широкая часть тела отмечается примерно в 8 - 10 мкм от переднего конца. Оральные реснички чуть более развиты, чем аборальные. Цитостом широкий, терминальный, с короткой глоткой. Вакуоль с конкрециями расположена в передней части тела. Анальная трубка короткая, смещена вбок. Макронуклеус округлый или овальный, может перемещаться в цитоплазме, микронуклеус маленький. Сократительная вакуоль лежит рядом с анальной трубкой.

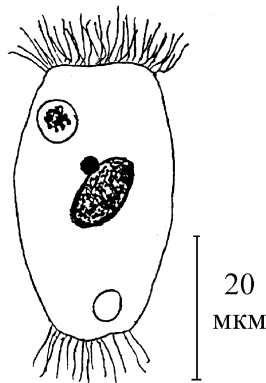


Рис. 10. *Bundleia postciliata*

*B. postciliata* обитает чаще всего в дорзальном отделе большой ободочной кишки, но иногда встречается и в проксимальном отделе толстого кишечника. Питается мелкими пищевыми частицами и бактериями.

*B. postciliata* встречена в лошадях, ослах, была найдена в зебре. Эта инфузория обычно очень многочисленна. Распространена у куланов Барсакельмеса (22,5%), Капчагая (16,7%), Алма-Атинского зоопарка (проба № 353).

*B. postciliata* описана Бундле как *Butschlia postciliata* (Bundle, 1895). В 1927 г. Кунха и Муниц выделили род *Bundleia* (Cunha, Muniz, 1927), к которому была отнесена *B. postciliata*.

7. *Bundleia piriformis* Strelk., 1939. (отр. Entodiniomorpha, сем. Buetschliidae) (рис. 11)

Длина  $46,8 \pm 0,4$  (40 - 59) мкм, ширина  $31,8 \pm 0,3$  (26 - 46) мкм. Отношение длины к ширине  $1,47 \pm 0,05$  (1,41 - 1,54). Тело несократимое, равномерно уплощенное с боков, грушевидное, вытянуто в длину, спереди широко срезано, сзади резко суживается и заострено. Форма тела - важный признак, отличающий *B. piriformis* от предыдущего вида. Оральные реснички мощнее пучка аборальных. Форма и расположение цитостома, глотки, цитопрота, вакуоли с конкрециями, макронуклеуса с микронуклеусом и сократительной вакуоли практически такие же, как у *Bundleia postciliata*.



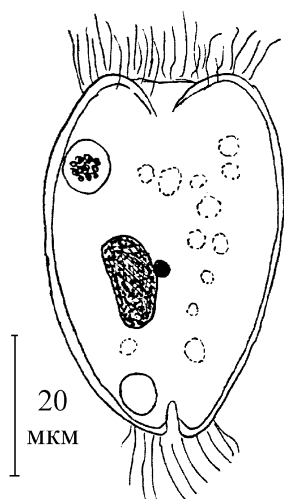


Рис. 11. *Bundleia piriformis*

*B. piriformis* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки. Питается бактериями и мелкими пищевыми частицами.

*B. piriformis* широко распространена у лошадей. Обнаружена во всех обследованных группах куланов (от 8 до 23%).

*B. piriformis* была описана Стрелковым (1939).

8. *Bundleia vorax* Strelk., 1939. (отр. Entodiniomorphida, сем. Buetschliidae) (рис. 12).

Длина  $58,8 \pm 1,8$  (45 - 75) мкм, ширина  $45,9 \pm 1,1$  (34 - 63) мкм. Отношение длины к ширине  $1,28 \pm 0,02$  (1,19 - 1,36). Это наиболее крупный вид данного рода. Тело несократимое, равномерно уплощенное с боков, яйцевидной формы, концы тупо срезаны. Аборальный пучок ресничек развит слабо по сравнению с оральным. Расположение цитостома, глотки, цитопроекта, вакуоли с конкрециями и сократительной вакуоли, макронуклеуса с микронуклеусом почти не отличаются от предыдущих видов. Макронуклеус имеет удлиненную форму.

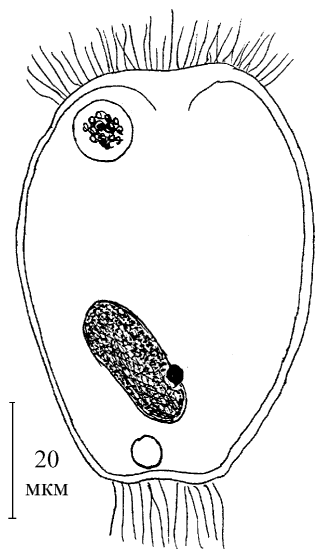


Рис. 12. *Bundleia vorax*

*B. vorax* встречается в дорзальном отделе большой ободочной кишки. Поедает пищевые частицы разного размера, а также различных инфузорий (*Bundleia*, *Blepharocorys* и др.).

*B. vorax* широко распространена у куланов Капчагая (8,3%) и Аскани-и-Нова (25%). На Барсакельмесе найдена у трех особей куланов (пробы № 472, 477, 483).

*B. vorax* описана Стрелковым (1939). Главное внешнее отличие *B. vorax* от предыдущих видов рода - большие размеры тела.

**9. *Bundleia nana* Strelk., 1939.** (отр. Entodiniomorpha, сем. Buetschliidae) (рис. 13).

Длина  $21,0 \pm 0,4$  (17 - 24) мкм, ширина  $14,9 \pm 0,4$  (12 - 17) мкм. Отношение длины к ширине  $1,41 \pm 0,02$  (1,39 - 1,42) Самая мелкая инфузория из данного рода. Тело несократимое, равномерно уплощенное с боков, равномерно суживается кзади, имеет закругленно-треугольную форму. Аборальный пучок ресничек очень небольшой (8 - 10 ресничек) и помещен на теле асимметрично. Вакуоль с конкрециями крупная. Глотка узкая, короткая. Крупный шаровидный макронуклеус занимает центральное положение в теле. Сократительная вакуоль маленькая, расположена рядом с анальной трубкой, направленной немного вбок.

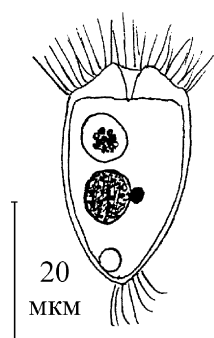


Рис. 13. *Bundleia nana*

*B. nana* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки, питается преимущественно бактериями. Часто сама оказывается заглоченной крупными инфузориями (*Bundleia vorax*, *Blepharozoum zonatum*).

*B. nana* широко встречается у лошадей, найдена у осла. У кулана найдена на Барсакельмесе (пробы № 438, 474).

*B. nana* описана Стрелковым (1939). Главное внешнее отличие *B. nana* от предыдущих видов рода - малые размеры тела.

**10. *Bundleia elongata* Strelk., 1939.** (отр. Entodiniomorpha, сем. Buetschliidae) (рис. 14)

Длина тела  $46,2 \pm 0,9$  (34 - 55) мкм, ширина  $29,4 \pm 1,0$  (22 - 35) мкм. Отношение длины к ширине  $1,57 \pm 0,03$  (1,55 - 1,63). Тело несократимое, сплющено немного с боков, почти цилиндрическое, суживается только в задней части. Задний конец тупо срезан, слегка наклонно к продольной оси тела. Вакуоль с конкрециями имеет вытянутую форму, кзади заостренную. Аборальный пучок ресничек развит слабо по сравнению с мощным оральным. Узкий цитостом ведет в короткую коническую глотку. Цитопрокт расположен практически терминально. Макронуклеус овальный, расположение его в теле непостоянно. Сократительная вакуоль рядом с цитопроктом. Для этой инфузории, как и для следующего вида, характерно наличие особого "плазматического футляра", одевающего все тело, кроме оральной и околоанальной ресничных зон. Под воздействием фиксаторов футляр может до-

вольно сильно отставать от тела. На основании данного признака Стрелков (1939) выделил подрод *Chlamidobundleia*.

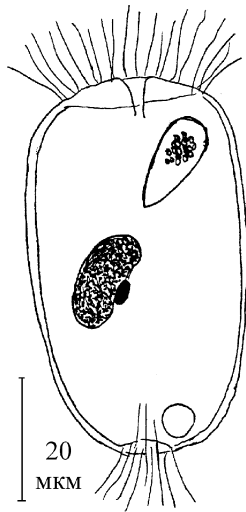


Рис. 14. *Bundleia elongata*

*B. elongata* живет в дорзальном отделе большой ободочной кишки, изредка встречается в других отделах толстого кишечника. Питается бактериями и мелкими пищевыми частицами.

*B. elongata* широко распространена у лошадей, встречена у осла (Ташенкт). Нами найдена у 4% куланов Барсакельмеса.

*B. elongata* описана Стрелковым (1939).

**11. *Bundleia triangularis* Strelk., 1939.** (отр. Entodiniomorphida, сем. Buetschliidae) (рис. 15).

Длина  $32,4 \pm 0,9$  (25 - 40) мкм, ширина  $21,3 \pm 1,0$  (17 - 25) мкм. Отношение длины к ширине  $1,52 \pm 0,04$  (1,47 - 1,61). Тело несократимое, равномерно уплощенное с боков, короткое, широкое, резко суживается кзади. Плазматический футляр облегает тело. Задний конец тела косо срезан, анальная трубка открывается наружу асимметрично. Вакуоль с конкрециями имеет вытянутую форму, кзади заостренную, лежит в передней части тела. Макронуклеус округлый с маленьким микронуклеусом не имеет фиксированного положения в цитоплазме. Сократительная вакуоль - рядом с асимметричной анальной трубкой.

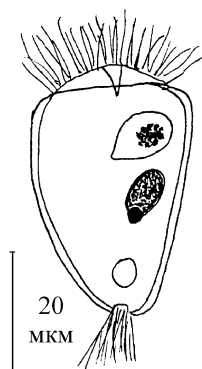


Рис. 15. *Bundleia triangularis*

*B. triangularis* встречается главным образом в дорзальном отделе большой ободочной кишки, иногда обнаруживается и в других отделах. Питается бактериями и мелкими пищевыми частицами.

*B. triangularis* широко распространена в лошадях. Нами встречена у куланов Барсакельмеса (пробы № 86, 371).

*B. triangularis* описана Стрелковым (1939) в составе подрода *Chlamidobundleia*. От предыдущего вида отличается формой и размерами тела и макронуклеуса, а также расположением цитопрокта.

**12. *Bundleia benbrooki*** (Hsiung), 1930. (отр. Entodiniomorpha, сем. Buetschliidae) (рис. 16).

Длина  $24,2 \pm 0,4$  (19 - 30) мкм, ширина  $15,6 \pm 0,3$  (12 - 20) мкм. Отношение длины к ширине  $1,55 \pm 0,03$  (1,51 - 1,63). Тело несократимое, немного сплющенное с боков, овальное или округлое, наиболее широкое в средней части. Спереди вокруг цитостома образуется короткая "плазматическая шейка". Ресничный покров развит слабо. Оральные реснички имеются только вокруг "шейки", и незначительный анальный пучок представлен на заднем конце тела. От цитостома отходит короткая глотка, окруженная пучком длинных опорных фибрилл. У данного вида, как и у нескольких последующих, характерной особенностью являются сильно развитые окологлоточные фибриллы, которые хорошо видны даже на неокрашенном препарате. Непосредственно у *B. benbrooki* пучок фибрилл тянется асим-

метрично, достигая середины тела, и отклоняется в сторону, противоположную вакуоли с конкрециями. Вакуоль с конкрециями вытянутой формы, лежит в передней части тела. Цитопрокт расположен строго терминально. Макронуклеус округлый, микронуклеус тесно прижат к макронуклеусу. Со-кратительная вакуоль находится рядом с анальной трубкой.



Рис. 16. *Bundleia benbrooki*

*B. benbrooki* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки. Питается мелкими пищевыми частицами и бактериями.

*B. benbrooki* часто встречается у лошадей, найдена у осла. Нами обнаружена у куланов Барсакельмеса (пробы № 79, 82, 108, 117, 479, 483).

*Bundleia benbrooki* была описана Хсиунгом (Hsiung, 1930) как *Blepharoconus*. Стрелковым (1939) отнесена к бундлеям подрода *Fibrillobundleia*, характерной особенностью которых является сильное развитие окологлоточных фибрилл.

**13. *Bundleia inflata*** Strelk., 1939. (отр. Entodiniomorphida, сем. Buetschliidae) (рис. 17)

Длина  $42,3 \pm 0,7$  (35 - 49) мкм, ширина  $31,1 \pm 0,8$  (25 - 38) мкм. Отношение длины к ширине  $1,36 \pm 0,04$  (1,28 - 1,44). Одна из наиболее крупных бундлей. Тело несократимое, немного сплющенное с боков, овальное, наиболее широкое в средней части. В передней части тела небольшой перетяжкой обособлен отдел, где расположены оральные реснички в виде довольно мощной зоны. Небольшой пучок ресничек расположен в области цитопракта. От цитостома отходит короткая глотка, окруженная сравнительно ко-

ротким пучком опорных фибрилл. Этот пучок не простирается дальше округлой вакуоли с конкрециями. Цитостом и цитопрокт слегка приподняты, оба расположены терминально. Макронуклеус вытянутой овальной формы, рядом с ним находится микронуклеус. Одна сократительная вакуоль расположена рядом с цитопроктом.

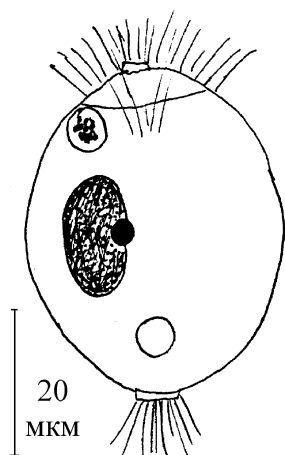


Рис. 17. *Bundleia inflata*

*B. inflata* обитает в большой ободочной кишке, иногда встречается в слепой кишке. Питается бактериями и мелкими пищевыми частицами.

*B. inflata* редко встречается у лошадей. Нами обнаружена у 8% куланов Барсакельмеса и 8,3% куланов Аскании-Нова.

*B. inflata* описана Стрелковым (1939).

**14. *Didesmis ovalis*** Fiorent., 1890 (отр. Entodiniomorpha, сем. Buetschliidae) (рис. 18).

Длина  $42,4 \pm 1,1$  (33 - 56) мкм, ширина  $22,8 \pm 0,9$  (19 - 28) мкм. Отношение длины к ширине  $1,86 \pm 0,12$  (1,74 - 2,00). Тело несократимое, сплющенное и слегка суживается кзади. Посторальный отдел выражен хорошо, преанальный же мало заметен, Широкий цитостом ведет в узкую, короткую глотку. Длинные реснички расположены на посторальном сужении, и такой же мощности пучок околоанальных ресничек занимает закругленный задний конец тела. На препаратах, импрегнированных серебром, можно видеть, что в ресничных зонах короткие кинеты располагаются часто, слека

закрученными спирально рядами. Ряды эти прерываются на краю цитостома, затем слегка заходят внутрь за край. Вокруг широкого цитопрокта также короткие кинеты сгруппированы в ограниченную зону, но разделены на две части по очертаниям поверхности клетки. Едва заметные кинеты с редко расположенными кинетосомами, без спирализации, меньшим числом, чем в ресничных зонах, лежат по всей безресничной зоне. Над вакуолью с конкрециями лежат 6 полосок коротких кинет, у каждой по несколько больших безресничных кинетосом. Группа кинет вакуоли с конкрециями полностью изолирована от передней зоны ресничек. Вакуоль с конкрециями и сократительная вакуоль - на одной стороне. Макронуклеус короткий, изогнутый, занимает срединное положение в теле, вытягиваясь вдоль его продольной оси. Микронуклеус прижат к середине макронуклеуса с медианной его стороны.

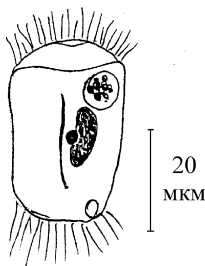


Рис. 18. *Didesmis ovalis*

*D. ovalis* обитает в вентральном отделе большой ободочной кишки, иногда встречается в слепой кишке. Питается мелкими растительными частицами и бактериями.

*D. ovalis* широко распространена у лошадей, найдена у осла. Нами обнаружен у одной особи кулана из Ленинградского зоопарка (проба № 468).

*D. ovalis* описана Фиорентини (Fiorentini, 1890).

**15. *Didesmis quadrata*** Fiorent., 1890 (отр. Entodiniomorpha, сем. Buetschliidae) (рис. 19).

Длина  $58,9 \pm 1,6$  (42,6 - 69,6) мкм, ширина  $35,5 \pm 1,1$  (26,4 - 40,8) мкм. Отношение длины к ширине  $1,66 \pm 0,04$  (1,61 - 1,71). Тело несократимое,



сплющенное. С плоской стороны центральная часть тела прямоугольна, образуется ясное сужение спереди (посторальный отдел) и менее ясно выраженное сужение сзади (преанальный отдел). Длинные реснички покрывают оба этих отдела целиком. Широкий цитостом занимает весь передний конец, от него отходит короткая суживающаяся глотка. На одной из плоских сторон вдоль значительной части тела тянется глубокий желоб. Он несколько смещен в сторону единственной вакуоли с конкрециями и единственной сократительной вакуоли, расположенных на одном и том же краю тела в передней и задней части прямоугольного отдела. Макронуклеус вытянут в длину и занимает строго фиксированное положение в области желоба. Маленький микронуклеус расположен в углублении посередине макронуклеуса.

Как у лошадей, так и у куланов данный вид представлен двумя формами - *Didesmis quadrata f. latisulcata* (проба № 83) и *Didesmis quadrata f. angustisulcata* (пробы № 79, 361, 363, 382). Обе формы четко выражены, ни разу не были встречены одновременно в одной и той же особи хозяина. Их размеры значительно меньше, чем у таких же инфузорий из кишечника лошади. Например, *D. quadrata f. angustisulcata* из слепой кишки и вентрального отдела большой ободочной кишки кулана № 1 (пробы 361, 363) имеет следующие размеры тела: длина  $54,6 \pm 0,9$  (43,2 - 69,6) мкм, ширина  $35,7 \pm 0,5$  (27,6 - 40,8) мкм. У Стрелкова (1939) даны следующие размеры тела *D. quadrata f. angustisulcata*: длина  $74,02 \pm 0,81$  (60 - 86) мкм, ширина  $48,56 \pm 0,65$  (41 - 57) мкм. Таким образом, *D. quadrata f. angustisulcata* из кишечника лошади крупнее *D. quadrata f. angustisulcata* из кулана.

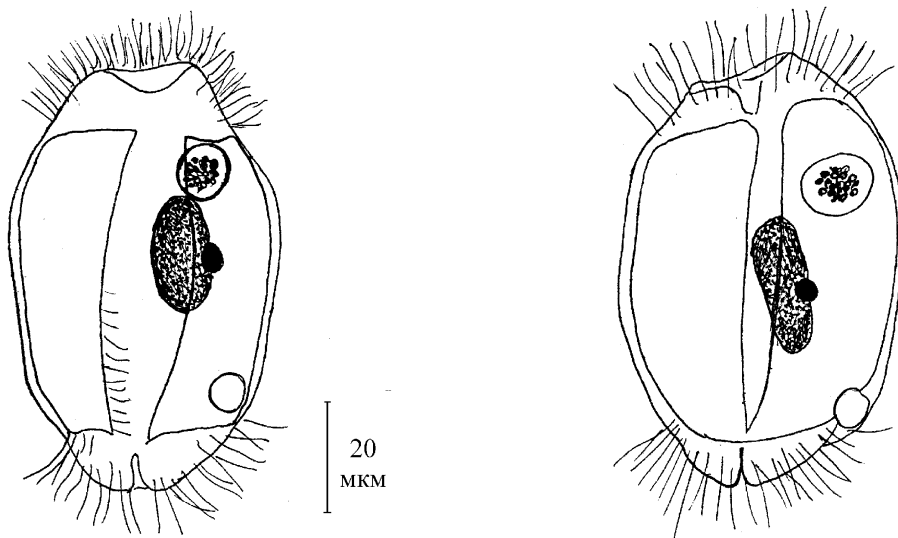


Рис. 19. *Didesmis quadrata* (слева - *f. latisulcata*, справа - *f. angustisulcata*)

*D. quadrata* обитает в слепой кишке и в вентральном отделе большой ободочной кишки. Питается мелкими растительными частицами и бактериями.

*D. quadrata* широко распространена у лошадей, найдена у осла. Встречена нами у куланов Барсакельмеса (пробы № 79, 83, 361, 363, 382).

*D. quadrata* описана Фиорентини (Fiorentini, 1890). Хсиунг (Hsiung, 1930 б) описал форму *D. quadrata f. spiralis*, которую у куланов мы не встретили. Формы *D. quadrata f. latisulcata* и *D. quadrata f. angustisulcata* выделены Стрелковым (1939).

**16. *Holophryoides ovalis*** (Fiorent.) Gass., 1918 (отр. Entodiniomorphida, сем. Buetschliidae) (рис. 20)

Длина  $74,4 \pm 1,1$  (61 - 87) мкм, ширина  $40,4 \pm 0,8$  (31 - 50) мкм. Отношение длины к ширине  $1,84 \pm 0,10$  (1,74 - 1,97), тогда как у *H. ovalis* из лошадей отношение длины тела к ширине составляет  $1,37 \pm 0,16$  (1,21 - 1,54). Тело округлое в сечении, удлинено-овальное, способно изгибаться. Ресничный покров - сплошной из коротких ресничек. Цитостом апикальный, ведет в короткую глотку. Цитопрокт расположен терминально, на вершине анального сосочка. Вакуоль с конкрециями в передней трети тела. Ядерный

аппарат состоит из овального макронуклеуса и сферического микронуклеуса. В большинстве случаев все тело инфузории очень плотно заполнено пищевыми частицами так, что поверхность клетки становится неровной, и внутреннее строение невозможно рассмотреть без специального окрашивания.

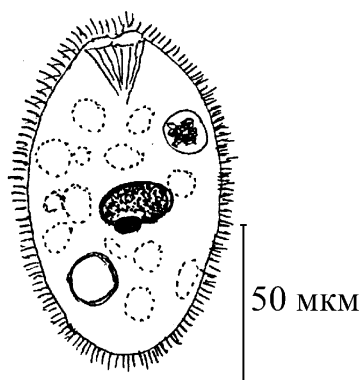


Рис. 20. *Holophryoides ovalis*

*H. ovalis* обитает во всех отделах толстого кишечника. Питается пищевыми частицами небольшого размера.

*H. ovalis* редко встречается у лошадей. Нами обнаружен у куланов Барсакельмеса (пробы № 66, 67, 378, 428).

*H. ovalis* был описан Фиорентини как *Paraisotricha ovalis* (Fiorentini, 1890). Гассовский (1918) свел в синоним с ним другой описанный Фиорентини вид *P. triangularis* и отнес к *Holophryoides ovalis*.

**17. *Holophryoides macrotrycha*** Strelk., 1939 (отр. Entodiniomorpha, сем. Vuetschliidae) (рис. 21).

Длина  $26,2 \pm 0,4$  (19 - 40) мкм, ширина  $19,8 \pm 0,3$  (13 - 33) мкм. Отношение длины к ширине  $1,32 \pm 0,09$  (1,21 - 1,46). Тело каплевидное - сзади закруглено, кпереди симметрично сужено, округлое в сечении, способно изгибаться. Цитостом апикальный, от него отходит короткая трубчатая глотка. Ресничный покров состоит из 45 - 50 меридиональных рядов, реснички длинные, тонкие. Вакуоль с конкрециями продолговатая, находится

в передней трети тела. Макронуклеус колбасовидной формы слегка изогнут, микронуклеус круглый, тесно прижат к макронуклеусу в изгибе.

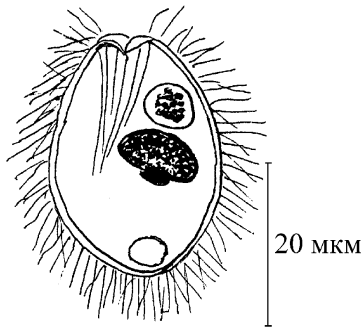


Рис. 21. *Holophryoides macrotricha*

*H. macrotricha* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки. Питается мелкими пищевыми частицами.

*H. macrotricha* широко распространена у лошадей. Нами обнаружена у куланов Барсакельмеса (пробы № 68, 371, 406).

*H. macrotricha* описана Стрелковым (1939).

**18. *Paraisotrichopsis composita*** Gass., 1918. (отр. Entodiniomorpha, сем. Vuetschliidae) (рис. 22).

Длина  $46,8 \pm 1,8$  (35 - 61) мкм, ширина  $39,7 \pm 1,2$  (28 - 55) мкм. Отношение длины к ширине  $1,18 \pm 0,06$  (1,11 - 1,25). Тело овальное, постоянной формы, в сечении почти округлое. Тело разделяется на две части желобком, проходящим по одной стороне. Цитостом с короткой глоткой расположен в начале желобка. Ресничный покров состоит из 65 - 70 меридиональных рядов и покрывает все тело инфузории, за исключением желобка. Вытянутой формы вакуоль с конкрециями расположена в передней трети тела. Макронуклеус овальный, с легким перехватом посередине, рядом с ним - микронуклеус. Цитоплазма заполнена мелкими, почти одинаковыми по размеру пищевыми частичками.

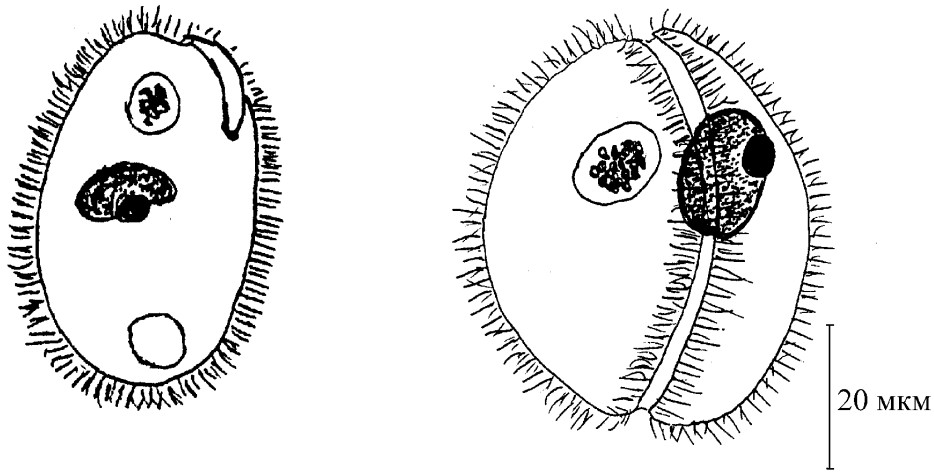


Рис. 22. *Paraisotrichopsis composita*: слева - из лошади (по Гассовскому, 1918), справа - из кулана.

*P. composita* из кулана по форме тела отличается от описанных Гассовским (1918) и Стрелковым (1939) инфузорий. Из данных Гассовского следует, что *P. composita* имеет удлинённую форму тела: отношение длины к ширине равно 1,4. Тогда как у *P. composita* из кулана отношение длины к ширине равно 1,2. Стрелков (1939), описывая *P. composita*, отмечает, что тело инфузории сплющено с боков, и "желобок проходит по его ребру". По нашим наблюдениям, инфузории данного вида из кулана не сплюснуты с боков и имеют почти шаровидную форму.

*P. composita* обитает в большой ободочной кишке. Питается мелкими пищевыми частицами и бактериями.

*P. composita* встречается у лошадей. Нами найдена у куланов Барсакельмеса (пробы № 371, 388, 406, 438, 483).

*P. composita* описана Гассовским (1918).

**19. *Polymorphella ampulla*** (Dogiel), 1929. (отр. Entodiniomorpha, сем. Vuetschliidae) (рис. 23).

Длина  $31,0 \pm 1,8$  (18 - 41) мкм, ширина  $18,9 \pm 1,1$  (11 - 25) мкм. Отношение длины тела к ширине  $1,64 \pm 0,04$  (1,60 - 1,72). Тело сократимое, округлое в сечении, каплевидное, передний узкий конец слегка изогнут на бок. Цитостом апикальный, маленький, ведет в короткую глотку. Передняя

зона длинных ресничек занимает около одной трети поверхности тела. Сильно развит аборальный пучок ресничек. Вакуоль с конкрециями веретеновидной формы расположена периферически у заднего края передней ресничной зоны. Макронуклеус короткий, овальный, с прижатым посередине микронуклеусом.

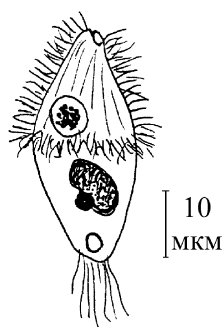


Рис. 23. *Polymorphella ampulla*

*P. ampulla* обитает во всех отделах толстого кишечника. Питается бактериями, иногда поедает мелкие пищевые частицы.

*P. ampulla* широко распространена у лошадей, встречена у осла. Нами обнаружена у куланов Барсакельмеса (пробы № 406, 438, 472, 474, 475, 479, 481, 483).

*Polymorphella ampulla* была описана Догелем (1929) как *Polymorpha ampulla*. Хсиунг (Hsiung, 1936) описал похожих инфузорий из лошадей в Китае как *Polymorpha pellucida*, позже эти виды были сведены в синонимы (Стрелков, 1939). Стрелков (1939) относил *P. ampulla* к роду *Blepharoprosthium*, однако в работе Корлисса (Corliss, 1960) подтверждена самостоятельность рода данной инфузории и предложено замещающее название *Polymorphella* в связи с тем, что родовое название *Polymorpha* было в зоологии уже дважды использовано ранее - для вида фораминифер и вида бабочек (Aeschl, 2001). Тем не менее, до последнего времени в работах разных ученых можно встретить название *Blepharoprosthium ampulla* (Ozeki и др., 1973; Ike и др., 1983; Корнилова, 1987 а, б, 1995; Ito и др., 1996).

**20. *Sulcoarcus pellucidulus*** Hsiung, 1935 (отр. Entodiniomorphida, сем. Buetschliidae) (рис. 24).

Длина  $36,8 \pm 0,9$  (32 - 45) мкм, ширина  $27,7 \pm 0,8$  (23 - 35) мкм. Отношение длины к ширине  $1,33 \pm 0,04$  (1,29 - 1,39). Сплюснутое с боков тело асимметрично, суживается кзади и наиболее широко в передней трети. По переднему краю тела тянется широкий желобок, на одном ребре тела спускающийся несколько более кзади (до  $1/3$  длины тела), чем на другом. С одной стороны желобок отграничен крыловидным выростом. На том краю желобка, который спускается более кзади, расположен маленький цитостом, и здесь же находится вытянутая вакуоль с конкрециями. Сразу позади нее сократительная вакуоль. Ресничный покров редуцирован и сосредоточен в следующих областях тела: наиболее мощно он развит в области желобка, где по обоим краям тянутся два ряда ресничек, и на дне лежит третий ряд, спускающийся к ротовому отверстию; пучок аборальных ресничек вокруг анальной трубки, широкой и занимающей терминальное положение; дуга ресничек, проходящая на стороне, противоположной от ротового отверстия, два пучка ресничек, расположенных один за другим сзади от цитостома. Остальное тело голое. Макронуклеус яйцевидной формы (один конец сужен) с прижатым к суженному концу микронуклеусом.

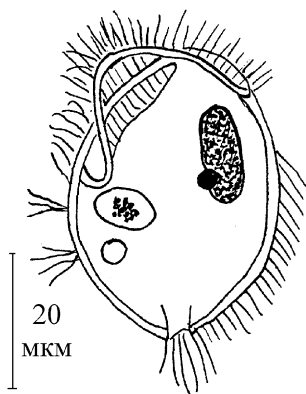


Рис. 24. *Sulcoarcus pellucidulus*

*S. pellucidulus* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки, питается мелкими пищевыми частицами и бактериями.

*S. pellucidulus* найден у мулов, лошадей, у осла. Нами обнаружен у кулана Барсакельмеса (проба № 69).

*S. pellucidulus* описан Хсиунгом (Hsiung, 1935) в китайских мулах.

**21. *Blepharocorys jubata*** Bundle, 1895 (отр. Entodiniomorpha, сем. Blepharocorythidae) (рис. 25)

Длина  $48,1 \pm 1,1$  (38 - 56) мкм, ширина  $22,2 \pm 0,9$  (18 - 26) мкм. Отношение длины к ширине  $2,17 \pm 0,3$  (2,11 - 2,20) Тело вытянуто в длину, вентральная сторона (на которую смещен цитостом) слегка вогнута, дорзальная - выпуклая. Тело сплющено с боков, глотка загибается на дорзальную сторону (признак, характерный для всех *Blepharocorys*). Наибольшая ширина тела - в передней трети. Фронтальный вырост (Гассовский (1918) называл его "лобной шляпкой", другие авторы - "шлемом", "теменным выростом") слева и сзади отграничивает вестибулум (обширную ротовую полость). Фронтальный вырост у основания сужен и изгибается вентрально. Вентральной край ротовой полости выдается острием вперед (вентральная губа вестибулума). Глотка короткая, с ресничками внутри. Сократительная вакуоль лежит вентрально от анальной трубки. Дорзальная зона ресничек в виде короткого ряда расположена у основания фронтального выроста. Вокруг рта у основания вентральной губы проходит оральная дуга ресничек от одного края буккальной полости до другого. Небольшая анальная лопасть отделена от тела кривой бороздкой, в ней сидят реснички аборального ряда. Дорзально от этого ряда ресничек открывается наружу анальная трубка. При импрегнации серебром хорошо видны длинные кинеты буккальной зоны. Кинеты дорзальной зоны ресничек, оральной дуги ресничек, каудального пучка тонкие, часто расположенные, не выходят за пределы реснич-



ных зон. Макронуклеус коротко-овальной формы лежит справа от глотки, к нему тесно прижат микронуклеус.

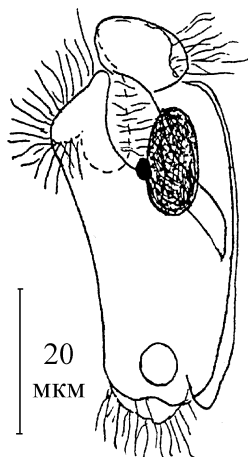


Рис. 25. *Blepharocorys jubata*

*B. jubata* живет в слепой кишке и в вентральном отделе большой ободочной кишки, иногда встречается в других отделах толстого кишечника. Питается мелкими пищевыми частицами, бактериями.

*B. jubata* встречена у многих лошадей, а также в зебре. Найдена нами у 3,8% куланов Барсакельмеса.

*B. jubata* описана Бундле (Bundle, 1895).

**22. *Blepharocorys curvigula*** Gass. 1918 (отр. Entodiniomorpha, сем. Blepharocorythidae) (рис. 26)

Длина  $64,8 \pm 1,3$  (56,0 - 78,8) мкм, ширина  $27,9 \pm 0,5$  (23,3 - 33,7). Отношение длины к ширине  $2,32 \pm 0,03$  (2,30 - 2,34). У *B. curvigula* из лошадей длина тела  $87,8 \pm 0,9$  (64 - 103) мкм, ширина  $40,1 \pm 0,6$  (29,2 - 47,8) мкм, отношение длины к ширине  $2,29 \pm 0,22$  (1,81 - 2,67). У лошадей данная инфузория считается наиболее крупной из всех *Blepharocorys*. У куланов крупные *B. curvigula* (до 100 мкм в длину и до 50 мкм в ширину) встречены нами единично.

Тело вытянуто в длину, слабо сужено кзади. Вентральная сторона слегка вогнута, дорзальная слегка выпуклая. Широкий фронтальный вырост сильно выдается вперед и имеет ромбоидальную форму с острым вен-

тральным углом и закругленным дорзальным. Слева на этом выросте имеется бороздка, в которой сидят реснички дорзальной зоны. Фронтальный вырост отграничивает слева вестибулум. Цитостом расположен вентрально от фронтального выроста и окружен дугой ресничек. Вестибулум мешковидный, помещается с правой стороны тела, выстлан ресничками. Влево от него отходит длинная глотка, доходящая до середины тела, загибающаяся на вентральную сторону и образующая петлю.

Задняя зона ресничек залегает в бороздке в виде поперечного ряда. Этой бороздкой отделяется анальная пластинка от остального тела. На вентральной стороне реснички загибаются на правую сторону. Анальная трубка открывается наружу дорзально от анальной пластинки. Сократительная вакуоль лежит вентрально от анальной трубки. Макронуклеус короткий, овальной формы, занимает дорзальное положение справа от вестибулума. Макронуклеус плотно прижат к вентральной поверхности макронуклеуса.

*B. curvigula* представлена у кулана двумя формами - *B. curvigula f. curvigula* и *B. curvigula f. cirrata*. Характерный признак формы *B. curvigula f. cirrata* - наличие длинной щетинкоподобной цирри, направленной назад.

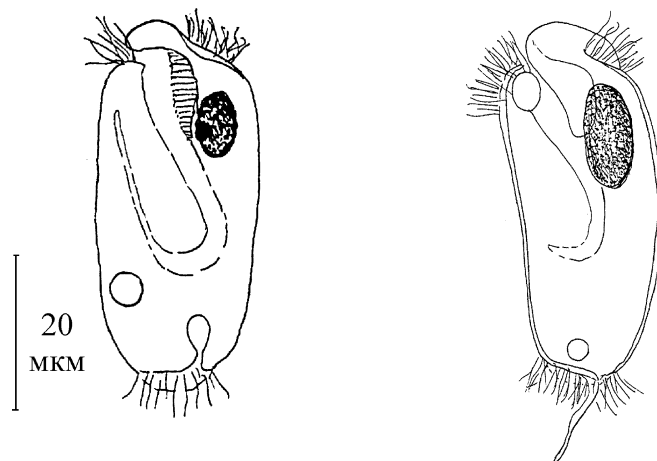


Рис. 26. *Blepharocorys curvigula* (слева - *f. curvigula*, справа - *f. cirrata*)

*B. curvigula* живет в дорзальном отделе большой ободочной кишки, питается мелкими пищевыми частицами, бактериями.

*B. curvigula* очень распространенная инфузория у лошадей, встречается у ослов и зебры. Нами найдены: *B. curvigula f. curvigula* у 64 - 75% всех обследованных куланов, *B. curvigula f. cirrata* у куланов Барсакельмеса (пробы № 371, 388, 406, 413, 483) и Капчагая (пробы № 309, 323, 331).

*B. curvigula* описана Гассовским (1918). Стрелков (1939) выделил формы *B. curvigula f. curvigula* и *B. curvigula f. cirrata*.

**23. *Blepharocorys cardionucleata* Hsiung, 1930.** (отр. Entodiniomorpha, сем. Blepharocorythidae) (рис. 27)

Длина  $50,5 \pm 1,1$  (41 - 63) мкм, ширина  $20,4 \pm 0,6$  (20 - 25) мкм. Отношение длины к ширине  $2,47 \pm 0,03$  (2,05 - 2,58). Морфологически вид близок к *B. curvigula*. Фронтальный вырост меньше выдается вперед и несколько приплюснут спереди. Вестибулум развит слабее, плавно переходит в длинную глотку, загибающуюся на вентральную сторону.

Характерный признак *B. cardionucleata*, отмеченный в названии инфузории, - треугольная ("сердцевидная") форма макронуклеуса. Основанием макронуклеуса направлен вперед и лежит справа от передней части глотки. К нему с дорзальной стороны прижат маленький микронуклеус.

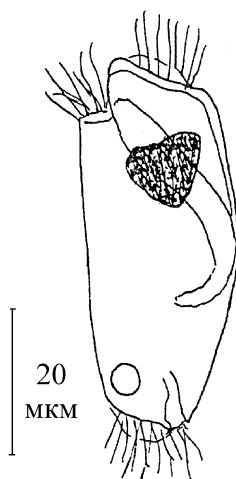


Рис. 27. *Blepharocorys cardionucleata*

*B. cardionucleata* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки, питается мелкими пищевыми частицами и бактериями.

*B. cardionucleata* в лошадях встречается редко. Нами обнаружена у 6,1% куланов Барсакельмеса, 4,3% куланов Капчагайского хозяйства

*B. cardionucleata* впервые была найдена Хсиунгом (Hsiung, 1930 б).

**24. *Blepharocorys angusta* Gass., 1918.** (отр. Entodiniomorpha, сем. Blepharocorythidae) (рис. 28)

Длина  $64,3 \pm 1,1$  (54 - 79) мкм, ширина  $20,2 \pm 0,6$  (18 - 25) мкм. Отношение длины к ширине  $3,19 \pm (3,00 - 3,22)$ . Тело сильно вытянуто в длину и сужено кзади. Наибольшая ширина тела - у основания фронтального выроста. Фронтальный вырост выдается вперед в виде тонкой треугольной пластинки, вогнутой с вентральной стороны и выпуклой с дорзальной. Таким образом, заостренная вершина фронтального выроста загибается на вентральную сторону. У основания фронтального выроста расположена короткая дуга дорзальных ресничек. Околоротовые реснички окружают цитостом, ведущий в слабо развитый вестибулум с ресничками. От него отходит к дорзальной стороне, слегка загибаясь вентрально, длинная глотка, заходящая значительно дальше середины тела. Аборальные реснички расположены в бороздке слева на заднем конце тела. Эта бороздка отграничивает анальную пластинку, дорзально от которой открывается наружу цитопрокт. Рядом, вентрально от цитопракта лежит сократительная вакуоль. Овальный макронуклеус с микронуклеусом, прижатым к его дорзальному краю, занимает вентральное положение рядом с передним концом глотки.

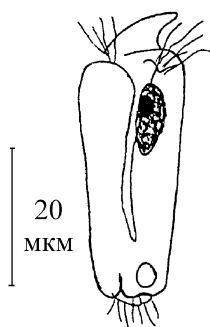


Рис. 28. *Blepharocorys angusta*

*B. angusta* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки. Питается мелкими частицами пищи и бактериями.

*B. angusta* - широко распространенный вид. Встречен у лошадей (до 100%), в ослах и в зебре. Найден нами у 33 - 47% всех обследованных куланов.

*B. angusta* описана Гассовским (1918).

**25. *Blepharocorys valvata*** (Fiorent.), 1890. (отр. Entodiniomorpha, сем. Blepharocorythidae) (рис. 29)

Длина  $31,8 \pm 0,6$  (26 - 43) мкм, ширина  $14,3 \pm 0,3$  (12 - 19) мкм. Отношение длины к ширине  $2,22 \pm 0,04$  (2,17 - 2,26). Тело вытянуто в длину, сужено кзади. Дорзальная сторона плоская, вентральная выпуклая. Наибольшая ширина тела - у основания фронтального выроста. Фронтальный вырост выдается вперед в виде треугольника с широким основанием и с выпуклой дорзальной стороной. В основании фронтального выроста лежит желобок с дугой ресничек. Околоротовые реснички окружают цитостом по вентральному краю. Цитостом небольшой, ведет в слабо развитый вестибулум, плавно переходящий в глотку. Глотка, подходя к дорзальному краю тела, слегка загибается вентрально. На заднем конце тела аборальный пучок ресничек занимает дорзальное положение, дорзально от анальной трубки, также открывающейся на дорзальную сторону. Постанальный выступ развит слабо. Сократительная вакуоль лежит вентрально от анальной трубки. Макронуклеус короткий, овальный, расположен справа от верхнего края глотки, микронуклеус прижат к макронуклеусу с вентральной стороны.

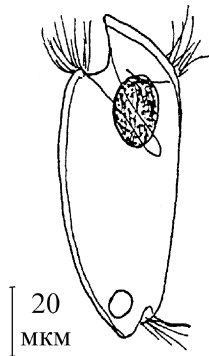


Рис. 29. *Blepharocorys valvata*

*B. valvata* живет в дорзальном отделе большой ободочной кишки, питается бактериями и мелкими частицами пищи.

*B. valvata* встречается у лошадей часто. Нами была найдена у куланов Барсакельмеса (проба № 101, 102), Капчагая (пробы № 339, 342) и Алма-Атинского зоопарка (проба № 352).

*B. valvata* была описана Фиорентини (Fiorentini, 1890) как *Entodinium*. Бундле (Bundle, 1895) отнес ее к *Blepharocorys*.

**26. *Blepharocorys microcorys* Gass., 1918.** (отр. Entodiniomorpha, сем. Blepharocorythidae) (рис. 30)

Длина  $64,8 \pm 1,4$  (45 - 80) мкм, ширина  $29,1 \pm 0,8$  (20 - 36) мкм. Отношение длины к ширине  $2,22 \pm 0,02$  (2,20 - 2,25). Тело плоское на дорзальной стороне и выпуклое на вентральной. Наибольшая ширина наблюдается в середине тела. Фронтальный вырост узкий, заостренный на вершине, может варьировать по форме, иногда с перехватом у основания. Обычно фронтальный вырост очень узкий, но в редких случаях его основание доходит своим дорзальным углом до дорзального края тела. У основания фронтального выроста дорзально (изредка с правой стороны) в особой бороздке находится короткая дуга ресничек. Цитостом значительно шире, чем у предыдущего вида, окружен с вентральной стороны дугой околоротовых ресничек и ведет в широкий, хорошо развитый вестибулум с ресничками внутри. От него к дорзальному краю отходит глотка. Аборальный пучок

ресничек занимает дорзальное положение справа. Дорзально расположена и анальная трубка, кзади от пучка ресничек. Постанальный вырост сильно развит. Сократительная вакуоль лежит вентрально от анальной трубки. Макронуклеус бобовидной формы расположен дорзально от вестибулума. У передне-верхнего конца макронуклеуса в углублении находится микронуклеус.

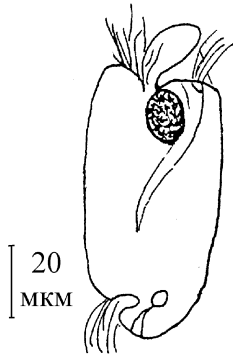


Рис. 30. *Blepharocorys microcorys*

*B. microcorys* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки. Питается бактериями, крахмальными зёрнами, пищевыми частицами разного размера.

*B. microcorys* найден у лошадей (до 80%), ослов. Нами встречен у 18 - 30% куланов Барсакельмеса, Капчагая и Аскании-Нова.

*B. microcorys* описан Гассовским (1918). Хсиунг (Hsiung, 1930 б) предложил свести в синонимику *B. microcorys* и *B. valvata*. В работе Стрелкова (1939) был подтвержден статус самостоятельного вида *B. microcorys*.

**27. *Charonnautes equi* (Hsiung), 1939.** (отр. Entodiniomorpha, сем. Blepharocorythidae (рис. 31).

Длина  $35,6 \pm 0,8$  (28 - 45) мкм, ширина  $13,2 \pm 0,6$  (11 - 16) мкм. Отношение длины к ширине  $2,70 \pm 0,08$  (2,54 - 2,81). Тело симметричное, в поперечном сечении округлое, сильно вытянуто в длину. Спереди тело заострено и продолжается в слабо выраженный фронтальный вырост, сзади тупо закруглено. Наибольшая ширина - посередине тела. Цитостом распо-

ложен неподалеку от переднего конца тела в околоротовом углублении. Околоротовое углубление имеет овальную форму и ведет в небольшую, направленную назад глотку с ресничками. Вокруг рта расположены три группы ресничек: один небольшой пучок (теменной) занимает терминальное положение на дорзальной стороне переднего конца тела, два других ряда ресничек спускаются симметрично по обеим сторонам от цитостома кзади. На заднем конце тела реснички разбиты на два боковых пучка, между которыми терминально открывается наружу короткий цитопрокт. Оба пучка ресничек выходят из небольших углублений по бокам тела. Сократительная вакуоль на заднем конце тела около анальной трубки. Макронуклеус маленький, вытянутый в длину, не занимает фиксированного положения, но чаще располагается в задней части тела. Микронуклеус лежит рядом с макронуклеусом.

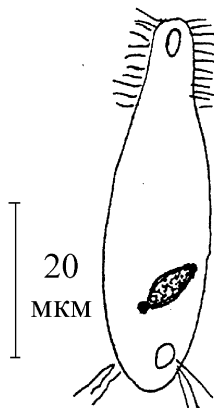


Рис. 31. *Charonnautes equi*

*C. equi* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки. Питается мелкими пищевыми частицами.

*C. equi* встречен в лошадях. Нами найден у куланов Барсакельмеса (пробы № 53, 54, 56, 62, 95).

*C. equi* был открыт Хсиунгом (Hsiung, 1930 а, б) и описан сначала в составе рода *Charon* Jameson, 1925. Однако это родовое наименование ранее уже было присвоено паукообразному, поэтому для инфузории было предложено родовое название *Charonina* Strand, 1928. В дальнейшем Хси-



унг (Hsiung, 1936) использовал имя *Charonina equi*. Стрелков (1939) переименовал *Charonina equi* в *Charonnautes equi*. Это наименование соответствует каталогу Э. Эшт (Aesch, 2001).

**28. *Circodinium minimum*** (Gass.), 1918. (отр. Entodiniomorpha, сем. Vlepharocorythidae) (рис. 32).

Длина  $36,2 \pm 0,6$  (30 - 43) мкм, ширина  $29,4 \pm 0,4$  (24 - 35) мкм. Отношение длины к ширине  $1,23 \pm 0,02$  (1,21 - 1,26). Тело шлемовидное, на заднем конце оттянуто в хвостовой (каудальный) отросток с цирри, выступающей на его вершине. Передняя дорзальная ресничная дуга занимает терминальное положение и смещена несколько на вентральную сторону. Дорзальная дуга у основания каудального отростка смещена влево. Реснички адоральной зоны расположены посередине тела, направлены назад. Около них выдается плазматическая пластинка. Цитостом ведет в объемистую глотку, направленную вперед. Макронуклеус овальной формы расположен в центре тела дорзально от глотки. Микронуклеус прижат к нему со дорзальной стороны. Сократительная вакуоль лежит в основании каудального выроста.

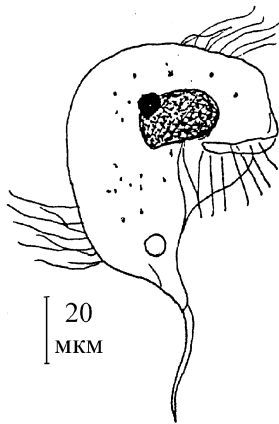


Рис. 32. *Circodinium minimum*

*C. minimum* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки. Питается мелкими растительными частицами и бактериями.

*C. minimum* - распространенный вид у лошадей, был найден у мулов. Нами встречен у 43% куланов.

*C. minimum* был описан Гассовским (1918) как *Triadinium minimum*. Вольска (Wolska, 1971) переописала этот вид как *Circodinium minimum*.

**29. *Ochoterenaiia appendiculata* Chavarria, 1933.** (отр. Entodiniomorpha, сем. Vlepharocorythidae) (рис. 33).

Длина  $62,2 \pm 1,2$  (53 - 76) мкм, ширина  $28,5 \pm 0,8$  (23 - 36) мкм. Отношение длины к ширине  $2,18 \pm 0,06$  (2,11 - 2,30) Тело вытянуто в длину, имеет почти прямой вентральный край и выпуклый дорзальный. По вентральному краю тянется отграниченное от остального тела продольное ребро. Фронтальный вырост сильно развит, загнут вентрально над цитостомом, слева выпуклый, справа вогнут и образует левую стенку вестибулума. У основания фронтального выроста дорзально с левой стороны расположена довольно длинная дуга ресничек. Широкий цитостом окружен с вентральной стороны дугой околоротовых ресничек и ведет в обширную ротовую полость, выстланную ресничками. Вестибулум направлен косо к дорзальной стороне тела, где от него отходит трубчатая глотка. Глотка тянется вдоль дорзального края тела, за середину. На заднем конце тела вентрально от широкой анальной трубки на особом пальцевидном выросте (вентральном отростке) помещается небольшой пучок ресничек. На дорзальной стороне тела справа тянется продольный ряд аборальных ресничек, основания которых слева прикрыты тонкой анальной лопастью. Между анальной лопастью и анальной трубкой заметна небольшая вырезка. Сократительная вакуоль смещена к вентральному краю тела в область основания вентрального отростка. Макронуклеус удлиненной формы с закругленными концами прижимается к глотке вентрально от нее и справа от вестибулума. Маленький микронуклеус лежит посередине макронуклеуса с дорзальной стороны.

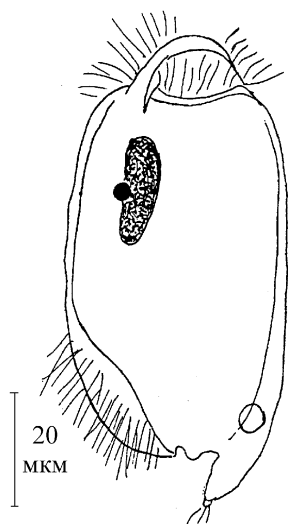


Рис. 33. *Ochoterenaia appendiculata*

*O. appendiculata* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки. Питается пищевыми частицами разного размера, бактериями.

*O. appendiculata* часто встречается в лошадях. Нами найден у 8% куланов Барсакельмеса, у куланов Капчагая (пробы № 333, 344, 347) и Аскании-Нова (пробы № 223, 225, 246, 228).

*O. appendiculata* была найдена Чаварриа у мексиканских лошадей (Chavarria, 1933) и описана как представитель нового рода *Ochoterenaia*. Стрелков (1939) переместил этот вид в род *Blepharocorys*. До недавнего времени исследователи в разных странах использовали оба названия (Wolska, 1966 б; Корнилова, 1995, 2002 а; Lynn, Small, 2000). В каталоге Э. Эшт (Aesch, 2001) принято наименование данной инфузории - *Ochoterenaia. appendiculata*.

**30. *Cycloposthium bipalmatum*** (Fiorent.), 1890. (отр. Entodiniomorphida, сем. Cycloposthiidae) (рис. 34).

Длина  $99,6 \pm 1,4$  (76 - 118) мкм, ширина  $46,8 \pm 0,5$  (38 - 55) мкм. Отношение длины к ширине  $2,13 \pm 0,09$  (2,00 - 2,24). Тело сплющено с боков, прямоугольное, слегка сужено кзади, плоское на вентральной стороне и немного выпуклое на дорзальной. Позади каудальных пучков тело закругляется, образуя короткий, слабо выраженный хвостовой (каудальный)

отдел. Адоральная зона цирри расположена терминально, втягивается внутрь. У *C. bipalmatum*, как и у остальных видов данного рода, имеется мощный кортекс. В его состав входит хорошо развитый скелет, состоящий из двух желобообразных пластинок, смыкающихся на вентральной стороне и на левой стороне ближе к дорзальному краю тела. Дорзальные края пластинок изнутри скреплены продольной "скелетной лентой" ("leiste"). Скелетные пластинки заходят в хвост в виде коротких закругленных лопастей. Макронуклеус расположен дорзально от скелетной ленты и загибается вправо, не доходя до переднего конца тела примерно на 1/4 длины тела. Маленький округлый микронуклеус прижат в углублении слева посередине макронуклеуса. Продольный ряд из 4 - 5 сократительных вакуолей лежит вентрально от скелетной ленты, параллельно ей.

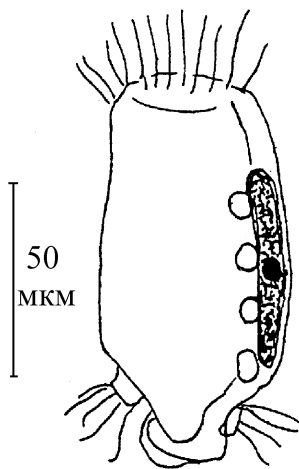


Рис. 34. *Cycloposthium bipalmatum*

*C. bipalmatum* обитает в слепой кишке и в вентральном отделе большой ободочной кишки. Питается мелкими растительными частичками, крахмальными зёрнами.

*C. bipalmatum* встречается часто в лошадях, ослах. Нами найден у 31 - 100% куланов.

*C. bipalmatum* был описан Фиорентини (Fiorentini, 1890) как *Entodinium bipalmatum*, Бундле (Bundle, 1895) отнес его к *Cycloposthium*.

**31. *Cycloposthium edentatum*** Strelk., 1928. (отр. Entodiniomorpha, сем. Cycloposthiidae) (рис. 35, 36)

Длина  $162,3 \pm 1,6$  (132 - 196) мкм, ширина  $79,2 \pm 1,2$  (69 - 92) мкм. Отношение длины к ширине  $2,05 \pm 0,08$  (1,95 - 2,18). Тело прямоугольной формы, сплющено с боков, резко сужается за каудальными пучками, затем сразу расширяется в подковообразный хвостовой (каудальный) отросток. Концы "подковы" направлены вперед, причем дорзальный конец смещен несколько кзади по сравнению с вентральным. Передний край тела слегка закруглен. Адоральная зона цирри расположена терминально, обычно втянута внутрь. Выпячиваясь, создает визуальный образ "волосатой головы". Скелетные пластинки заходят в хвостовой отдел двумя длинными лопастями. Макронуклеус вытянут вдоль дорзального края тела, косо срезан и заострен на заднем конце на уровне дорзального каудального пучка. Передний конец макронуклеуса загнут крючком направо, при этом он не достигает до переднего края тела на 20 - 25% длины тела. Длина загнутой части макронуклеуса составляет 15 - 25% длины дорзальной части макронуклеуса до загиба. Микронуклеус эллипсоидальной формы лежит в углублении слева от макронуклеуса. Расстояние от загиба на переднем конце макронуклеуса до микронуклеуса составляет 30 - 35% длины дорзальной части макронуклеуса. Ряд сократительных вакуолей (5 - 7) тянется вентрально от скелетной ленты. Крупные растительные волокна могут деформировать пластичный каудальный отросток.

*C. edentatum* обитает в слепой кишке и в вентральном отделе большой ободочной кишки. Питается крупными растительными частицами, волокнами.

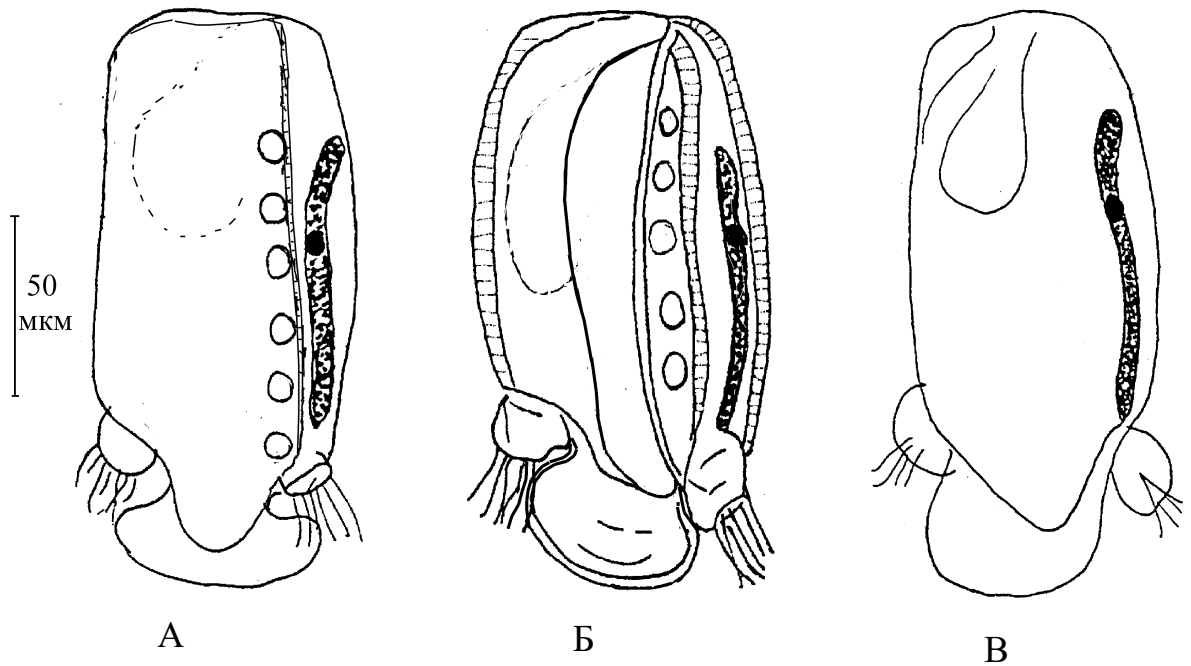


Рис. 35. *Cycloposthium edentatum* ( А - *f. edentatum*, Б - *f. scutigerum*, В - *f. laticaudatum*)

*Cycloposthium edentatum* включает формы: *f. edentatum*, *f. scutigerum*, *f. laticaudatum* (рис. 35 В) и *f. gigas* (рис. 36).

*C. edentatum f. scutigerum* (рис. 35 А) отличается от *C. edentatum f. edentatum* (рис. 35 Б) особым выростом на левой пластинке скелета, начинающимся в области сократительных вакуолей и продолжающимся в дополнительную широкую тонкую пластинку, расположенную параллельно поверхности тела. Сформированный таким образом щит спереди косо срезан, сзади заострен, дорзальной стороной срастается со скелетной лентой. Ширина щита не превышает 55% ширины тела. С внутренней стороны к щиту прилегает узкий участок эктоплазмы, ограниченный с вентральной стороны загибающейся левой пластинкой, с дорзальной - скелетной лентой. В этом участке расположены продольным рядом 5 - 6 сократительных вакуолей, выводные каналцы которых открываются на поверхности щита. Стрелков (1939) наблюдал переходные формы между *f. edentatum* и *f. scutigerum*, мы у куланов встретили типичных представителей *f. scutigerum*.

*C. edentatum f. laticaudatum* отличается от *C. edentatum f. edentatum* устройством каудального отдела: тело лишь очень незначительно сужается в основании широкого, закругленного хвостового отростка.

*Cycloposthium edentatum f. gigas* (рис. 36) отличается от *C. edentatum f. edentatum* формой макронуклеуса и размерами тела. У *f. gigas* макронуклеус загнут крючком вправо (без утолщения), длина загнутой части достигает 25 - 50% длины дорзальной части макронуклеуса. Размеры тела *Cycloposthium edentatum f. gigas* достигают больших величин: длина до 290 мкм, ширина до 170 мкм.

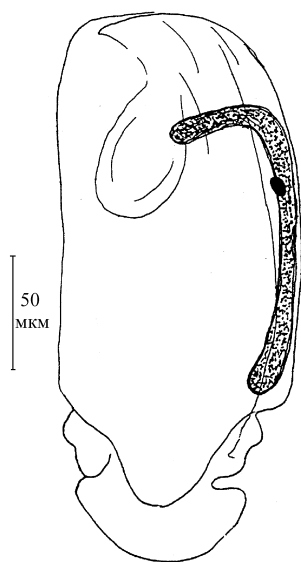


Рис. 36. *Cycloposthium edentatum f. gigas*

*Cycloposthium edentatum* - широко распространенный вид у лошадей, найден и у ослов. У куланов также встречается часто. Наиболее распространенная форма - *Cycloposthium edentatum f. edentatum*: найдена у куланов Барсакельмеса (84% проб), Аскании-Нова (83,3%), Капчагая (95,6%). *Cycloposthium edentatum f. gigas* обнаружена у куланов Барсакельмеса и Капчагая (до 12,5%). Остальные формы встречены единично у куланов Барсакельмеса.

*Cycloposthium edentatum* был описан Стрелковым (1928), позднее этим же автором были выделены формы: *f. gigas* (1929 а), *f. scutigerum* (1929 б), *f. edentatum* и *f. laticaudatum* (1939).

**32. *Cycloposthium scutigerum* Strelk., 1928.** (отр. Entodiniomorpha, сем. Cycloposthiidae) (рис. 37).

Длина  $198,8 \pm 2,8$  (130 - 276) мкм, ширина  $86,4 \pm 1,6$  (54 - 120) мкм. Отношение длины к ширине  $2,30 \pm 0,08$  (2,18 - 2,45) Формой тела *C. scutigerum* напоминает *C. edentatum*, но хвостовой отдел *C. scutigerum* выглядит изогнутым на дорзальную сторону. Основная особенность данного вида - сильное развитие щита, похожего на щит *C. edentatum f. scutigerum*. Ширина щита *C. scutigerum* составляет 50 - 75% ширины тела инфузории. Дорзальным краем щит прикрепляется к широкой, тонкой скелетной ленте, которая срастается с одной стороны со щитом, с другой - с правой пластинкой кортекса, отграничивая тем самым желобообразное пространство между дорзальными краями скелетных пластинок. Макронуклеус загнут на переднем конце направо. Загнутая часть по длине не превышает 20 - 25% длины дорзальной части макронуклеуса. Микронуклеус прилегает к макронуклеусу. Расстояние от загиба на переднем конце макронуклеуса до микронуклеуса составляет 30 - 35% длины дорзальной части макронуклеуса. Продольный ряд из 5 - 6 сократительных вакуолей помещается в участке эктоплазмы, прилегающей изнутри к щиту.



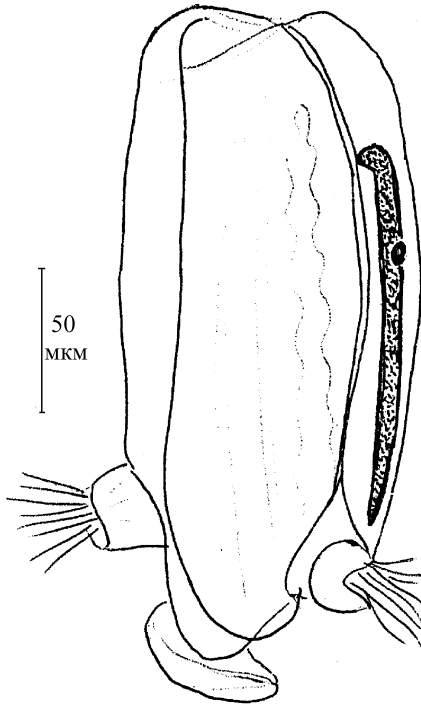


Рис. 37. *Cycloposthium scutigerum*

*C. scutigerum* обитает в слепой кишке и в вентральном отделе большой ободочной кишки. Питается крупными растительными волокнами.

*C. scutigerum* широко встречается у лошадей. У куланов найден нами на Барсакельмесе (пробы № 58, 65, 111) и в Капчагае (пробы № 328, 346).

*C. scutigerum* описан Стрелковым (1928).

**33. *Cycloposthium hemioni* Kornilova, 2001.** (отр. Entodiniomorpha, сем. Cycloposthiidae) (рис. 38)

Длина  $188,4 \pm 2,4$  (136 - 240) мкм. Ширина  $98,4 \pm 1,8$  (74 - 122). Отношение длины к ширине  $1,91 \pm 0,05$  (1,83 - 1,97). Тело вытянуто в длину и сплющено с боков. Две широкие пластины скелета охватывают все тело, за исключением области адоральной зоны и хвостового отростка. Ресничный покров сконцентрирован около цитостома, образуя адоральную зону, способную втягиваться внутрь тела. Каудальные пучки цирри расположены асимметрично в виде коротких дуг. Дорзальный пучок отодвинут кзади по сравнению с вентральным. От ротового отверстия отходит глотка, тянущая-

ся вдоль тела и укрепленная фибриллами. Цитопрокт открывается наружу сразу за вентральным каудальным пучком. Подковообразный каудальный отросток ясно выражен, перехват в его основании довольно широкий. Концы "подковы" расположены симметрично и вплотную приближены к каудальным пучкам. Макронуклеус вытянут вдоль дорзального края почти до основания каудального отростка, на переднем конце вентрально загнут под прямым углом, образуя мощное булавовидное утолщение. Длина этой булавовидной части макронуклеуса обычно составляет 36 - 41% (иногда достигает 50%) длины дорзальной части макронуклеуса. На заднем конце макронуклеус немного изогнут и заострен. Овальный микронуклеус лежит в углублении слева, чуть выше середины дорзального отдела макронуклеуса. Продольный ряд сократительных вакуолей (обычно 5) расположен вентрально от ядра.

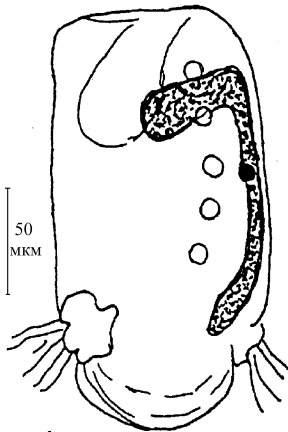


Рис. 38. *Cycloposthium hemioni*

*C. hemioni* обитает в вентральном отделе большой ободочной кишки куланов, составляя до 28% от общего числа инфузорий в данном отделе. Иногда встречается в слепой кишке.

*C. hemioni* найден у 8% куланов Барсакельмеса.

*C. hemioni* был описан как новая форма *Cycloposthium edentatum* f. *hemioni* (Корнилова, 1991). Позже, после дополнительных исследований, был заявлен самостоятельный вид *C. hemioni* (Корнилова, 2001).

**34. *Cycloposthium affine* Strelk., 1929.** (отр. Entodiniomorpha, сем. Cycloposthiidae) (рис. 39)

Длина  $106,9 \pm 2,0$  (83 - 130) мкм, ширина  $48,8 \pm 1,8$  (34 - 61) мкм. Отношение длины к ширине  $2,19 \pm 0,06$  (2,12 - 2,27) Тело сплющено с боков. Туловищный отдел тела сужается кзади, скелет на вентральной стороне редуцирован, сохраняясь только в передней четверти тела. Из-за отсутствия скелета вентральная часть тела впячивается, образуя вогнутую линию края. Позади каудальных пучков тело резко сужается, переходя в короткий, асимметрично расширенный хвостовой отдел. Макронуклеус вытянут в длину, спереди несколько расширен и загнут вправо. Загиб короткий (14 - 25%) длины дорзальной части макронуклеуса. Микронуклеус прижат слева к макронуклеусу у самого загиба. Ряд сократительных вакуолей (4 - 5) расположен вентрально от хорошо выраженной скелетной ленты.

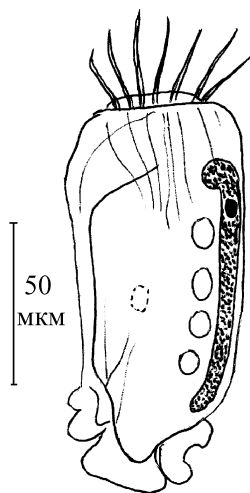


Рис. 39. *Cycloposthium affine*

*C. affine* обитает в слепой кишке и в вентральном отделе большой ободочной кишки, питается мелкими растительными частицами.

*C. affine* встречается в лошадях (редко), ослах. Нами найден у куланов Барсакельмеса (пробы № 17, 53).

*C. affine* описан Стрелковым (1929 а).

**35. *Cycloposthium dentiferum* Gass., 1918.** (отр. Entodiniomorpha, сем. Cycloposthiidae) (рис. 40, 41).

Длина  $161,9 \pm 2,2$  (132 - 195) мкм, ширина  $71,3 \pm 1,7$  (54 - 90) мкм. Отношение длины к ширине  $2,27 \pm 0,08$  (2,16 - 2,44). Тело удлинненное, скелет утончен, особенно в дорзальной части. Характерным признаком *C. dentiferum* является наличие направленного вперед зубовидного отростка на вентральном краю тела. Максимальная толщина скелета приходится на киль в основании зубовидного отростка. Здесь скелетные пластинки плотно соединены. Килевидный выступ может простираться до середины тела. На дорзальной стороне пластинки соединены кутикулярной складкой и слабо развитой скелетной лентой. Узкие боковые лопасти скелетных пластинок глубоко вдаются в каудальный отросток.

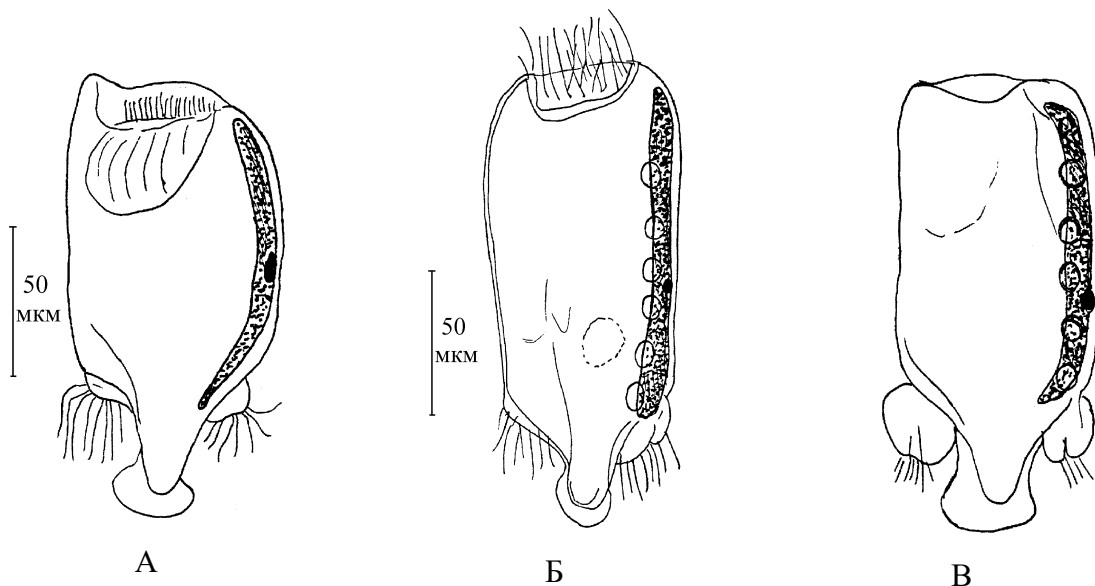


Рис. 40. *Cycloposthium dentiferum* (А - *f. dentiferum*; Б - *f. latidens*; В - *f. deficiens*)

Данный вид у куланов представлен 4 формами: *f. dentiferum*, *f. latidens*, *f. deficiens* и *f. gassovski f. n.*. Зубовидный отросток у *C. dentiferum f. dentiferum* узкий, слабо выдающийся вперед. Ширина "зуба" составляет 10 - 20% ширины тела. Зубовидный отросток у *C. dentiferum f. latidens* широкий, сильно выдается вперед. Его ширина составляет 18 - 36% ширины тела. У *C. dentiferum f. deficiens* зубовидный отросток и скелетный киль полностью редуцированы, тело относительно уже, чем у остальных форм.

По описанию Стрелкова (1939) у типичной формы *C. dentiferum f. dentiferum* каудальный отросток прямой, длинный, слегка расширенный на конце. Макронуклеус прямой или выгнутый на дорзальную сторону, заостренным передним концом достигает переднего края тела. Задний конец макронуклеуса заострен и доходит почти до перехвата в основании каудального отростка. Микронуклеус дорзально прилегает к макронуклеусу примерно посередине. Сократительные вакуоли расположены в один ряд вентрально от ядра. Стрелков выделял формы *f. dentiferum*, *f. latidens* и *f. deficiens* только по степени развития зубовидного отростка при одинаковой форме макронуклеуса, достигающего передним концом до переднего края тела.

Однако по описанию Гассовского (1918) у *C. dentiferum* макронуклеус имеет тупо закругленные концы и не доходит до переднего края тела, оканчиваясь на уровне первой сократительной вакуоли. Задний конец макронуклеуса заканчивается перед основанием дорзального пучка. Кроме того, на рисунке Гассовского дорзальный край каудального отростка *C. dentiferum* изогнут клювовидно на дорзальную сторону.

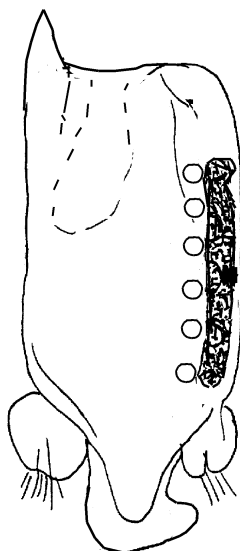


Рис. 41. *C. dentiferum f. gassovski f. n.*

Мы в пробах из куланов находили *C. dentiferum*, соответствующий описанию Гассовского (1918). Вместе с тем, находили формы, соответствующие *f. dentiferum*, *f. latidens* и *f. deficiens* по описанию Стрелкова (1939). Поэтому считаем необходимым выделить форму *C. dentiferum f. gassovski f. n.* (рис. 41), соответствующую исходному описанию *C. dentiferum* Гассовского (1918).

*C. dentiferum* обитает в слепой кишке и в вентральном отделе большой ободочной кишки, питается мелкими и крупными растительными частицами.

*C. dentiferum* часто встречается у лошадей. Нами найден у куланов Барсакельмеса и Капчагая (до 12%).

*C. dentiferum* описан Гассовским (1918). Стрелков (1939) выделил для этого вида подрод *Denticycloposthium*, описал формы *f. latidens* (Стрелков, 1929 а) *f. dentiferum* и *f. deficiens* (Стрелков, 1939). Описанный Хсиунгом (Hsiung, 1930 б) вид *C. corrugatum* был перемещен в *C. dentiferum* как форма *C. dentiferum f. corrugatum*. (Стрелков, 1939). Эта форма не была встречена у куланов. Нами предложена форма *C. dentiferum f. gassovski f. n.*, встреченная у куланов.

36. *Cycloposthium ponomarevi* Kornilova, 2001. (отр. Entodiniomorphida, сем. Cycloposthiidae) (рис. 42).

Длина  $267,2 \pm 3,4$  (200 - 297) мкм, ширина  $119,8 \pm 2,6$  (95 - 133) мкм. Отношение длины к ширине  $2,23 \pm 0,07$  (2,11 - 2,29). Это одна из самых крупных инфузорий рода *Cycloposthium*. Тело прямоугольное, слегка сужено кзади, сплющено с боков. На вентральной стороне переднего конца тела расположен зубовидный отросток. Позади мощных каудальных пучков цирри тело резко сужается, а затем расширяется, образуя подковообразный каудальный отросток, внешне напоминающий шляпку гриба. Обычно каудальный отросток отклонен на вентральную сторону тела. Макронуклеус крупный, удлинненной формы, расположен вдоль дорзальной стороны тела. Макронуклеус на переднем конце загнут под прямым углом на вентральную сторону и булавовидно утолщен. Длина этой булавовидной части макронуклеуса составляет 36 - 45% (иногда достигает 50%) длины дорзальной части макронуклеуса. На заднем конце макронуклеус немного изогнут и заострен. Овальный микронуклеус лежит в углублении слева, примерно посередине дорзального отдела макронуклеуса. Ряд сократительных вакуолей (5 - 7) расположен вентрально от ядра.

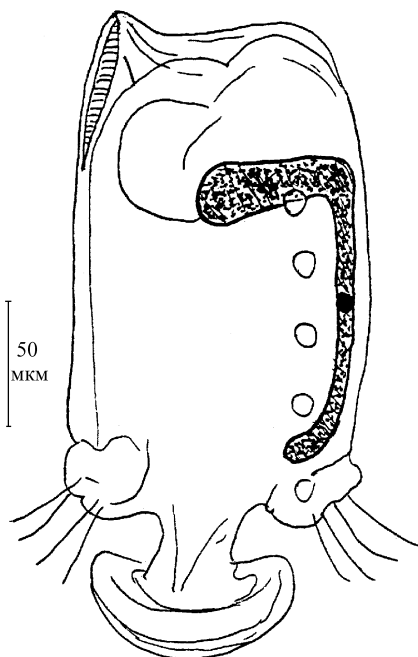


Рис. 42. *Cycloposthium ponomarevi*

*C. ponomarevi* обитает в слепой кишке и вентральном отделе большой ободочной кишки, питается мелкими и крупными растительными частицами.

*C. ponomarevi* найден нами у куланов Барсакельмеса (пробы № 361, 363).

*C. ponomarevi* был описан как форма *Cycloposthium dentiferum f. magnum* (Корнилова, 1991), позже ему был придан статус вида *Cycloposthium ponomarevi* (Корнилова, 2001).

**37. *Cycloposthium plicatocaudatum* Strelk., 1939.** (отр. Entodiniomorphida, сем. Cycloposthiidae) (рис. 43).

Длина  $184,3 \pm 3,0$  (160 - 215) мкм, ширина  $102,9 \pm 2,4$  (88 - 118) мкм. Отношение длины к ширине  $1,79 \pm 0,08$  (1,69 - 1,88). Тело сплющено с боков, прямоугольной формы со слегка выпуклой дорзальной стороной. Позади каудальных дуг цирри тело сужается, образуя мешковидный хвостовой отдел. Дорзальная сторона хвостового отдела собрана в многочисленные поперечные складки (более 14). За счет складок объем инфузории значительно увеличивается при заглатывании ею крупных растительных частиц. Скелетные пластинки неглубоко заходят в каудальный отросток в виде закругленных коротких лопастей. Длинный макронуклеус расположен около дорзального края тела, обоими концами загибаясь на вентральную сторону. Передний загиб на конце утолщен, задний заострен. Микронуклеус прилегает с левой стороны посередине макронуклеуса. Сократительные вакуоли расположены вентрально от макронуклеуса в 2 ряда по 3 - 5 вакуолей в каждом.



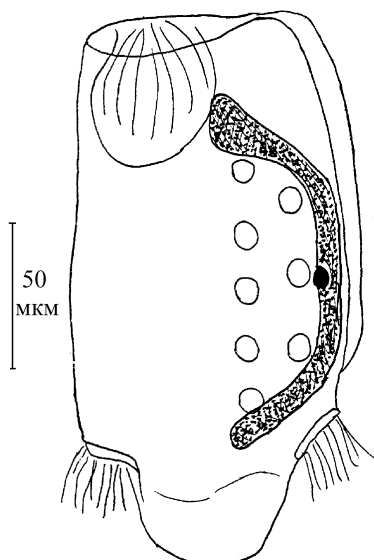


Рис. 43. *Cycloposthium plicatocaudatum*

*C. plicatocaudatum* обитает в слепой кишке и в вентральном отделе большой ободочной кишки. Поедает крупные и мелкие растительные частицы.

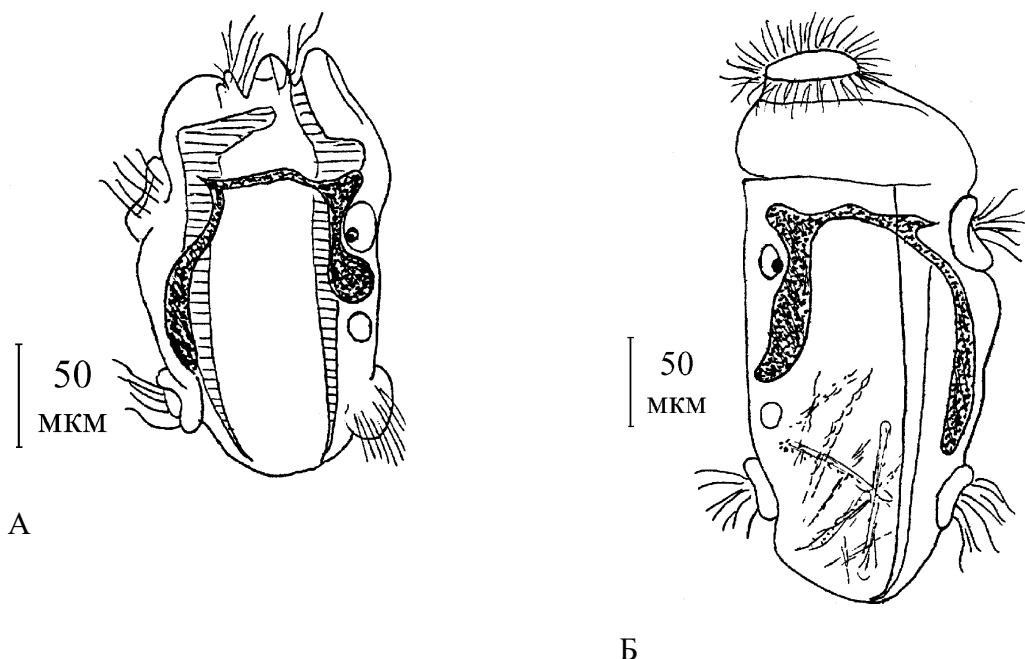
*C. plicatocaudatum* редко встречается у лошадей. Нами обнаружена у куланов Барсакельмеса (пробы № 129, 140).

*C. plicatocaudatum* описана Стрелковым (1939) в составе выделенного им подрода *Dicycloposthium*.

**38. *Tripalmaria dogieli* Gass., 1918.** (отр. Entodiniomorpha, сем. Cycloposthiidae) (рис. 44).

Длина  $152,4 \pm 3,4$  (130 - 178) мкм, ширина  $68,0 \pm 2,1$  (54 - 84) мкм. Отношение длины к ширине  $2,24 \pm 0,07$  (2,12 - 2,41). Тело вытянуто в длину, сплющено с боков, немного сужается кзади и закругляется сразу за каудальными пучками. Наибольшая ширина тела в передней трети сразу за передним пучком. Справа под кутикулой залегает желобообразная скелетная пластинка, занимая всю правую сторону тела и загибаясь на дорзальную сторону. Спереди она немного отступает от края тела, сзади доходит до самого конца. Впереди с пластинкой сочленяется особое пальцевидное скелетное образование. Передняя часть тела (15 - 20% от общей длины) от-

граничена от остального тела поперечной складкой кутикулы, охватывающей обе боковые стороны тела и вентральную, не доходя до дорзального края. Реснички собраны около цитостома, образуя адоральную спираль, а также формируют три пучка на теле: передний дорзальный, каудальный дорзальный и каудальный вентральный. Ресничные образования могут втягиваться. Адоральная зона немного смещена на вентральную сторону на переднем конце тела. Кроме адоральной спирали перистом включает ряд тонких ресничек. Каудальные ресничные пучки (или дуги) расположены на одном уровне от заднего конца тела. Передний пучок находится на дорзальной стороне передней трети тела. Цирри всех трех пучков окружены валиками кортекса ("краевая губа"). При втягивании цирри края губы вытягиваются в трубку, куда цирри могут целиком поместиться. Макронуклеус удлинённый, разделен на две лопасти - дорзальную и вентральную, соединенные между собой длинной тонкой перемычкой. Дорзальная лопасть относительно тонкая и вытянутая. Вентральная лопасть макронуклеуса короткая, массивная, в передней трети несет глубокую вентральную выемку. Здесь, в выемке, лежит микронуклеус и передняя сократительная вакуоль. Вторая сократительная вакуоль (задняя) меньше размером и расположена сразу за вентральной лопастью. Весь ядерный аппарат лежит в особых углублениях скелета.



А

Б

Рис. 44. *Tripalmaria dogieli*: А - типичная форма по Гассовскому (1918), вид справа; Б - *T. dogieli f. major* по Стрелкову (1939), вид слева.

*T. dogieli* живет в дорзальном отделе большой ободочной кишки. Питается мелкими и крупными растительными частицами.

Из трех форм данного вида, встречающихся у лошадей и зебр, нами найдена *Tripalmaria dogieli f. major* Strelk., 1931 у кулана в Ленинградском зоопарке (проба № 468).

**39. *Ditoxum funinucleum* Gass., 1918.** (отр. Entodiniomorpha, сем. Ditoxidae) (рис. 45).

Длина  $128,1 \pm 3,2$  (120 - 232) мкм, ширина  $63,4 \pm 2,2$  (59 - 118) мкм. Отношение длины к ширине  $2,02 \pm 0,06$  (1,93 - 2,12). Тело сплющено с боков, вытянуто в длину и заострено на заднем конце. Наибольшая ширина - в передней трети тела. На переднем конце выдается заостренный преоральный выступ. Невтягивающаяся адоральная зона цилиатуры окружает цитостом на вентральном краю переднего конца тела. Особым круговым валиком и складками кортекса адоральная зона отделена от остального тела. Противоположно цитостому, лежит передняя дорзальная дуга цирри ("окципитальная"). Ближе к заднему концу тела, также на дорзальной стороне

находится каудальный пучок цирри. Окципитальная и каудальная ресничные дуги лежат в бороздках, отграниченных от остального тела валиками кортекса. Конец тела охвачен каудальным футляром, который продолжается в лопасти по бокам цитопрокта. Макронуклеус удлиненной формы, находится в правой части тела, впереди слегка изгибается вентрально. Передняя треть макронуклеуса немного расширена и доходит до уровня окципитальной дуги. Микронуклеус прилегает с вентральной стороны посередине макронуклеуса. Единственная сократительная вакуоль расположена в правой части тела у вентральной стороны макронуклеуса впереди от микронуклеуса.

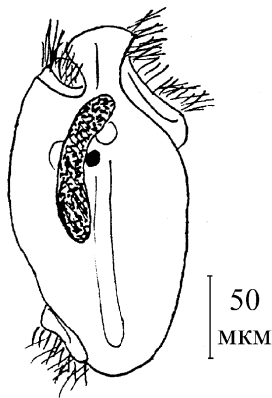


Рис. 45. *Ditoxum funinucleum*

*D. funinucleum* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки, питается крупными растительными частицами.

*D. funinucleum* найден у лошадей и осла. Нами встречен у 3% куланов Барсакельмеса.

*D. funinucleum* описан Гассовским (1918).

**40. *Ditoxum brevinucleatum* Strelk., 1931** (отр. Entodiniomorpha, сем. Ditoxidae) (рис. 46).

Длина  $76,1 \pm 2,9$  (62 - 88) мкм, ширина  $40,3 \pm 1,4$  (30 - 53) мкм. Отношение длины к ширине  $1,89 \pm 0,16$  (1,64 - 2,11). Тело, суженное кзади, более выпуклое на дорзальной стороне, чем на вентральной. Каудальная дуга значительно смещена на правую сторону тела, остальная цилиатура распо-

ложена так же, как у предыдущего вида. Макронуклеус прямой с сильной перетяжкой посередине. Концы макронуклеуса косо срезаны. Передний конец макронуклеуса подходит почти вплотную к переднему концу тела - впереди окципитальной дуги. Задний конец макронуклеуса приближен к дорзальной стороне примерно посередине тела. Небольшой овальный микронуклеус лежит у заднего конца макронуклеуса с вентральной стороны. Единственная сократительная вакуоль находится впереди микронуклеуса возле суженной части макронуклеуса.

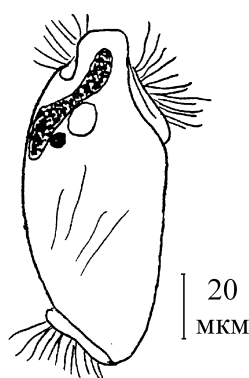


Рис. 46. *Ditoxum brevinucleatum*

*D. brevinucleatum* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки, питается растительными частицами.

*D. brevinucleatum* найден у лошадей, мулов, ослов и зебры. Нами обнаружен у куланов Барсакельмеса (пробы № 71, 87).

*D. brevinucleatum* описан Стрелковым (1931 б).

**41. *Gassovskiella galea*** (Gass.), 1918. (отр. Entodiniomorpha, сем. Ditoxidae) (рис. 47)

Длина  $72,7 \pm 2,8$  (46 - 90) мкм, ширина  $62,7 \pm 1,7$  (40 - 76) мкм. Отношение длины к ширине  $1,16 \pm 0,02$  (1,14 - 1,19). Тело шлемовидное, округлое, сжатое с боков. На заднем конце выступает хвостовой отросток, не несущий цилиатуры. Окципитальная дуга из 4 цирри находится на левой стороне переднего конца тела. На правой стороне тела дорзально от каудального отростка лежит дорзальная дуга из 4 - 5 цирри. Адоральная зона из

двух рядов ресничек сильно сдвинута назад так, что оказывается расположена вентрально от хвостового отростка. На заднем конце тела выступает слева тонкая пластинка кортекса. Макронуклеус длинный, концы его загнуты на дорзальную сторону. Передний конец достигает уровня окципитальной дуги, задний достигает уровня дорзальной дуги. Спереди у самого конца к макронуклеусу прижат микронуклеус. Имеется 2 сократительных вакуоли: одна лежит впереди макронуклеуса, другая, более крупная, в углублении заднего загиба макронуклеуса.

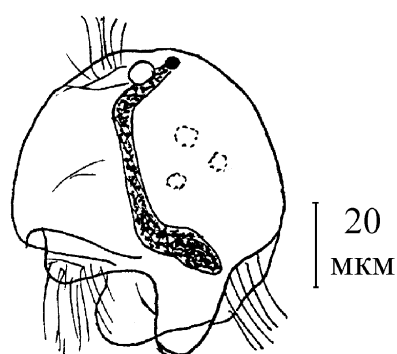


Рис. 47. *Gassovskiella galea*

*G. galea* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки, питается мелкими растительными частицами.

*G. galea* обнаружена у лошадей, мулов, ослов, зебр. Нами найдена у 27 - 34% обследованных куланов.

*G. galea* описана Гассовским (1918) как *Triadinium galea*. Переописана Грейном (Grain, 1994) как *Gassovskiella galea*.

**42. *Tetratoxum unifasciculatum* (Fiorent.) 1890.** (отр. Entodiniomorpha, сем. Ditoxidae) (рис. 48).

Длина  $136,6 \pm 3,4$  (98 - 172) мкм, ширина  $67,6 \pm 2,1$  (48 - 90) мкм. Отношение длины к ширине  $2,02 \pm 0,06$  (1,91 - 2,12). Тело вытянуто в длину, сплющено с боков, неправильной эллиптической формы. Небольшими перехватами обособлен передний конец ("головка") и задний конец с двумя каудальными лопастями. По дорзальной и вентральной стороне тела между передними и задними дугами цирри проходят ряды (по 6 - 8) кутикулярных

бороздок или ребер. Левая каудальная лопасть также складчатая. Окципитальная ресничная дуга симметрично охватывает дорзальную сторону переднего края тела и заканчивается слева и справа, не доходя до медианной линии тела. Противоположная окципитальной дуга ("ментальная") асимметрично проходит наискось, больше с правой стороны, позади адоральной зоны. Перистом оказывается ограничен этой дугой справа, а слева - клиновидно выступающей стенкой тела. Каудальные дуги охватывают тело асимметрично, таким образом, что дорзальная дуга больше смещена на правую сторону, а вентральная - на левую. Между каудальными лопастями открывается наружу цитопрокт.

Макронуклеус расположен на правой стороне тела, вытянут в длину, заострен на заднем конце и загнут вентрально на переднем. Длина макронуклеуса составляет от 32 до 48% длины тела. Загнутая часть макронуклеуса заходит вперед за край окципитальной дуги. Вблизи переднего конца у макронуклеуса видно сужение, около которого вплотную прилегает единственная сократительная вакуоль, а позади нее - микронуклеус.

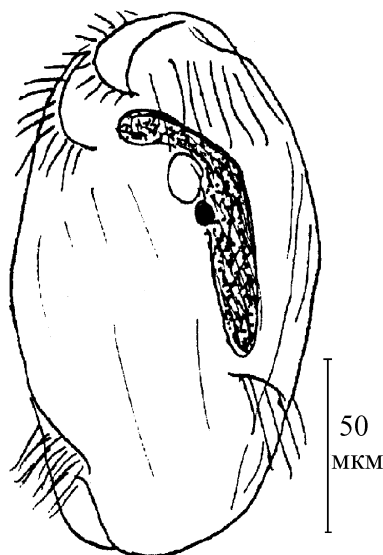


Рис. 48. *Tetratoxum unifasciculatum*

*T. unifasciculatum* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки, питается растительными частицами.

*T. unifasciculatum* встречен в лошадях, в осле. Нами найден у куланов Барсакельмеса (пробы № 154, 473).

*T. unifasciculatum* был описан Фиорентини (Fiorentini, 1890) как *Diplodinium unifasciculatum*. Гассовский (1918) выделил его в отдельный род *Tetratoxum*. Однако в более поздней работе Бюиссона эта инфузория названа, как одна из *Blepharocorys* (Buisson, 1923). Хсиунг (Hsiung, 1930 б) восстановил статус *Tetratoxum unifasciculatum*.

**43. *Tetratoxum excavatum*** Hsiung, 1930. (отр. Entodiniomorpha, сем. Ditoxidae) (рис. 49).

Длина  $122,8 \pm 4,2$  (84 - 168) мкм, ширина  $68,8 \pm 2,8$  (46 - 96) мкм. Отношение длины к ширине  $1,78 \pm 0,04$  (1,74 - 1,84) Тело формой напоминает предыдущий вид. Впереди на правой стороне тела выделяется особое щелевидное углубление между концами окципитальной и ментальной дуг. Массивный макронуклеус расширенным передним концом прижат к краю щелевидной полости. В кортексе сильно развиты продольные желобки или ребра. По количеству и степени развития этих ребер выделяют две формы вида *T. excavatum*: *f. excavatum* (12 - 17 ребер только на дорзальной и вентральной сторонах) и *f. sulcatum* (22 - 30 ребер на всех сторонах тела). У куланов мы встретили *T. excavatum f. excavatum*.

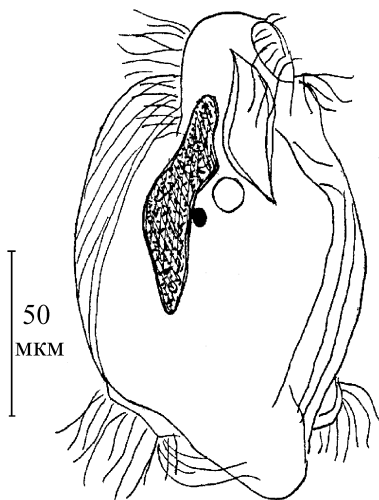


Рис. 49. *Tetratoxum excavatum f. excavatum*



*T. excavatum* живет в дорзальном отделе большой ободочной кишки, питается растительными частицами разного размера.

*T. excavatum* часто встречается у лошадей. Нами найден у куланов Барсакельмеса (проба № 478) и Капчагая (проба № 345).

*T. excavatum* описан Хсиунгом (Hsiung, 1930 б). Стрелков (1939) добавил к этому виду новую форму - *f. sulcatum*, приняв исходный вид как форму *f. excavatum*.

**44. *Tetratoxum parvum*** Hsiung, 1930. (отр. Entodiniomorpha, сем. Ditoxidae) (рис. 50).

Длина  $91,4 \pm 2,2$  (72 - 110) мкм, ширина  $43,7 \pm 1,8$  (37 - 50) мкм. Отношение длины к ширине  $2,09 \pm 0,11$  (1,93 - 2,27). Тело вытянуто в длину, сплющено с боков, неправильной эллиптической формы. Тело формой напоминает *Tetratoxum unifasciculatum*, но имеет меньшие размеры. Небольшими перехватами обособлен передний конец ("головка") и задний конец с двумя каудальными лопастями. По всей поверхности тела между передними и задними дугами цирри проходят ряды (24 - 30) кутикулярных бороздок или ребер. Окципитальная ресничная дуга охватывает дорзальную сторону переднего края тела и заканчивается слева и справа, не доходя до медианной линии тела. Ментальная дуга проходит наискось позади адоральной зоны. Перистом оказывается ограничен этой дугой справа, а слева - клиновидно выступающей стенкой тела. Каудальные дуги охватывают тело асимметрично, таким образом, что дорзальная дуга больше смещена на правую сторону, а вентральная - на левую. Между каудальными лопастями открывается наружу цитопрокт.

Макронуклеус расположен на правой стороне тела, вытянут в длину, заострен на заднем конце и клювовидно загнут вентрально на переднем. Длина макронуклеуса составляет около 32% длины тела. Под "клювом" макронуклеуса лежит единственная сократительная вакуоль, позади нее - ми-

кронуклеус. Описаны две формы *T. parvum*: *f. sulcatum* (24 - 30 бороздок на всех сторонах тела) и *f. parvum* (бороздок на теле нет). У куланов мы встретили *T. parvum f. parvum*.

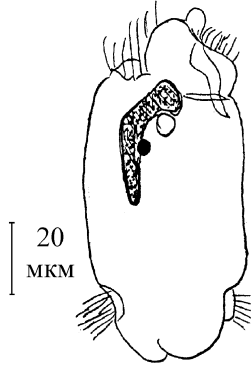


Рис. 50. *Tetratoxum parvum f. parvum*

*T. parvum* живет в дорзальном отделе большой ободочной кишки, питается растительными частицами.

*T. parvum* часто встречается у лошадей. Нами найдена у куланов Барсакельмеса (пробы № 56, 152, 371, 472, 480, 483) и Капчагая (№ 336).

*T. parvum* описан Хсиунгом (Hsiung, 1930 б). Формы *f. parvum* и *f. sulcatum* выделены Стрелковым (1939).

**45. *Triadinium caudatum*** Fiorent., 1890, (отр. Entodiniomorpha, сем. Ditoxidae) (рис. 51)

Длина  $87,9 \pm 2,1$  (60 - 114) мкм, ширина  $78,5 \pm 1,9$  (52 - 105) мкм. Отношение длины к ширине  $1,12 \pm 0,02$  (1,09 - 1,15). Шлемовидное тело сплющено с боков и изогнуто таким образом, что окципитальная дуга из 5 - 6 цирри занимает терминальное положение, немного смещаясь влево. Цитостом окружен двойным рядом адоральных цирри. Адоральная зона расположена посередине вентральной стороны тела. На заднем конце тела выступает каудальный отросток, тонкой пластинкой связанный с дорзальным краем тела. На вершине хвостового отростка находится щетинкоподобный цирри. Каудальная (или дорзальная) дуга (6 - 10 цирри) на заднем краю "шлема" сдвинута на правую сторону. Макронуклеус короткий, утолщен на

вентральной стороне и заострен на дорзальной. Дорзально к нему прижат маленький микронуклеус. Ядерный аппарат оказывается между окципитальной и адоральной дугами, ближе к переднему вентральному краю тела. Возле небольшого углубления посередине переднего края макронуклеуса расположена единственная сократительная вакуоль.

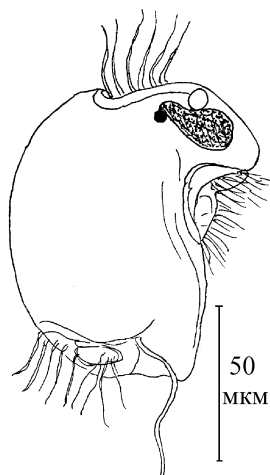


Рис. 51. *Triadinium caudatum*

*T. caudatum* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки, питается мелкими растительными частицами.

*T. caudatum* широко распространен у лошадей, мулов, ослов и зебр. Нами встречен у 78% куланов.

*T. caudatum* описан Фиорентини (Fiorentini, 1890) среди первых открытых эндобионтных инфузорий лошадиных.

**46. *Triadinium magnum*** Hsiung., 1935. (отр. Entodiniomorphida, сем. Ditoxidae) (рис. 52).

Длина  $112,2 \pm 3,1$  (106 - 122) мкм, ширина  $78,3 \pm 2,6$  (74 - 85) мкм. Отношение длины к ширине  $1,43 \pm 0,04$  (1,40 - 1,48). Размеры *T. magnum* из лошади несколько меньше: ср. длина 98,3 (83 - 108) мкм, ср. ширина 66 (53 - 72) мкм, при отношении длины к ширине около 1,5 (Hsiung, 1935 а).

Тело вытянуто в длину, изогнуто на вентральную сторону. Задний конец уже переднего. В отличие от предыдущего вида не имеет хвостового отдела с характерной цилиатурой. Окципитальная ресничная дуга занимает

терминальное положение и ее цирри выступают из желобка. Дорзальная ресничная дуга расположена в бороздке в задней части тела справа. Адоральная зона лежит в углублении спереди на вентральной стороне. Макронуклеус клиновидной формы лежит между окципитальной и адоральной дугой во всю ширину тела. Микронуклеус прилегает к макронуклеусу вблизи его дорзального заостренного конца. Одна сократительная вакуоль находится впереди от макронуклеуса.

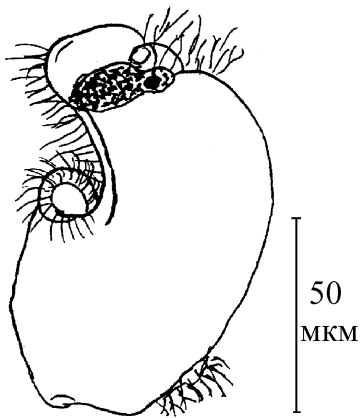


Рис. 52. *Triadinium magnum*

*T. magnum* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки.

*T. magnum* были встречены у лошадей и мулов. Есть упоминание о них у Стрелкова при описании фауны из кишечника осла в Репетеке. Как пишет Стрелков (1939): "материал был в плохой сохранности - зафиксированы были явно мертвые, разлагающиеся инфузории, которых все же можно было отнести к описываемому виду". Нами найден у кулана Барсакель-меса (проба № 371).

*T. magnum* описан Хсиунгом (Hsiung, 1935, a).

**47. *Cochliatoxum periachtum* Gass., 1918.** (отр. Entodiniomorpha, сем. Spirodiniidae) (рис. 53).

Длина  $394,4 \pm 5,6$  (360 - 485), ширина  $212,0 \pm 4,2$  (184 - 231). Отношение длины к ширине  $1,86 \pm 0,04$  (1,81 - 2,05). Это самый крупный вид из всех эндобионтных инфузорий лошадиных. Длина тела инфузорий *C. periachtum* из кишечника лошади достигает 510 мкм (Гассовский, 1918).

Тело веретеновидное, немного сплющенное с боков, передний конец закругленный. Задний конец тела более острый, охвачен каудальным футляром с боков и со спины. Справа футляр отграничивает постанальную полость, куда открывается цитопрокт. Кутикула футляра на конце собрана в складки. Цитостом расположен возле переднего конца тела на вентральной стороне и окружен двойной системой адоральных цирри. Адоральная зона вытянута в длину и лежит косо, переходя с правой стороны спереди на левую сзади. Окципитальная ресничная дуга охватывает значительную часть тела с боков и со спины, ее концы отклоняются кзади. Левый конец окципитальной дуги лежит рядом с задним краем адоральной зоны. На заднем конце тела имеется две относительно коротких каудальных дуги ресничек: дорзальная и вентральная. Они обе более широко охватывают тело с правой стороны, где оканчиваются на одном уровне - вентральная впереди дорзальной. Каудальные дуги на левой стороне оканчиваются на расстоянии друг от друга не меньше  $1/3$  ширины тела. Адоральная зона погружена в перистомальное углубление. Цирри остальных ресничных дуг выступают из борозд. Макронуклеус длинный, вентрально изогнутый на обоих концах. С вентральной стороны посередине макронуклеуса к нему прилегает микро-нуклеус. Около изгибов на вентральной стороне макронуклеуса расположены две сократительных вакуоли одинакового размера. И ядерный аппарат, и вакуоли лежат ближе к правому боку тела.

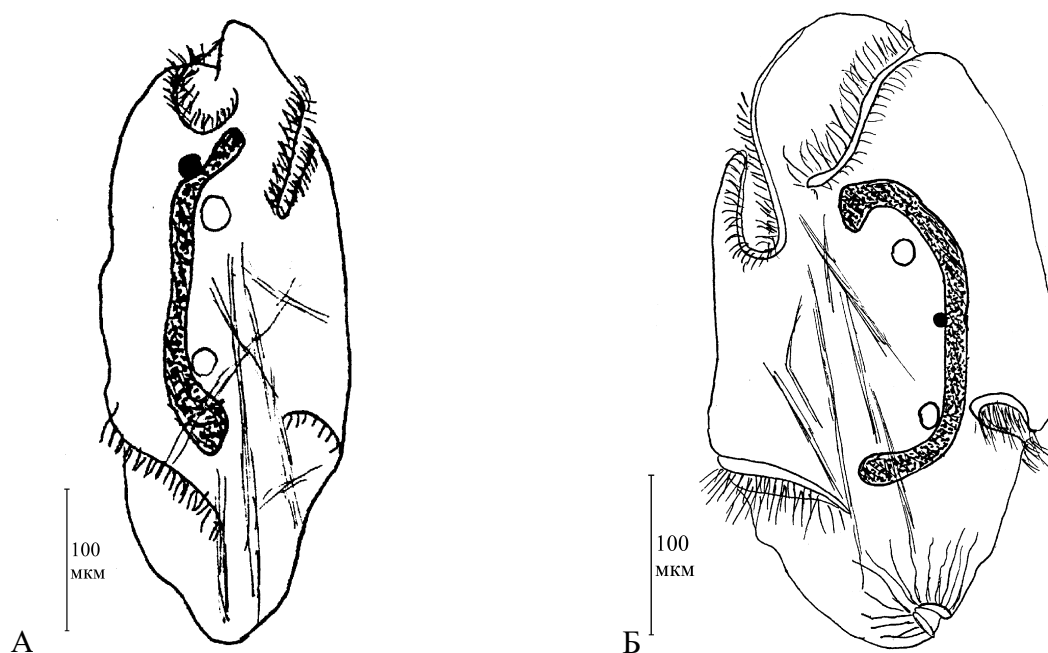


Рис. 53. *Cochliatoxum periachtum*: А - вид справа (по Гассовскому, 1918); Б - вид слева (по Стрелкову, 1939)

*C. periachtum* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки. Питается крупными растительными частицами, нередко сильно деформирующими тело. Во многих случаях поверхность *Cochliatoxum periachtum* оказывается сплошь облеплена различными растительными частицами, волокнами, словно "маскирующими" эту инфузорию.

*C. periachtum* широко распространен у лошадей, ослов и зебр. Встречен у 8 - 27% куланов.

*C. periachtum* описан Гассовским (1918).

**48. *Spirodinium equi*** Fiorent., 1890. (отр. Entodiniomorphida, сем. Spirodiniidae) (рис. 54)

Длина  $166,1 \pm 3,1$  (142 - 194) мкм, ширина  $62,2 \pm 2,0$  (49 - 78) мкм. Отношение длины к ширине  $2,67 \pm 0,07$  (2,53 - 2,96) Тело округлое в сечении, сужено кзади, на вентральной стороне прямое, на дорзальной - выпуклое. Цитостом на переднем конце тела смещен вентрально, и к нему сходятся концы адоральной ресничной дуги. Адоральная дуга описывает сплющен-

ную с боков неполную спираль, ее края выступают в виде валиков. Слева от цитостома возвышается пелликулярный выступ. Передняя дуга цирри опоясывает тело по спирали так, что концы дуги заходят друг за друга на левой стороне тела. Цирри находятся в желобке, перетягивающем вентрально загнутой передний конец тела. Дорзальная ресничная зона расположена позади середины тела, она охватывает тело наискось и больше заходит на левую сторону. Широкая глотка, смещенная дорзально, почти достигает заднего конца тела. Цитопрокт большой, овальный, открывается на левой стороне заднего конца тела. Макронуклеус прямой, вытянут в длину, немного утолщен впереди и закруглен на концах, лежит дорзально между передней и дорзальной ресничными дугами. Маленький микронуклеус прижат к нему чуть кзади от середины. Единственная вакуоль находится напротив макронуклеуса с правой стороны.

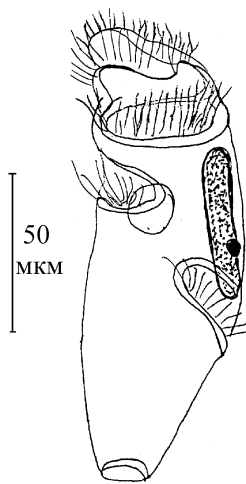


Рис. 54. *Spirodinium equi*

*S. equi* живет в дорзальном отделе большой ободочной кишки, питается зернами крахмала, а при их отсутствии в пище хозяина - растительными частицами.

*S. equi* встречен у лошадей и мулов. Нами найден у 16-18% куланов Барсакельмеса, Капчагая, Аскании-Нова.

*S. equi* описан Фиорентини (Fiorentini, 1890).

**49. *Spirodinium uncinucleatum*** Hsiung., 1935 (отр. Entodiniomorphida, сем. Spirodiniidae) (рис. 55)

Длина  $156,3 \pm 3,2$  (128 - 176) мкм, ширина  $57,3 \pm 2,6$  (48 - 64) мкм. Отношение длины к ширине  $2,73 \pm 0,06$  (2,62 - 2,80). Формой тела, расположением ротового аппарата и цилиатуры данный вид сходен с предыдущим. Макронуклеус утолщен булавовидно в передней трети и загнут на вентральную сторону вправо от глотки. Микронуклеус лежит справа от макронуклеуса в задней его половине. Сократительных вакуолей две. Одна, более крупная, лежит напротив макронуклеуса. Вторая сократительная вакуоль находится справа около заднего конца макронуклеуса. Обе сократительные вакуоли открываются наружу порами на правой стороне тела.

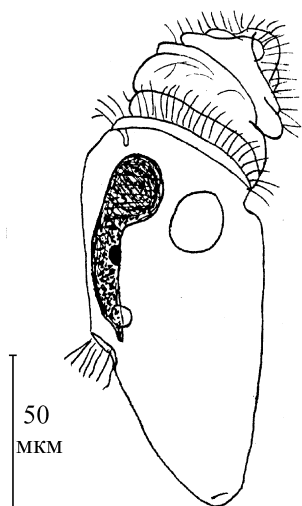


Рис. 55. *Spirodinium uncinucleatum*

*S. uncinucleatum* живет в дорзальном отделе большой ободочной кишки, питается зернами крахмала, изредка растительными частицами.

*S. uncinucleatum* был встречен у мулов и лошадей. Нами найден у куланов Барсакельмеса (пробы № 371, 388, 406, 422, 438).

*S. uncinucleatum* описан Хсиунгом (Hsiung, 1935 б).

**50. *Spirodinium confusum*** Hsiung., 1935. (отр. Entodiniomorphida, сем. Spirodiniidae) (рис. 56)



Длина  $94,5 \pm 2,1$  (75 - 129) мкм, ширина  $35,5 \pm 1,0$  (27 - 53) мкм. Отношение длины к ширине  $2,66 \pm 0,12$  (2,41 - 2,88). Тело формой сходно с предыдущими видами, но меньше сужено кзади. Адоральная зона описывает неполную спираль вокруг цитостома и лежащего слева от нее треугольного пелликулярного выступа, при этом концы спирали находятся на левой стороне переднего конца тела. Передняя ресничная дуга целиком опоясывает тело, но концы спирали заканчиваются на левой стороне тела, не заходя друг за друга. Дорзальная ресничная дуга короткая, лежит на дорзальной стороне посередине тела. Макронуклеус прямой, немного утолщен впереди и закруглен на концах, лежит дорзально между передней и дорзальной ресничными дугами. Единственная сократительная вакуоль расположена напротив макронуклеуса ближе к вентральной стороне тела.

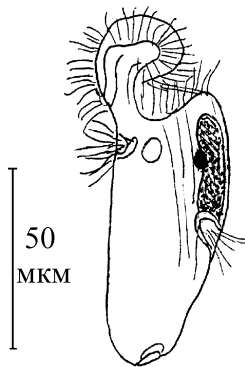


Рис. 56. *Spirodinium confusum*

*S. confusum* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки.

Питается мелкими растительными частицами

*S. confusum* широко распространен у лошадей, мулов. Нами найден у 6% куланов Барсакельмеса и 16,7% куланов Аскании-Нова.

*S. confusum* описан Хсиунгом (Hsiung, 1935 б).

**51. *Spirodinium magnum*** Ike, Imai, Ishii, 1983. (отр. Entodiniomorpha, сем. Spirodiniidae) (рис. 57).

Длина  $182,0 \pm 3,6$  (139 - 246) мкм, ширина  $66,7 \pm 2,0$  (50 - 92) мкм. Отношение длины к ширине  $2,73 \pm 0,05$  (2,66 - 2,78). Тело цилиндрической

формы с закругленными концами. Перистомальная область небольшая, конусовидная. Макронуклеус утолщен на обоих концах и заострен, простирается вперед дальше передней ресничной дуги. Сзади макронуклеус заканчивается вровень со дорзальной дугой, отстоящей от заднего конца тела примерно на одну треть. Микронуклеус прижат к макронуклеусу посередине с вентральной стороны. Треугольная сократительная вакуоль лежит напротив макронуклеуса в утолщении тела сразу за передней ресничной дугой.

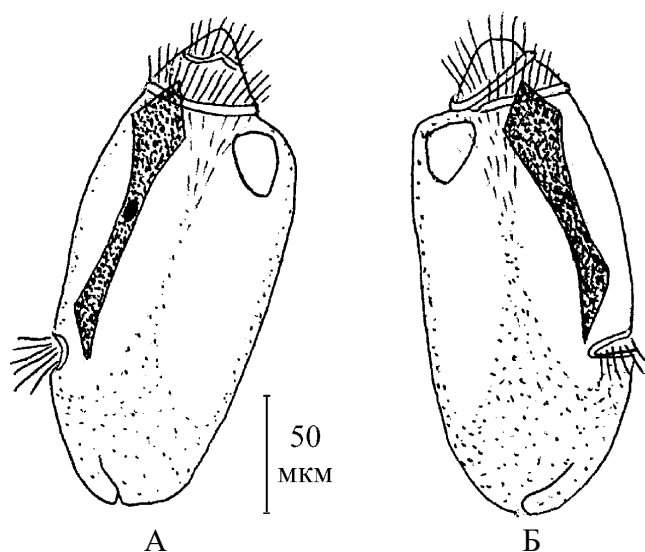


Рис. 57. *Spirodinium magnum* (А - вид справа; Б - вид слева)

*S. magnum* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки. Поедает пищевые частицы разного размера.

*S. magnum* встречен у лошадей. Нами найден у кулана Барсакельмеса (проба № 371).

*S. magnum* описан в работе Ике, Имаи и Ишии (Ике и др., 1983).

**52. *Allantosoma intestinale*** Gass., 1918 (отр. Podophryida, сем. Allantosomidae) (рис. 58).

Длина  $42,1 \pm 1,4$  (28 - 65) мкм, ширина  $15,7 \pm 0,6$  (10 - 22) мкм. Отношение длины к ширине  $2,69 \pm 0,06$  (2,62 - 2,80). Тело бесстебельковое, несократимое, вытянутой колбасовидной формы, слегка изогнуто. Щупальца (от 7 до 16) расположены на разных концах тела и направлены в разные

стороны. Концы щупалец булавовидно утолщены. Сферический макронуклеус с прижатым микронуклеусом занимает центральное положение в клетке. Рядом расположена единственная сократительная вакуоль.

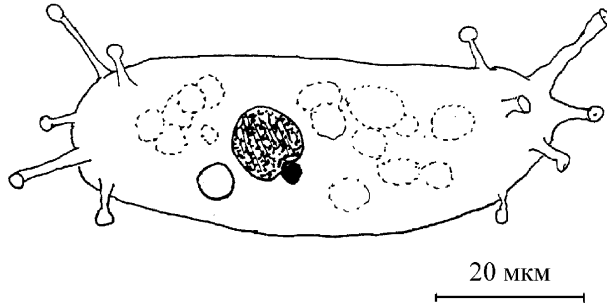


Рис. 58. *Allantosoma intestinale*

*A. intestinale* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки. Питается, присасываясь к крупным инфузориям (*Cycloposthium*, *Ditoxum* и другим).

*A. intestinale* широко распространена у лошадей, найдена у зебры. Нами встречена повсеместно у 25 - 40% куланов.

*A. intestinale* была описана Гассовским (1918) как *Allantosoma intestinalis*. В соответствии с требованиями правил правописания было изменено окончание видового наименования: *Allantosoma. intestinale* (Aeschl, 2001).

**53. *Allantosoma cucumis* Strelk., 1939.** (отр. Podophryida, сем. Allantosomidae) (рис. 59).

Длина  $54,8 \pm 2,2$  (43 - 69) мкм, ширина  $14,7 \pm 1,2$  (12 - 19) мкм. Отношение длины к ширине  $3,74 \pm 0,18$  (3,56 - 4,18). Тело бесстебельковое, несократимое, колбасовидное, слегка изогнуто. Щупальца (от 10 до 19) сосредоточены на обособленных участках на концах тела. Обычно щупальца направлены в сторону вогнутого края тела. Макронуклеус округлый, с прижатым микронуклеусом, занимает срединное положение в клетке. Сократительных вакуолей может быть от одной до трех, расположены в разных частях тела.

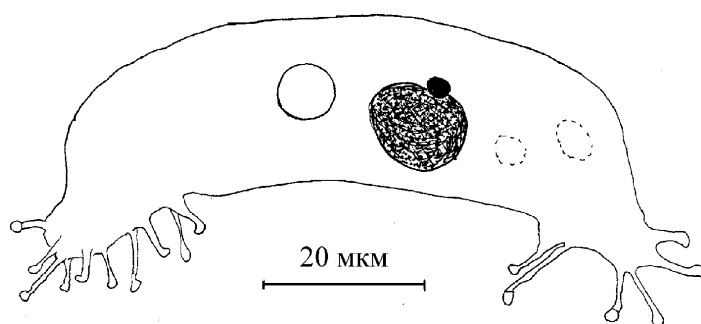


Рис. 59. *Allantosoma cucumis*

*A. cucumis* обитает преимущественно в слепой кишке и в вентральном отделе большой ободочной кишки.

*A. cucumis* встречается у лошадей. Нами найдена у куланов Барсакельмеса (пробы № 113, 122, 123, 145, 179, 472, 481, 482) и Капчагая (пробы № 329, 347).

*A. cucumis* описана Стрелковым (1939).

**54. *Allantoxena biseriale*** (Strelk.), 1939. (отр. Podophryida, сем. Allantosomidae) (рис. 60)

Длина  $21,5 \pm 0,8$  (16 - 30) мкм, ширина  $12,1 \pm 0,4$  (9 - 17) мкм. Отношение длины к ширине  $1,78 \pm 0,05$  (1,72 - 1,86). Тело постоянной формы, равномерно закругленное на концах, выпукло с одной стороны и уплощено с противоположной. Щупальца (от 4 до 14) расположены в два правильных поперечных ряда, на концах почти не утолщены, немного наклонены в сторону уплощенного края тела. Сферический макронуклеус с прижатым микронуклеусом занимает центральное положение в клетке. Рядом расположена единственная сократительная вакуоль.

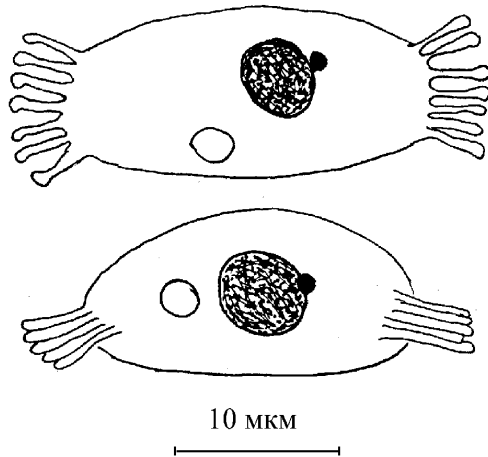


Рис. 60. *Allantoxena biseriale*

*A. biseriale* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки.

*A. biseriale* встречена у лошадей. Нами обнаружена у куланов Барсакельмеса (пробы № 371, 406, 438, 474, 476).

*A. biseriale* была описана Стрелковым (1939) как *Allantosoma biseriale*. После ревизии аллантосомид выделена в род *Allantoxena* (Янковский, 1978).

**55. *Arcosoma dicorniger* (Hsiung), 1928.** (отр. Podophryida, сем. Allantosomidae) (рис. 61)

Длина  $26,6 \pm 0,9$  (19 - 38) мкм, ширина  $12,2 \pm 0,6$  (9 - 18) мкм. Отношение длины к ширине  $2,18 \pm 0,10$  (2,01 - 2,44). Тело постоянной формы, относительно короткое, выпуклое с одной стороны и плоское с другой. На закругленных концах тела расположено по одному длинному, слегка изогнутому щупальцу, расширенному на конце. Щупальца прикреплены почти под прямым углом к продольной оси тела. Сферический макронуклеус с прижатым микронуклеусом занимает центральное положение в клетке. Рядом расположена единственная сократительная вакуоль.

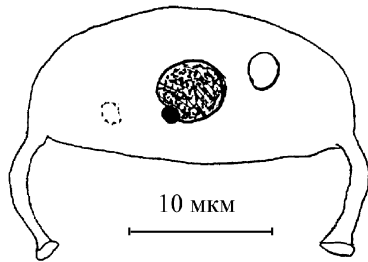


Рис. 61. *Arcosoma dicorniger*

*A. dicorniger* обитает преимущественно в дорзальном отделе большой ободочной кишки, изредка встречается в проксимальных отделах толстого кишечника.

*A. dicorniger* редко встречается у лошадей. Нами найдена на Барсакельмесе (пробы № 125, 438, 473, 483) и в Капчагае (проба № 331).

*A. dicorniger* была описана Хсиунгом (Hsiung, 1928) как *Allantosoma dicorniger*. После ревизии аллантосомид выделена в род *Arcosoma* (Янковский, 1967 б).

**56. *Arcosoma brevicorniger*** (Hsiung), 1928, (отр. Podophryida, сем. Allantosomidae) (рис. 62)

Длина (16 - 32) мкм, ширина (4 - 7) мкм. Отношение длины к ширине Тело постоянной формы, сильно вытянуто в длину. На концах тела расположено по одному слегка изогнутому щупальцу, суженному и заостренному на конце. Щупальца прикреплены под углом к продольной оси тела. Сферический макронуклеус с прижатым микронуклеусом занимает центральное положение в клетке. Рядом расположена единственная маленькая сократительная вакуоль.

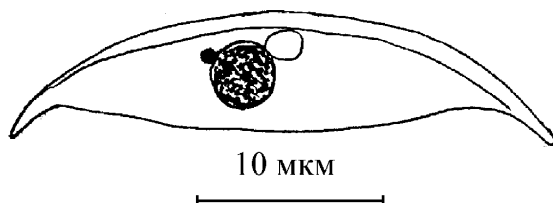


Рис. 62. *Arcosoma brevicorniger*

*A. brevicorniger* обитает во всех отделах толстого кишечника.

*A. brevicorniger* встречена у лошадей. Нами найдена у куланов Барсакельмеса (пробы № 119, 371, 382).

*A. brevicorniger* была описана Хсиунгом (Hsiung, 1928) как *Allantosoma brevicorniger*. После ревизии аллантосомид выделена в род *Arcosoma* (Янковский, 1967 б).

**57. *Arcosoma lineare*** (Strelk.), 1939. (отр. Podophryida, сем. Allantosomidae) (рис. 63)

Длина  $18,1 \pm 0,6$  (13 - 25) мкм, ширина  $3,6 \pm 0,3$  (3 - 5) мкм. Отношение длины к ширине  $5,05 \pm 1,8$  (4,10 - 6,75). Тело сильно вытянуто, способно слегка изгибаться. Два щупальца расположены на противоположных концах тела вдоль его продольной оси. Макронуклеус овальный, рядом с ним лежит микронуклеус. Единственная сократительная вакуоль находится на значительном удалении от макронуклеуса.

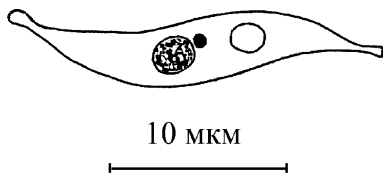


Рис. 63. *Arcosoma lineare*

*A. lineare* обитает в дорзальном отделе большой ободочной кишки.

*A. lineare* широко распространена у лошадей. Нами найдена у 5 - 8% обследованных куланов.

*A. lineare* была описана Стрелковым (1939) как *Allantosoma lineare*. После ревизии аллантосомид выделена в род *Arcosoma* (Янковский, 1967 б).

Таким образом, у куланов нами было обнаружено 57 видов эндобионтных инфузорий. Наиболее часто встречались *Bundleia postciliata*, *Bundleia piriformis*, *Bundleia inflata*, *Blepharocorys curvigula*, *Blepharocorys angusta*, *Blepharocorys microcorys*, *Circodinium minimum*, *Cycloposthium*

*bipalmatum*, *Cycloposthium edentatum*, *Triadinium caudatum*, *Gassovskiella galea*, *Cochliatoxum periachtum*, *Spirodinium equi*, *Allantosoma intestinale*.

Редкими оказались *Holophryoides ovalis*, *Holophryoides macrotricha*, *Alloiozona trizona*, *Didesmis ovalis*, *Sulcoarcus pellucidulus*, *Paraisotricha colpoidea*, *Paraisotricha minuta*, *Charonnautes equi*, *Tripalmaria dogieli*, *Ditoxum brevinucleatum*, *Tetratoxum unifasciculatum*, *Tetratoxum excavatum*, *Arcosoma brevicorniger*. (см. табл. 9).

Нами не были встречены у куланов представители родов *Rhizotricha* (отр. Vestibuliferida, сем. Paraisotrichidae); *Blepharoconus*, *Blepharosphaera*, *Hemiprorodon*, *Prorodonopsis*, *Wolskana* (отр. Entodiniomorphida, сем. Buetschliidae), распространенные у лошадей, *Trifascicularia* (отр. Entodiniomorphida, сем. Cycloposthiidae) из зебры.

В общих чертах фауна инфузорий кулана сходна с фауной инфузорий других лошадиных по своему видовому составу. Большинство исследованных видов типичны для обоих хозяев. В соотношении встречаемости видов имеются расхождения: например, у куланов наиболее частыми являются представители *Cycloposthium edentatum* (82,6% обследованных куланов), которые у лошадей встречаются лишь в 14%. В то же время *Cycloposthium bipalmatum*, обычный вид у лошадей (92%) имеется только у 31% куланов барсакельмесской популяции. Тем не менее, мы считаем, что общность видового состава эндопаразитических инфузорий свидетельствует о близком родстве хозяев - кулана и лошади. Сравнительная бедность фауны кулана (57 видов из 90, обнаруженных у лошадей), связана с изоляцией, разорванностью ареала хозяина как в исходной для всех исследованных куланов популяции (бадхызской), так и в местах акклиматизации или содержания в неволе.



#### **4. 3. Численность инфузорий в разных отделах кишечника.**

Мы провели обследование кишечника пяти куланов. Пробы отбирались через 15 - 20 см на всем протяжении слепой, большой ободочной и малой ободочной кишки (рис. 1 в разделе "Материал и методика"). Всего было взято 83 пробы. Их изучение показало, что в кишечнике кулана четко выделены три отдела, заметно различающиеся по качественному и количественному составу эндобионтной фауны. По топографии эти три отдела кишечника у кулана соответствуют таковым у лошади (Стрелков, 1939). Данные по численности приведены в диаграмме 1.

Численность инфузорий в слепой кишке (I) в значительной степени отличается у разных куланов. Например, у кулана № 2 в слепой кишке было обнаружено 440 экземпляров инфузорий в 1 мл содержимого, у кулана № 5 - 460 экз/мл. В слепой кишке кулана № 3 количество инфузорий на два порядка выше - 36750 экз/мл. Наибольшая численность инфузорий отмечена в слепой кишке кулана № 1 - 19110 экз/мл. Если в первых двух случаях инфузории составляют незначительную часть кишечного содержимого, то в последнем случае они являются важным компонентом содержимого слепой кишки и могут оказывать существенное влияние на пищеварительные процессы в данном отделе кишечника, способствовать измельчению и перемешиванию пищевых масс.

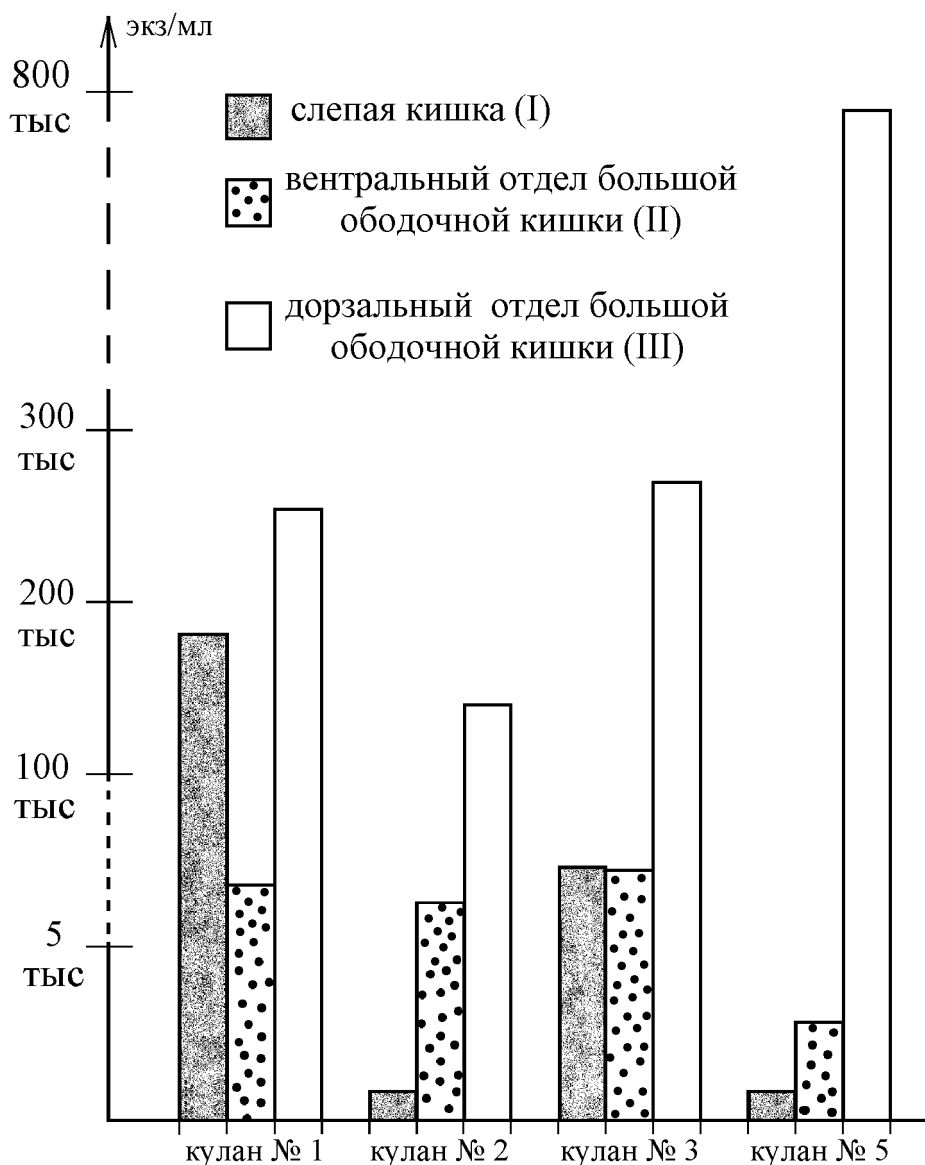


Диаграмма 1. Численность инфузорий в разных отделах кишечника куланов Барсакельмеса (экз. инф./мл)

В вентральном отделе большой ободочной кишки (II) численность инфузорий различается меньше. Этот отдел характеризуется более густым содержимым, чем предыдущий, и здесь менее выражены процессы брожения. Наименьшая численность инфузорий в данном отделе наблюдалась у кулана № 5 - 3200 экз/мл. У куланов № 1, 2 и 3 количество инфузорий в вентральном отделе большой ободочной кишки имеет близкие значения: соответственно 26 900, 18 900 и 35 700 экземпляров в 1 мл содержимого.

По направлению к тазовому сгибу большой ободочной кишки количество инфузорий уменьшается, и в участке самого тазового сгиба оно минимальное.

В дорзальном отделе большой ободочной кишки (III) численность инфузорий снова увеличивается и здесь достигает максимальных для всего толстого кишечника значений: 130 900 экз/мл (кулан № 2), 247 800 экз/мл (кулан № 1), 260 400 экз/мл (кулан № 3). Наибольшая численность эндобионтных инфузорий в данном отделе и вообще в кишечнике встречена у кулана № 5 - 785 400 инфузорий в 1 мл содержимого кишечника. В пересчете на суммарный объем всех инфузорий, они занимают до 3% объема кишечного содержимого, что сопоставимо с данными по лошадям (Adam, 1957). Обычно объем содержимого дорзального отдела большой ободочной кишки кулана составляет 12 - 15 литров, следовательно, в нем может находиться до 400 - 450 г чистой массы инфузорий. Это значительная, активная биомасса, которая, несомненно, оказывает серьезное влияние на физиологические процессы в кишечнике хозяина.

Численность инфузорий в кишечнике кулана № 4 мы рассмотрим отдельно, так как этот случай нам представляется аномальным. Количество инфузорий в кишечнике кулана № 4 имеет необычайно низкие значения: в слепой кишке - 250 экз/мл, в вентральном отделе большой ободочной кишки - 760 экз/мл, в дорзальном отделе большой ободочной кишки - 6 550 экз/мл. Столь малая численность инфузорий в кишечнике кулана (и вообще лошадиных), особенно в большой ободочной кишке, - редкое явление.

#### **4. 4. Распределение инфузорий по отделам кишечника кулана.**

Анализ фекальных проб дает достаточно полное представление о видовом составе эндопаразитической фауны инфузорий кулана. Однако по фекальным пробам нельзя установить пространственное распределение инфузорий в кишечнике. Поэтому очень ценным материалом для исследования служат пробы, взятые непосредственно из кишечника хозяина. Отстрел куланов производился в исключительных случаях. Нам удалось присутствовать при отстреле четырех особей куланов с научными целями экспедицией Казахского государственного университета в 1987 году на территории Барсакельмесского государственного заповедника. Таким образом, был получен уникальный материал кишечного содержимого 4-х куланов - самцов. Кроме того, были взяты пробы из кишечника одного погибшего кулана.

Встречаемость инфузорий (табл. 3 - 8) указана в процентах от общего числа видов в данном отделе кишечника, для этого просчитывались все инфузории в нескольких тотальных препаратах из каждой пробы. Для видов, представители которых встречались единично, процент встречаемости не указывается.

Кулан, особь № 1, отстрелян 19 января 1987 г. самец, возраст 3,5 года. Упитанность средняя, в пищевом рационе кулана преобладали сено и ячмень. Кулан регулярно посещал подкормочный пункт.

Сразу после забоя и вскрытия животного нами было взято 15 проб из следующих отделов кишечника: слепая кишка, большая ободочная кишка, малая ободочная и прямая кишка (пробы № 360 - 374).

В таблице 3 показана встречаемость инфузорий в разных отделах кишечника кулана № 1.

Таблица 3.

Кулан № 1. Самец 3,5 года. Барсакельмес. 19. 01. 1987.

№	Вид, форма инфузорий	Встречаемость инфузорий по отделам кишечника %		
		I (слепая кишка)	II (вентральный отдел большой ободочной киш- ки)	III (дорзальный отдел большой ободочной киш- ки)
1.	<i>Blepharozoum zonatum</i>	28,3	7,0	0,0
2.	<i>Cycloposthium edentatum</i>	17,0	7,8	0,0
3.	<i>Didesmis quadrata</i>	15,3	38,0	0,0
4.	<i>Alloiozона trizona</i>	13,5	9,2	0,0
5.	<i>Cycloposthium ponomarevi</i>	10,6	1,4	0,0
6.	<i>Cycloposthium bipalmatum</i>	8,3	21,1	0,0
7.	<i>C. dentiferum f. latidens</i>	3,5	10,6	0,0
8.	<i>Bundleia piriformis</i>	3,5	4,9	4,0
9.	<i>Bundleia postciliata</i>	0,0	0,0	12,0
10.	<i>Allantosoma intestinale</i>	0,0	0,0	12,0
11.	<i>Blepharocorys curvigula</i>	0,0	0,0	11,0
12.	<i>Bundleia elongata</i>	0,0	0,0	10,5
13.	<i>Blepharocor. curv. f. cirrata</i>	0,0	0,0	10,5
14.	<i>Blepharocorys angusta</i>	0,0	0,0	9,5
15.	<i>Triadinium magnum</i>	0,0	0,0	6,0
16.	<i>Spirodinium uncinucleatum</i>	0,0	0,0	6,0
17.	<i>Bundleia triangularis</i>	0,0	0,0	4,5
18.	<i>Blepharocorys microcorys</i>	0,0	0,0	4,0
19.	<i>Triadinium caudatum</i>	0,0	0,0	4,0
20.	<i>Paraisotrichopsis composita</i>	0,0	0,0	2,0
21.	<i>Blepharoprosthium pireum</i>	0,0	0,0	2,0
22.	<i>Ditoxum funinucleum</i>	0,0	0,0	1,0
23.	<i>Cochliatoxum periachtum</i>	0,0	0,0	0,5
24.	<i>Polymorphella ampulla</i>	0,0	0,0	0,5
25.	<i>Holophryoides macrotricha</i>	0,0	0,0	ед.
26.	<i>Circodinium minimum</i>	0,0	0,0	ед.
27.	<i>Tetratoxum parvum</i>	0,0	0,0	ед.
28.	<i>Allantoxena biseriale</i>	0,0	0,0	ед.
29.	<i>Arcosoma brevicorniger</i>	0,0	0,0	ед.
30.	<i>Spirodinium magnum</i>	0,0	0,0	ед.

Кулан № 2. Самец 7,5 лет. Барсакельмес. 24. 01. 1987.

№	Вид, форма инфузорий	Встречаемость инфузорий по отделам кишечника %		
		I (слепая кишка)	II (вентральный отдел большой ободочной киш- ки)	III (дорзальный отдел большой ободочной киш- ки)
1.	<i>Cycloposthium bipalmatum</i>	52,0	8,5	0,0
2.	<i>Paraisotricha colpoidea</i>	27,0	5,5	0,0
3.	<i>Blepharozoum zonatum</i>	14,5	ед.	0,0
4.	<i>Holophryoides ovalis</i>	5,0	ед.	0,0
5.	<i>Blepharocorys curvigula</i>	1,5	0,0	4,0
6.	<i>Cycloposthium hemioni</i>	ед.	8,5	0,0
7.	<i>Didesmis quadrata</i>	ед.	1,5	0,0
8.	<i>Cycloposthium edentatum</i>	0,0	33,5	ед.
9.	<i>C. dentiferum f. latidens</i>	0,0	23,0	0,0
10.	<i>Paraisotricha minuta</i>	0,0	13,5	5,0
11.	<i>Bundleia piriformis</i>	0,0	6,0	7,5
12.	<i>Arcosoma brevicorniger</i>	0,0	ед.	0,0
13.	<i>Bundleia elongata</i>	0,0	0,0	26,0
14.	<i>Bundleia postciliata</i>	0,0	0,0	22,5
15.	<i>Blepharocor. curv. f. cirrata</i>	0,0	0,0	8,0
16.	<i>Blepharocorys angusta</i>	0,0	0,0	7,5
17.	<i>Blepharocorys microcorys</i>	0,0	0,0	6,0
18.	<i>Polymorphella ampulla</i>	0,0	0,0	3,0
19.	<i>Allantosoma intestinale</i>	0,0	0,0	2,5
20.	<i>Triadinium caudatum</i>	0,0	0,0	2,0
21.	<i>Gassovskiella galea</i>	0,0	0,0	2,0
22.	<i>Paraisotrichopsis composita</i>	0,0	0,0	2,0
23.	<i>Ditoxum funinucleum</i>	0,0	0,0	1,0
24.	<i>Cochliatoxum periachtum</i>	0,0	0,0	1,0
25.	<i>Spirodinium uncinucleatum</i>	0,0	0,0	0,5
26.	<i>Blepharoprosthium pireum</i>	0,0	0,0	0,5
27.	<i>Circodinium minimum</i>	0,0	0,0	ед.
28.	<i>Tetratoxum parvum</i>	0,0	0,0	ед.

Таблица 5.

Кулан № 3.. Самец 1,5 года. Барсакельмес. 04. 02. 1987

№	Вид, форма инфузорий	Встречаемость инфузорий по отделам кишечника %		
		I (слепая кишка)	II (вентральный отдел большой ободочной кишки)	III (дорзальный отдел большой ободочной кишки)
1.	<i>Blepharozoum zonatum</i>	88,5	6,0	0,0
2.	<i>Cycloposthium bipalmatum</i>	11,5	46,0	0,0
3.	<i>Cycloposthium edentatum</i>	ед.	28,0	0,0
4.	<i>Cycloposthium hemioni</i>	ед.	22,0	0,0
5.	<i>Blepharoprosthium pireum</i>	ед.	ед.	ед.
6.	<i>Blepharocor. cardionucleata</i>	ед.	ед.	2,5
7.	<i>Blepharocorys curvigula</i>	0,0	0,0	19,5
8.	<i>Blepharocorys microcorys</i>	0,0	0,0	12,0
9.	<i>Allantosoma intestinale</i>	0,0	0,0	8,5
10.	<i>Bundleia postciliata</i>	0,0	0,0	7,5
11.	<i>Polymorphella ampulla</i>	0,0	0,0	7,0
12.	<i>Blepharocorys angusta</i>	0,0	0,0	7,0
13.	<i>Bundleia elongata</i>	0,0	0,0	6,0
14.	<i>Allantoxena biseriale</i>	0,0	0,0	5,0
15.	<i>Cochliatoxum periachtum</i>	0,0	0,0	4,0
16.	<i>Holophryoides macrotricha</i>	0,0	0,0	4,0
17.	<i>Blepharocor. curv. f. cirrata</i>	0,0	0,0	3,5
18.	<i>Spirodinium uncinucleatum</i>	0,0	0,0	3,5
19.	<i>Bundleia piriformis</i>	0,0	0,0	2,5
20.	<i>Paraisotrichopsis composita</i>	0,0	0,0	2,0
21.	<i>Triadinium caudatum</i>	0,0	0,0	2,0
22.	<i>Ditoxum funinucleum</i>	0,0	0,0	2,0
23.	<i>Triadinium magnum</i>	0,0	0,0	1,5
24.	<i>Circodinium minimum</i>	0,0	0,0	ед.
25.	<i>Tetratoxum parvum</i>	0,0	0,0	ед.
26.	<i>Gassovskiella galea</i>	0,0	0,0	ед.

Таблица 6.

Кулан № 4. Самец 10 лет. Барсакельмес. 11. 02. 1987

№	Вид, форма инфузорий	Встречаемость инфузорий по отделам кишечника %		
		I (слепая кишка)	II (вентральный отдел большой ободочной киш- ки)	III (дорзальный отдел большой ободочной киш- ки)
1.	<i>Blepharocorys curvigula</i>	53,0	59,5	75,0
2.	<i>Blepharocor. curv. f. cirrata</i>	39,0	37,5	9,0
3.	<i>Spirodinium uncinucleatum</i>	8,0	3,0	16,0

Таблица 7.

Кулан № 5. Самец 5,5 лет. Барсакельмес. 12. 02. 1987.

№	Вид, форма инфузорий	Встречаемость инфузорий по отделам кишечника %		
		I (слепая кишка)	II (вентральный отдел большой ободочной киш- ки)	III (дорзальный отдел большой ободочной киш- ки)
1.	<i>Cycloposthium bipalmatum</i>	42,5	95,0	0,0
2.	<i>Holophryoides ovalis</i>	36,5	5,0	0,0
3.	<i>Blepharoprosthium pireum</i>	21,0	ед.	3,0
4.	<i>Blepharocorys angusta</i>	0,0	0,0	28,0
5.	<i>Bundleia postciliata</i>	0,0	0,0	19,0
6.	<i>Polymorphella ampulla</i>	0,0	0,0	10,0
7.	<i>Bundleia inflata</i>	0,0	0,0	8,5
8.	<i>Triadinium caudatum</i>	0,0	0,0	6,0
9.	<i>Blepharocorys microcorys</i>	0,0	0,0	5,0
10.	<i>Bundleia elongata</i>	0,0	0,0	4,5
11.	<i>Allantoxena biseriale</i>	0,0	0,0	4,5
12.	<i>Spirodinium uncinucleatum</i>	0,0	0,0	3,5
13.	<i>Blepharocorys curvigula</i>	0,0	0,0	2,5
14.	<i>Paraisotrichopsis composita</i>	0,0	0,0	2,0
15.	<i>Bundleia nana</i>	0,0	0,0	1,5
16.	<i>Arcosoma dicorniger</i>	0,0	0,0	1,0
17.	<i>Ditoxum funinucleum</i>	0,0	0,0	0,5
18.	<i>Circodinium minimum</i>	0,0	0,0	0,5
19.	<i>Gassovskiella galea</i>	0,0	0,0	ед.



Как видно из таблицы, в кишечнике кулана № 1 обнаружено 29 видов инфузорий, из них три вида - суктории.

В слепой кишке и вентральном отделе большой ободочной кишки отмечены одни и те же виды (всего 8 видов), но встречаемость их меняется в разных отделах кишечника. Так, *Blepharozoum zonatum* и *Cycloposthium edentatum* явно доминируют в слепой кишке (28,3% и 17%), однако в следующем отделе кишечника их доля в комплексе инфузорий значительно уменьшается (7% и 7,8%). *Didesmis quadrata* и *Cycloposthium bipalmatum* в слепой кишке встречаются гораздо реже, чем в вентральном отделе большой ободочной кишки (15,3% и 8,3%). В вентральном отделе большой ободочной кишки по численности они намного превосходят остальные виды (38% и 21,1%). После тазового загиба кишечника, в дорзальном отделе большой ободочной кишки инфузории I и II отделов толстого кишечника практически не встречаются, хотя их можно обнаружить в концевых отделах кишечника в формирующихся фекальных массах и в фекалиях, выведенных из организма кулана. Только один вид - *Bundleia piriformis* с примерно одинаковой частотой встречаемости найден во всех отделах толстого кишечника (3,5%, 4,9%, 4%).

В III отделе толстой кишки обнаружено 22 вида инфузорий. Содержимое кишечника здесь более густое, плотность популяций инфузорий почти в 10 раз больше, чем в предыдущем отделе кишечника, и в 1,5 раза больше, чем в слепой кишке. Наиболее многочисленны виды - *Bundleia postciliata* (12%) и суктория *Allantosoma intestinale* (12%), однако их доминирование слабо выражено на общем фоне других видов. Единично встречаются виды *Holophryoides macrotricha*, *Circodinium minimum*, *Tetratoxum parvum*, *Spirodinium magnum* и суктории *Allantoxena biseriale* и *Arcosoma brevicorniger*.

Кулан № 2 отстрелян 24 января 1987 года, хорошо упитанный самец, возраст 7,5 лет. Взято 30 проб кишечного содержимого из толстого кишечника (пробы № 375 - 394). Результаты анализа этих материалов приводятся в таблице 4.

Как видно из таблицы, в отделах I, II и III встречено 27 видов инфузорий, из них 2 вида сукторий. В слепой кишке найдено 7 видов. Здесь преимущественно обитает *Cycloposthium bipalmatum* (52%), в два раза реже встречается *Paraisotricha colpoidea* (27%). Единично встречаются *Didesmis quadrata* и *Cycloposthium hemioni*.

В следующем II отделе кишечника *Cycloposthium bipalmatum* и *Paraisotricha colpoidea* уже отмечаются гораздо реже (8,5% и 5,5%), а основную массу составляют *Cycloposthium edentatum* (33,5%) и *Cycloposthium dentiferum f. latidens* (23%), отсутствующие в слепой кишке. Таким образом, фауна инфузорий в вентральном отделе большой ободочной кишки достигает 11 видов. Единично встречается суктория *Arcosoma brevicorniger*.

В отличие от обитателей кишечника кулана № 1, у кулана № 2 несколько видов инфузорий встречаются и в двух первых отделах толстого кишечника, и в третьем. Это *Blepharocorys curvigula* (1,5% в слепой кишке и 4% в дорзальном отделе большой ободочной кишки), *Cycloposthium edentatum* (встречается в III отделе единично), *Paraisotricha minuta* (13,5% в вентральном и 5% в дорзальном отделе большой ободочной кишки) и *Bundleia piriformis* (6% в вентральном и 7,5% в дорзальном отделе большой ободочной кишки).

В III отделе кишечника кулана № 2 найдено 20 видов и форм инфузорий, из них 16 обитают только в данном отделе. Среди них наиболее многочисленны *Bundleia elongata* (26%) и *Bundleia postciliata* (22,5%). Из сукто-

рий здесь найдена *Allantosoma intestinale* (2,5%). Единично встречаются *Tetratoxum parvum* и *Circodinium minimum*.

Кулан № 3, самец, отстрелян 4 февраля 1987 г. Возраст - 1,5 года. В связи с тем, что в загоне куланов обильно кормили ячменем, в слепой кишке было обнаружено очень много крахмальных зерен.

Взято 16 проб (№ 395 - 410). Данные приведены в таблице 5. Всего в кишечнике найдено 25 видов инфузорий, из них 2 суктории. В слепой кишке подавляющее большинство инфузории представлено всего двумя видами *Blepharozoum zonatum* (88,5%) и *Cycloposthium bipalmatum* (11,5%). Встречены единично *Cycloposthium edentatum*, *Cycloposthium hemioni*, *Blepharoprosthium pireum* и *Blepharocorys cardionucleata*.

В следующем отделе кишечника (II) доля *Blepharozoum zonatum* резко падает (6%), а *Cycloposthium bipalmatum* увеличивается (46%). Заметно повышается частота встречаемости двух других видов циклопостиид - *C. edentatum* (28%) и *C. hemioni* (22%). Всего и в I и II отделах отмечено 6 видов и форм, два из них найдены в небольших количествах в III отделе кишечника - это *Blepharoprosthium pireum* (единично) и *Blepharocorys cardionucleata* (2,5%).

В III отделе обнаружен 21 вид инфузорий. Преобладают по численности *Blepharocorys curvigula* (19,5%) и *Blepharocorys microcorys* (12%). Значительную долю в комплексе инфузорий составляют суктории *Allantosoma intestinale* (8,5%) и *Allantoxena biseriale* (5%). Единично встречаются *Circodinium minimum*, *Tetratoxum parvum* и *Gassovskiella galea*.

Кулан № 4 пал в загоне центральной усадьбы заповедника Барсакельмес 11 февраля 1987 г. Самец десяти лет. Причина гибели - острое расширение желудка, вызванное перекормом сухим ячменем. Течение болезни было стремительное, происходило ночью, из-за чего и не было вовремя обнаружено. К утру болезнь приняла необратимый характер, и помощь поги-

бающему животному было уже нельзя. 16 проб из кишечника (№ 411 - 426) взяты через 30 минут после смерти. Данные по встречаемости инфузорий приведены в таблице 6.

Встречено всего 2 вида инфузорий: *Blepharocorys curvigula* (*f. curvigula* и *f. cirrata*) и *Spirodinium uncinucleatum*. Плотность популяции инфузорий низкая, у обоих видов не наблюдалось какой-либо приуроченности к определенному отделу кишечника. По всем характеристикам фауна инфузорий кишечника кулана № 4 аномальна. Возможно, здесь имелась некая связь с болезнью кулана. Возникают два противоположных предположения: 1) имевшиеся другие инфузории погибли и были выведены из-за нарушения физиологических процессов в кишечнике, а оставшиеся виды малочисленны; 2) кишечник кулана не справился с повышенной нагрузкой именно из-за недостатка в нем инфузорий. В таком случае, здесь имела место определенная взаимосвязь инфузорной фауны и благосостояния хозяина.

Кулан № 5, самец, отстрелян 12 февраля 1987 г. в загоне центральной усадьбы заповедника Барсакельмес. Упитанность животного - средняя, возраст - 5,5 лет. Из кишечника взято 16 проб (№ 427 - 442). Данные приведены в таблице 7.

Общее число видов, найденных у кулана № 3 - 19. Из них в слепой кишке встречено 3 вида, мало отличающихся между собой по численности: *Cycloposthium bipalmatum* (42,5%), *Holophryoides ovalis* (36,5%), *Blepharoprosthium pireum* (21%). В следующем (II) отделе *Cycloposthium bipalmatum* приобретает огромный "удельный вес" - 95%, а *Blepharoprosthium pireum* не встречается. В III отделе *Blepharoprosthium pireum* появляется снова (3%).

Остальные виды в дорзальном отделе большой ободочной кишки характерны для данного отдела кишечника. Чаще всего встречается

*Blepharocorys angusta* (28%) и *Bundleia postciliata* (19%), самая редкая - *Gassovskiella galea*. Найдено две редких для лошадей сосущих инфузории - *Allantoxena biseriale* (4,5%) и *Arcosoma dicorniger* (1%), в то время, как *Allantosoma intestinale*, самая распространенная суктория у куланов и других лошадиных, в данной особи хозяина полностью отсутствует. Всего в III отделе кишечника кулана № 5 встречено 17 видов эндобийонтных инфузорий.

Анализ данных из куланов № 1, 2, 3 и 5 показывает, что фауна различных отделов толстого кишечника куланов представлена 3 группами видов (табл. 8). Названия "проксимальная и дистальная фауна" были предложены Стрелковым (1939 г.).

Таблица 8.

## Распределение инфузорий по отделам кишечника куланов

Проксимальная фауна (слепой кишки и вентрального отдела большой ободочной кишки)	Дистальная фауна (дорзального отдела большой ободочной кишки)	Виды, встречающиеся во всех отделах толстого кишечника и в слепой кишке
<i>Holophryoides ovalis</i> <i>Blepharozoum zonatum</i> <i>Alloiozona trizona</i> <i>Didesmis quadrata</i> <i>Paraisotricha colpoidea</i> <i>Cycloposthium bipalmatum</i> <i>Cycloposthium edentatum</i> <i>Cycloposthium hemioni</i> <i>C. dentiferum f. latidens</i> <i>Cycloposthium ponomarevi</i>	<i>Holophryoides macrotricha</i> <i>Paraisotrichopsis composita</i> <i>Polymorphella ampulla</i> <i>Bundleia postciliata</i> <i>Bundleia nana</i> <i>Bundleia elongata</i> <i>Bundleia triangularis</i> <i>Bundleia inflata</i> <i>Blepharocor. curv. f. cirrata</i> <i>Blepharocorys angusta</i> <i>Blepharocorys microcorys</i> <i>Circodinium minimum</i> <i>Ditoxum funinucleum</i> <i>Triadinium caudatum</i> <i>Triadinium magnum</i> <i>Gassovskiella galea</i> <i>Cochliatoxum periachtum</i> <i>Tetratoxum parvum</i> <i>Spirodinium uncinucleatum</i> <i>Spirodinium magnum</i> <i>Allantosoma intestinale</i> <i>Allantoxena biseriale</i>	<i>Blepharoprosthium pireum</i> <i>Bundleia piriformis</i> <i>Paraisotricha minuta</i> <i>Blepharocorys curvigula</i> <i>Blepharocor. cardionucleata</i> <i>Arcosoma brevicorniger</i>

Как видно из таблицы 8, проксимальная фауна представлена у куланов 10 видами, дистальная фауна - 23 видами. Только 6 видов встречаются во всех отделах толстого кишечника. Такое тяготение инфузорий к определенному отделу кишечника наблюдается у большинства исследованных куланов. Стрелковым (1939) этот факт был отмечен на примере домашней лошади. Полученные нами результаты во многом совпадают с его данными. Такое сходство указывает на общность паразитофауны близкородственных видов хозяев.

## 5. Биология инфузорий из кишечника кулана

### 5.1. Питание инфузорий в кишечнике кулана

В результате проведенных исследований, по составу используемой пищи, было выявлено 4 группы инфузорий:

к 1-й группе относятся инфузории, питающиеся непосредственно растительными частицами - волокнами, отдельными клетками растений. Мы условно называем их "растительоядными". Представители этой группы инфузорий представлены на рисунке 64.

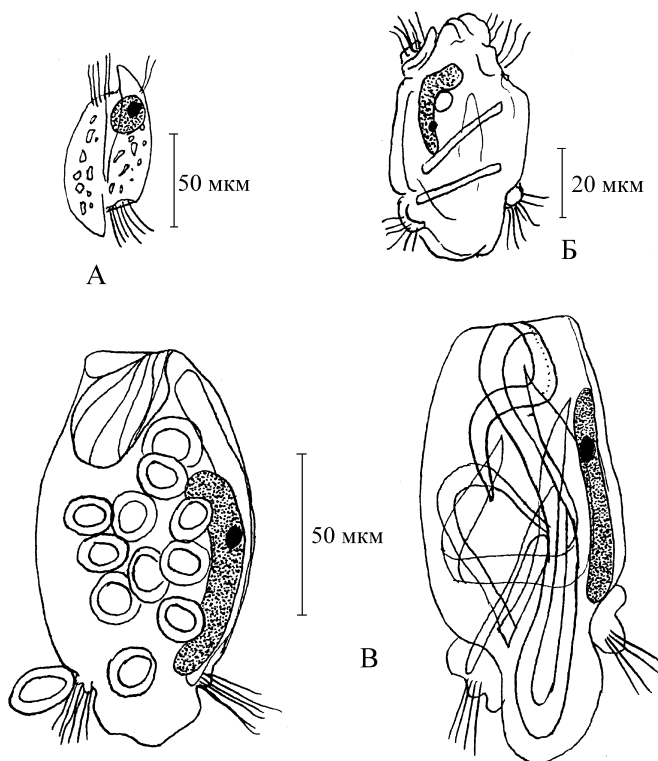


Рис. 64. Инфузории, питающиеся растительными частицами (А - *Blepharocorys microcorys*; Б - *Tetratoxum parvum*; В - *Cycloposthium edentatum*)

Размер используемых растительных частиц сильно варьирует и зависит от размера тела инфузории. Самые мелкие пищевые частицы используются следующими видами инфузорий: *Blepharocorys microcorys* (рис. 64,

А), *Bundleia piriformis*, *Bundleia triangularis*. Размер пищевых частиц не превышает 6-8 мкм.

В цитоплазме инфузорий *Tetratoxum parvum* (рис. 64, Б), *Ditoxum funinucleum*, *Triadinium caudatum*, *T. magnum*, *Gassovskiella galea*, встречаются растительные пищевые частицы до 30 мкм в длину.

Самые крупные растительные клетки и волокна обнаруживаются в цитоплазме инфузорий *Cycloposthium edentatum* (рис. 64, В), *Cycloposthium dentiferum* и *Cochliatoxum periachtum*. Длина растительных волокон часто в несколько раз превышает длину тела инфузории, нередко скрученные волокна деформируют части тела инфузории. Особенно подвержен деформации относительно мягкий, эластичный каудальный отросток у циклопостиид.

К группе "растительоядных" относится 11 видов инфузорий.

Во 2-ю группу включены инфузории, отдающие предпочтение при выборе пищи зернам крахмала (рис. 65). Мы назвали их "крахмалоядными". Хотим еще раз отметить, что все обследованные нами куланы подкармливались ячменем, и в связи с этим имели в содержимом кишечника большое количество крахмала. В некоторых случаях зерна крахмала создавали помеху при микроскопировании инфузории. Но даже при таком изобилии ценного пищевого продукта мы встретили только пять видов инфузорий, цитоплазма которых была наполнена крахмальными зернами. Это *Blepharozoum zonatum* (рис. 65, А), *Spirodinium uncinucleatum* (рис. 65, Б), *Alloiozona trizona*, *Blepharoprosthium pireum* и *Holophryoides ovalis*.



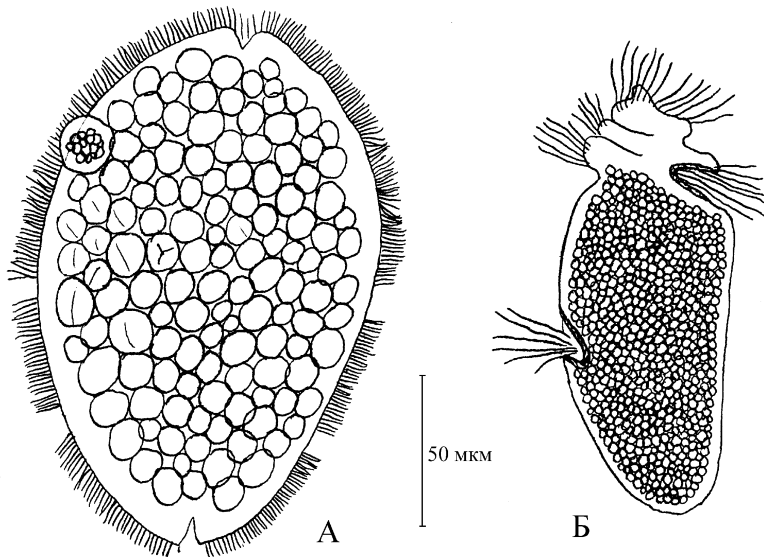


Рис. 65. Инфузории, питающиеся зернами крахмала (А - *Blepharozoum zonatum*; Б - *Spirodinium uncinucleatum*)

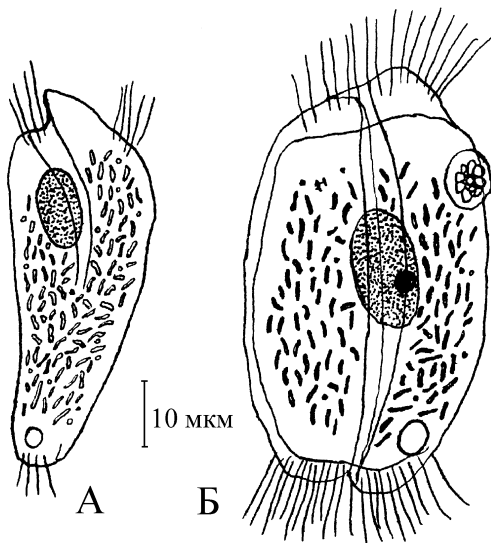


Рис. 66. Инфузории, питающиеся бактериями (А - *Blepharocorys angusta*; Б - *Didesmis quadrata*)

3-я группа представлена инфузориями, значительную долю в рационе которых, наряду с мелкими растительными частицами, занимают бактерии (рис. 66). В этой связи мы условно назвали инфузорий этой группы "бактериофагами". Многие из этих инфузорий отдадут предпочтение питанию именно бактериями. Это *Paraisotricha colpoida*, *Paraisotricha minuta*,

*Paraisotrichopsis composita*, *Polymorphella ampulla*, *Holophryoides macrotricha*, *Bundleia postciliata*, *Bundleia nana*, *Bundleia elongata*, *Bundleia inflata*, *Blepharocorys angusta* (рис. 66, А), *Blepharocorys curvigula*, *Blepharocorys cardionucleata*, *Circodinium minimum*, *Didesmis quadrata* (рис. 66, Б).

4-я группа включает сосущих инфузорий, принадлежащих к семейству Allantosomidae (рис. 67) - *Allantosoma intestinale* (рис. 67, А), *Allantoxena biseriale*, *Arcosoma dicorniger* (рис. 67, Б), *A. brevicorniger*. Часто в фиксированном материале мы находим сукторий, прикрепившихся к *Cycloposthium* или к другим крупным инфузориям, иногда сразу несколько сукторий на одной особи.

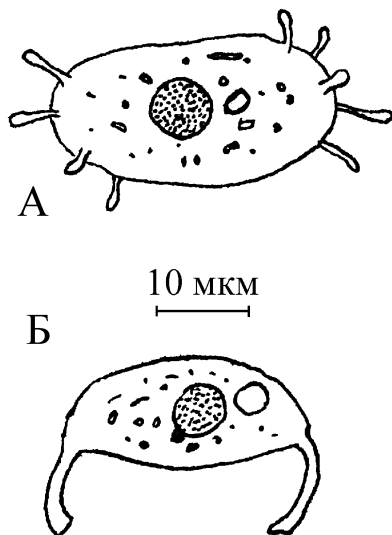
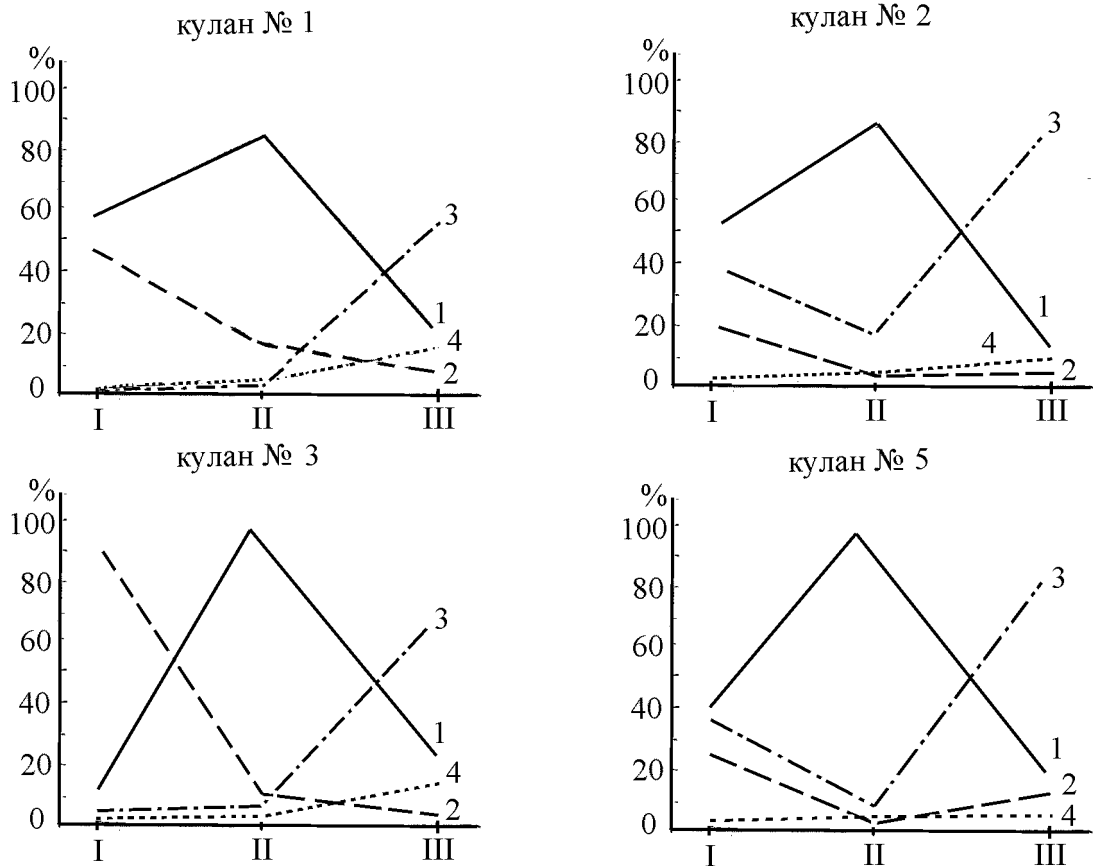


Рис. 67. Суктории (А - *Allantosoma intestinale*; Б - *Arcosoma dicorniger*)

В разных отделах кишечника процент встречаемости инфузорий, входящих в ту или иную трофическую группу, значительно изменяется. Характер изменений показан на диаграммах 2 - 7. Соотношение численности разных групп питания инфузорий в разных отделах кишечника приведено на диаграмме 2. Мы отметили, что существуют определенные тенденции к преобладанию той или иной трофической группы инфузорий в разных отделах кишечника.



I - слепая кишка; II - ventральный отдел большой ободочной кишки; III - дорзальный отдел большой ободочной кишки; 1 - инфузории, питающиеся растительными частицами; 2 - инфузории, предпочитающие крахмал; 3 - "бактериофаги"; 4 - суктории

Диаграмма 2. Встречаемость инфузорий разных групп питания по отделам кишечника у разных особей куланов (в %).

Инфузории первой трофической группы ("растительоядные"), встречаются в достаточно больших количествах в слепой кишке (диагр. 3). Только у кулана № 3 доля растительоядных инфузорий в слепой кишке сравнительно небольшая - 11,5%. В следующем, ventральном отделе большой ободочной кишки у большинства куланов процент растительоядных инфузорий резко увеличивается и достигает максимальных значений (до 98% у кулана №5). В дорзальном отделе большой ободочной кишки количество инфузорий первой трофической группы значительно уменьшается. Здесь процент встречаемости инфузорий этой группы невысок (около

20%), но он наиболее стабильный в сравнении с другими отделами кишечника.

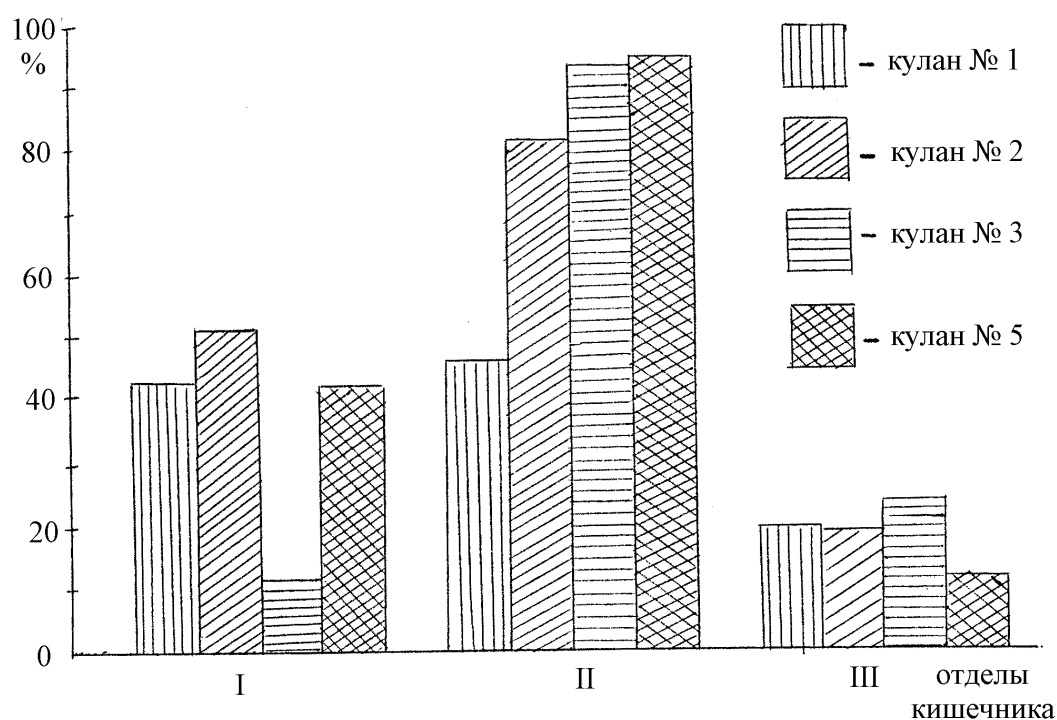


Диаграмма 3. Встречаемость инфузорий, питающихся растительными частями, в отделах кишечника кулана (%).

Инфузории 2 группы питания ("крахмалоядные") широко встречаются в слепой кишке (диагр. 4). Лишь у кулана № 2 процент инфузорий этой группы несколько ниже - 19%. В последующих отделах кишечника число "крахмалоядных" инфузорий заметно меньше, возможно, это связано с особенностями физиологии пищеварения хозяина, так как крахмал, в большом количестве присутствующий в содержимом слепой кишки, в следующих отделах кишечника оказывается большей частью уже утилизирован хозяином.

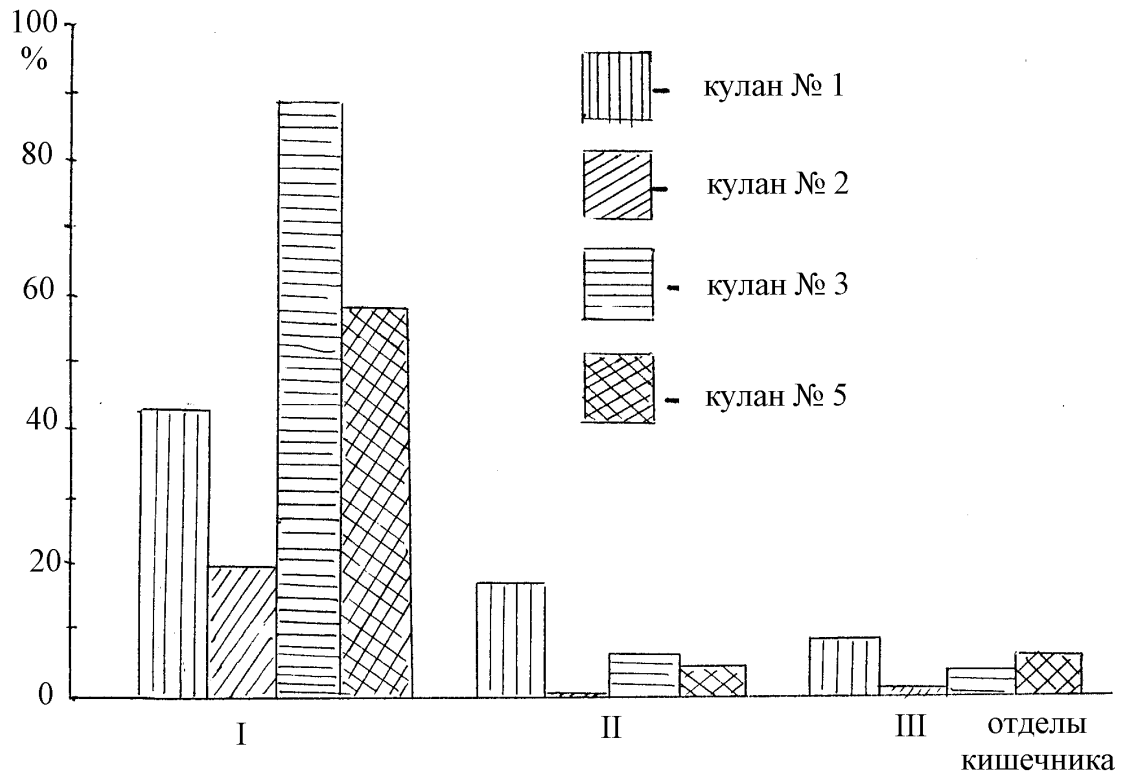


Диаграмма 4. Встречаемость инфузорий, питающихся зернами крахмала, в отделах кишечника кулана (%).

Инфузории 3 группы питания ("бактериофаги") очень неравномерно представлены у разных особей хозяина (диагр. 5). В слепой кишке разных особей куланов их содержание варьирует от 0 до 28,5%, в вентральном отделе большой ободочной кишки - от 0 до 38%. В дорзальном отделе большой ободочной кишки процент встречаемости бактериофагов также неодинаков, и к тому же он является очень высоким (от 56 до 76,5%) и довольно стабильным у разных особей хозяина.

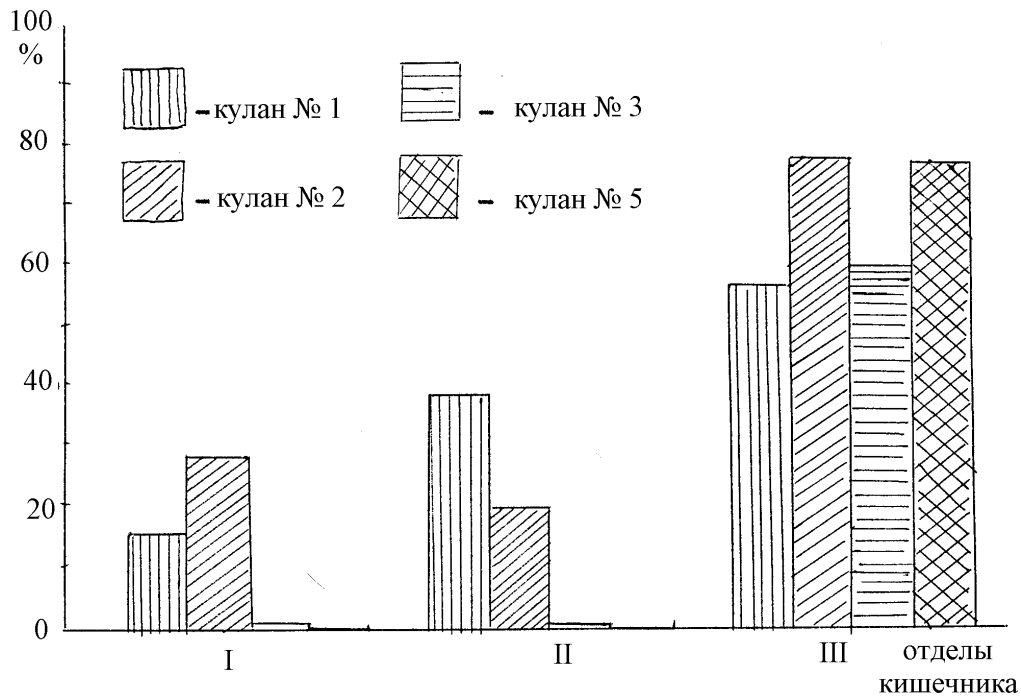


Диаграмма 5. Встречаемость инфузорий, преимущественно питающихся бактериями, в отделах кишечника кулана (%).

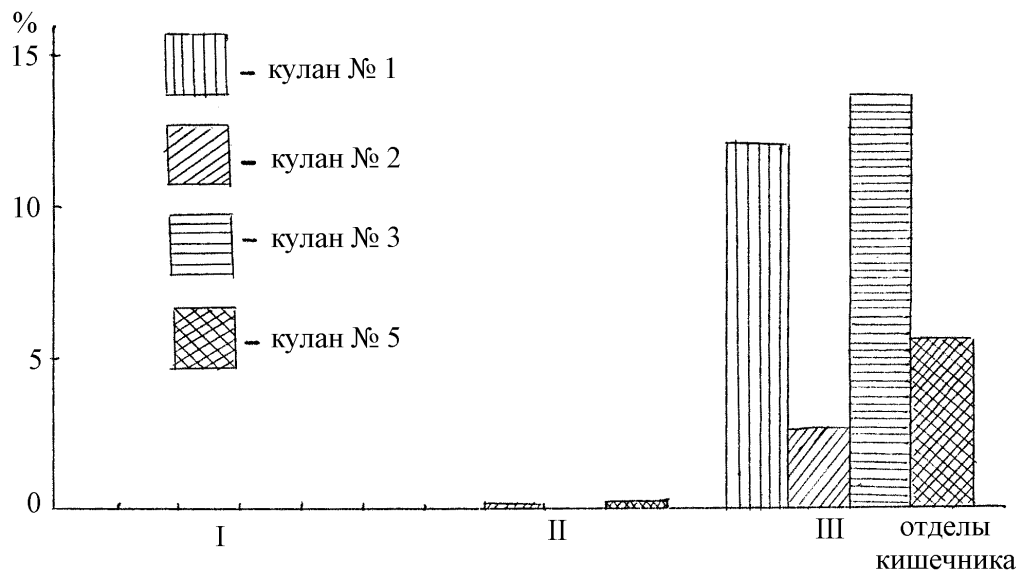


Диаграмма 6. Встречаемость сукторий в отделах кишечника кулана (%).

Инфузории 4 группы питания (суктории) практически отсутствуют в слепой кишке. В вентральном отделе большой ободочной кишки встречены единично и только у куланов № 2 и № 5 (диагр. 6). В дорзальном отделе большой ободочной кишки суктории широко представлены у всех обследо-

ванных куланов с амплитудой встречаемости от 4,5% (кулан № 2) до 13,5% (кулан № 3).

Таким образом, у всех обследованных куланов эндобионтные инфузории сходным образом приурочены преимущественно к трем отделам кишечника. Средние данные в обобщенном виде по всем четырем куланам приведены на диаграмме 7.

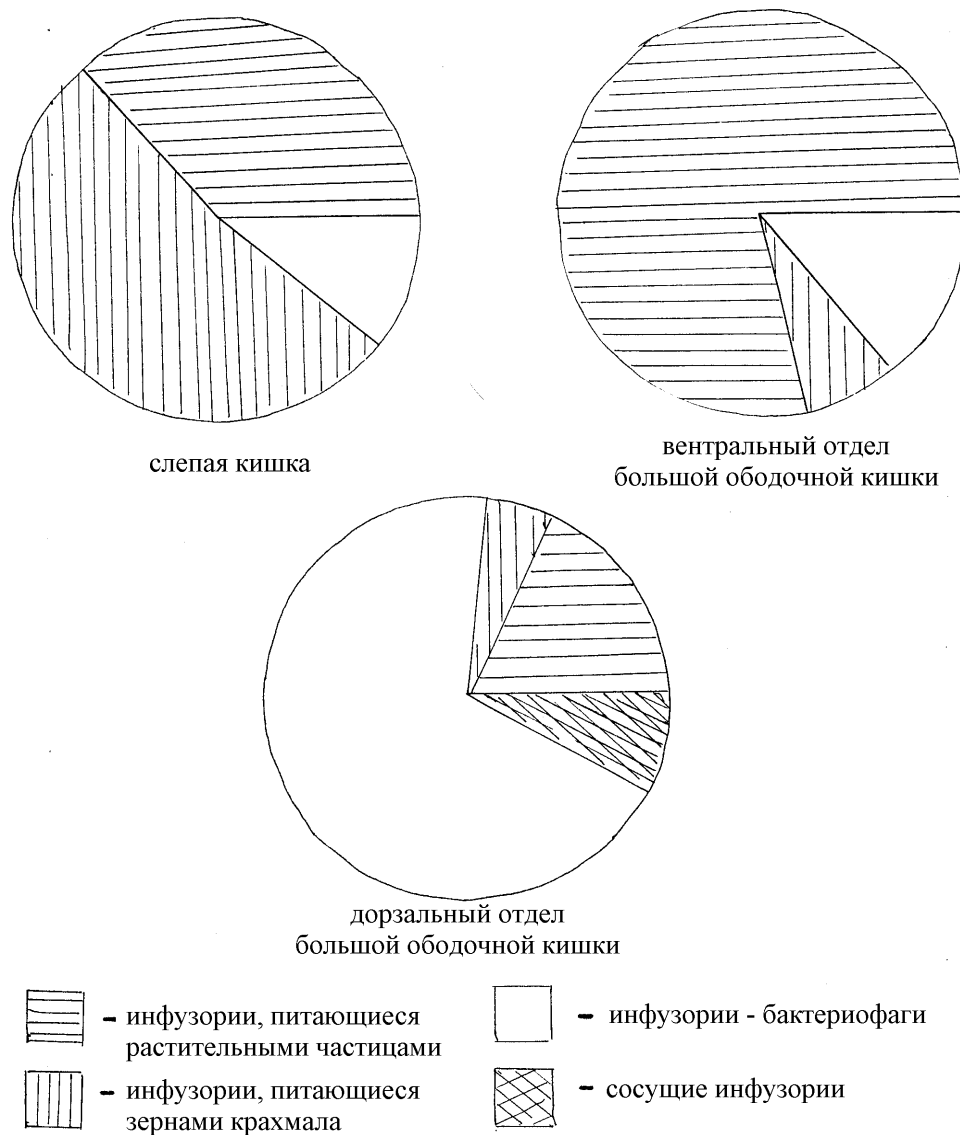


Диаграмма 7. Соотношение численности инфузორий разных трофических групп в кишечнике кулана

Как видно из диаграммы 7, в слепой кишке основную массу составляют инфузории, питающиеся крахмалом. Несколько уступают им по чис-

ленности растительноядные инфузории, доля бактериофагов сравнительно невелика.

В вентральном отделе большой ободочной кишки доля растительноядных инфузорий значительно превышает численность всех остальных. Доля крахмалоядных невелика, а бактериофаги встречаются чаще. В дорзальном отделе большой ободочной кишки доминируют бактериофаги. Растительноядных остается совсем немного, как и крахмалоядных. Кроме того, в данном отделе появляются суктории, их доля достаточно большая.

Из видов в слепой кишке доминируют крахмалоядные инфузории *Blepharozoum zonatum*, *Blepharoprosthium pireum*, *Holophryoides ovalis* и *Spirodinium uncinucleatum*.

В вентральном отделе большой ободочной кишки доминируют растительноядные виды: *Bundleia triangularis*, *Bundleia piriformis*, *Blepharocorys microcorys*, *Cycloposthium bipalmatum*, *Cycloposthium edentatum*, *Cycloposthium dentiferum*, *Ditoxum funinucleum*, *Gassovskiella galea*, *Triadinium caudatum*, *Triadinium magnum*, *Tetratoxum parvum*, *Cochliatoxum periachtum*.

В дорзальном отделе большой ободочной кишки доминируют инфузории, питающиеся преимущественно бактериями: *Paraisotricha colpoidea*, *Paraisotricha minuta*, *Paraisotrichopsis composita*, *Polymorphella ampulla*, *Holophryoides macrotricha*, *Bundleia postciliata*, *Bundleia nana*, *Bundleia elongata*, *Bundleia inflata*, *Blepharocorys angusta*, *Blepharocorys curvigula*, *Blepharocorys cardionucleata*, *Circodinium minimum*, *Didesmis quadrata*.

В подобном распределении инфузорий прослеживается связь с пищеварительными процессами в кишечнике кулана (Корнилова, 1994). В слепой кишке с относительно жидким содержимым обычно находится большое количество крахмала, во II отделе остается большое количество непереваренных растительных частиц. В III отделе кишечника оказываются



благоприятными условия для развития многих групп бактерий, и, следовательно, именно здесь находится значительная кормовая база для инфузорий, питающихся бактериями. Огромное количество таких инфузорий в III отделе кишечника, по нашему мнению, является мощным регулятором, ограничивающим размножение гнилостных бактерий, в этом мы видим непосредственную пользу эндобионтных инфузорий для хозяина-кулана.

Параллельное исследование эндопаразитической фауны кулана и особенностей его биологии проведены впервые. В результате изучения взаимоотношений в системе "паразит-хозяин" - кулан и инфузории его кишечника, мы имеем достаточно оснований предполагать важную роль инфузорий в поддержании оптимального режима пищеварения в толстом кишечнике путем регуляции численности бактерий. Наличие определенной фауны инфузорий в кишечнике кулана является, на наш взгляд, необходимым условием для нормальной жизнедеятельности животного, а ее состав и численность может служить ценным диагностическим признаком жизненного состояния особи хозяина. В качестве практического вывода - мы предлагаем при переселении куланов в новые места для акклиматизации отбирать преимущественно особей с наиболее многочисленным видовым составом эндобионтных инфузорий (оптимально - с повышенным содержанием "бактериофагов"), а в будущем, возможно, даже производить моделирование оптимальной симбиотической фауны инфузорий в кишечнике этих ценных охраняемых эквидов.

## **5. 2. Передача эндобионтных инфузорий от одной особи хозяина к другой.**

Почти все исследователи делали попытки найти цисты или цистоподобные состояния инфузорий из кишечника хиндгутов (млекопитающих с ферментацией в задних отделах кишечника), которые способствуют переживанию неблагоприятных условий внешней среды при передаче от одного хозяина к другому. Исследования велись в основном на объекте домашняя лошадь. Высказывались различные предположения, не подкрепленные, впрочем, реальными фактами. По мнению Стрелкова "единственный способ передачи инфузорий от лошади к лошади может осуществляться только посредством цист,... еще не открытых для кишечных инфузорий. Предполагается также наличие цистоподобных стадий, при которых отстает эктоплазма с ресничками, а внутреннее содержимое округляется и окружается студенистой оболочкой" (Стрелков, 1939).

В дистальном отделе малой ободочной кишки и в фекальных пробах часто встречаются крупные инфузории из рода *Cycloposthium* в так называемом "склерифицированном состоянии". У них полностью втянуты цирри, уплотнен кортекс. Окраска инфузории изменяется от желтой до коричневой. Такие экземпляры очень прочные, трудно поддаются механическому воздействию. И рядом с ними находятся светлые мертвые инфузории с разорванной оболочкой, деформированной глоткой, фрагменты цирри. Сходную картину можно наблюдать и в отношении *Ditoxum*, *Tripalmaria*. Однако большинство найденных в фекалиях кулана видов эндобионтных инфузорий представлено или мертвыми, разрушенными экземплярами, или неповрежденными активными трофозоидами. Ни цист, ни "цистоподобных стадий" нами замечено не было.

Мы попытались исследовать те жизненные формы, посредством которых происходит заражение хозяина. Основной путь заражения совершен-

но очевиден: инфузории (или их покоящиеся стадии) выходят с фекальными массами во внешнюю среду. Затем, в течение нескольких часов (в лучшем случае) часть фекалий оказывается проглоченной другой особью кулана. При этом находящиеся в фекалиях инфузории должны преодолеть желудок кулана (с высокой кислотностью), тонкий кишечник, а инфузории "дистального" комплекса фауны - еще и слепую кишку, а также вентральный отдел большой ободочной кишки.

Мы брали пробы из фекалий через разные промежутки времени после испражнения кулана. Такие же исследования мы проводили и на базовых конюшнях над инфузориями из фекалий лошадей. Было установлено, что в течение 30 - 40 минут после испражнения в фекалиях кулана можно констатировать присутствие живых инфузорий. У лошадей это время достигает 2 - 3 часов. Вероятно, сказываются особенности физиологии и местообитания данных хозяев. У кулана фекалии мельче и суше, чем у лошадей. В условиях жаркого летнего климата в Барсакельмесском заповеднике уже через 2 - 4 часа после испражнения фекалии куланов почти полностью высыхают. В условиях конюшни в Ленинградской области фекалии лошади могут оставаться влажными до 2 - 8 суток и дольше.

Но, учитывая поведение животных - хозяев, отметим, что копрофагия обычно происходит в первые 2 - 3 часа или почти тотчас после испражнения. Поэтому вполне вероятно, что заражение хозяина может идти путем заглатывания фекалий с еще живыми инфузориями, на стадии активных трофозоитов. Мы предполагаем, что и такой барьер, как желудок кулана, многие виды инфузорий преодолевают в стадии активных трофозоитов.

Мы считаем, что при передаче инфузорий основную роль играет высокая жизнеспособность этих простейших, их широкая приспособляемость к меняющимся условиям среды, благодаря чему эндобионтные инфузории долгое время остаются живыми и вне тела хозяина.

Например, инфузории *Balantidium coli* (п/кл. Trichostomatia, отр. Vestibuliferida), близкородственные эндобионты инфузориям эквид и дважды обнаруженные в кишечнике лошади (Cunha, 1917; Wolska, 1962) способны оставаться в фекалиях свиней, обезьян, грызунов в состоянии активных трофозоитов на протяжении нескольких часов и даже дней, и лишь после этого начинают инцистироваться (Rostkowska, 1970; Корнилова, 2003 а). Есть сведения о том, что крыс в лабораторных условиях не удалось заразить цистами балантидий, а лишь активными трофозоитами посредством лапаротомии (Хейсин, Пик-Левонтин, 1946). Возможно, заражение инфузориями крыс, обитающих около свинарников, происходит при посредстве активных трофозоитов *Balantidium coli*, долгое время сохраняющих жизнеспособность.

О высоких адаптационных свойствах активных трофозоитов инфузорий свидетельствует изучение свободноживущих инфузорий, обладающих способностью оставаться живыми при резко меняющихся факторах окружающей их среды. Сравнение эндобионтов млекопитающих с бентосными инфузориями пресноводных водоемов уже приводилось ранее (Догель, 1951), был выявлен ряд интересных морфологических конвергенций, связанных со сходностью условий обитания.

Известно, что псаммофильные инфузории - это особая группа, характеризующаяся, помимо основных свойств, еще и высокой приспособляемостью к широкому спектру изменений внешней среды (химических, термических и т.д.). В частности, по способности выносить загрязнения различного характера псаммофильные инфузории занимают одно из первых мест среди других гидробионтов (Агамалиев, 1983). Было проведено тщательное исследование особенностей этой группы организмов (Бурковский, 1967, 1968, 1971; Агамалиев, 1983). Представляет научный интерес сопо-

ставление адаптационных свойств псаммофильных и эндопаразитических инфузорий по ряду позиций:

1. Отношение к содержанию кислорода. Псаммофильные инфузории, как правило, обитают в аэробных условиях, однако 60 - 70% их оказываются эвриоксибионтами (Агамалиев, 1983), то есть они обнаруживаются почти при любом, в том числе почти нулевом содержании кислорода в среде обитания. Инфузории из кишечника лошади обитают в анаэробных условиях, однако способны в течение нескольких часов пережить во внешней среде в аэробных условиях. При этом наиболее устойчивыми оказываются *Paraisotrichidae* (Wolska, 1964 б).

2. Влияние температуры. Выходя с фекалиями наружу из организма хозяина, инфузории подвергаются воздействию охлаждения или подогрева. Отметим, что в жаркий летний сезон на Барсакельмесе температура на поверхности почвы иногда достигает  $70^{\circ}\text{C}$ . Пока из фекалий кулана еще испаряется влага после испражнения, температура в них отличается от температуры внутри тела хозяина на  $\pm 5 - 7^{\circ}$ . В зимний сезон этот перепад температур достигает больших величин: от  $+39^{\circ}$  (в теле кулана) до  $0 - -35^{\circ}$  (снаружи). Уже при небольшом морозе фекалии замерзают, и их дальнейшее охлаждение с точки зрения нашего исследования не имеет большого значения, так как замерзшие фекалии куланами не поедаются.

По данным Бурковского, большинство видов псаммофильных инфузорий являются эвритермными и выдерживают значительные колебания температуры окружающей среды (Бурковский, 1968, 1971). Некоторые виды встречаются и там, где колебания температуры воды достигают амплитуды от  $0^{\circ}$  до  $+30^{\circ}\text{C}$  (Агамалиев, 1983). Для многих видов инфузорий, в том числе эндобионтных, характерна значительная способность к температурным адаптациям (Суханова, 1972).

3. Влияние повышенной кислотности среды. По данным Агамалиева среди псаммофильных инфузорий встречаются многие виды, чрезвычайно устойчивые к подобным воздействиям. Это виды, обитающие на участках, загрязняемых бытовыми сточными водами и промышленными отходами (Агамалиев, 1983).

На пути заражения эндопаразитические инфузории неизбежно должны преодолеть желудок кулана и выдержать в течение нескольких часов воздействие повышенной кислотности в сочетании с пищеварительными ферментами.

Таким образом, высокая жизнеспособность активных трофозоитов инфузорий, устойчивость к воздействию неблагоприятных, резко изменяющихся факторов внешней среды характеризует обширную группу видов, куда входят эндобионты пищеварительного тракта млекопитающих, свободноживущие псаммофильные инфузории и другие. Мы полагаем, что при дальнейших исследованиях кишечных инфузорий важно изучить те физиологические механизмы, которые обеспечивают высокие адаптационные возможности живых активных инфузорий, обитающих в кишечнике куланов и других эквид.

## 6. Географическое распространение инфузорий кишечника кулана и других эквид.

В прошлом куланы занимали обширный ареал. В настоящее время на территории СНГ куланы обитают лишь на юге Туркмении, и в нескольких других регионах, куда их расселил человек. За длительный срок обитания на новом месте в окружении других копытных, эти новообразованные популяции приобрели некоторые особенности, характерные только для них. Фауна эндобионтных инфузорий также могла приобретать своеобразные черты. Для сравнения мы провели копрологический анализ фекалий других эквид, обитавших совместно с куланами. Находясь вместе, эквиды могут обогащать друг друга эндобионтными инфузориями, так что и фауна инфузорий кулана в разных местах может приобретать разный состав. До сих пор подобных исследований по данному вопросу не проводилось. Поэтому мы решили изучить видовой состав инфузорий, обитающих в пищеварительном тракте куланов из разных географических пунктов (заповедников и зоопарков), а также сравнить его с фауной инфузорий, обитающих в кишечнике других эквидов, живущих по соседству с куланами.

Все обследованные нами куланы относятся к одному подвиду - туркменский кулан *Equus hemionus kulan*.

В 50-х годах группы этих животных были завезены из Бадхызского государственного заповедника в государственный заповедник "Аскания-Нова" (ГЗАН) и Барсакельмесский государственный заповедник (БКГЗ), попав таким образом в разные географические и климатические зоны, значительно удаленные друг от друга, в различные условия содержания, питания, водопоев. Позже несколько куланов из Бадхыза были доставлены в Ленинградский зоопарк (Л. З.) где размножились и сформировали небольшое стадо. В 80 - х годах 20-го столетия несколько десятков куланов были вывезены с острова Барсакельмес и помещены в Капчагайское охотничье-запо-

ведное хозяйство (КОЗХ) и несколько особей - в Алма-Атинский зоопарк (А. З.)

Нами проведен копрологический анализ у 85% куланов Барсакельмеса, 20% куланов Аскании-Нова, 65% куланов Капчагая, выборочно обследованы особи, содержащиеся в указанных выше зоопарках.

Исследован видовой состав эндобионтной фауны инфузорий куланов. Метод изучения эндопаразитической фауны эквидов с помощью копрологического анализа позволяет выявлять массовые виды инфузорий. В табл. 9 представлена частота встречаемости найденных видов инфузорий у куланов из разных мест.

У куланов Барсакельмеса нами найдено 54 вида эндобионтных инфузорий, среди них 10 видов являются массовыми (*Bundleia postciliata*, *Blepharocorys curvigula*, *Blepharocorys angusta*, *Blepharocorys microcorys*, *Circodinium minimum*, *Cycloposthium bipalmatum*, *Cycloposthium edentatum*, *Gassovskiella galea*, *Spirodinium equi*, суктория *Allantosoma intestinale*).

У куланов из Аскании-Нова (ГЗАН) найдено 17 видов, из которых 2 относится к сукториям, у куланов Капчагая (КОЗХ) - 27 видов, из них 4 вида сукторий.

Из 90 видов эндобионтных инфузорий эквидов у куланов обнаружено 57.



Таблица 9.

Встречаемость инфузорий в кишечнике куланов (% от поголовья) из разных мест: Барсакельмес (БКГЗ), Аскания-Нова (ГЗАН), Капчагай (КОЗХ), Алма-Атинский Зоопарк (А.З.), Ленинградский Зоопарк (Л.З.)

№	Виды и формы инфузорий	БКГЗ	ГЗАН	КОЗХ	А.З.	Л.З.
1	<i>Holophryoides ovalis</i>	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0
2	<i>Holophryoides macrotricha</i>	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0
3	<i>Paraisotrichopsis composita</i>	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0
4	<i>Blepharozoum zonatum</i>	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0
5	<i>Alloiozona trizona</i>	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
6	<i>Blepharoprosthium pireum</i>	1,8	0,0	4,2	0,0	0,0
7	<i>Polymorphella ampulla</i>	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0
8	<i>Didesmis quadrata f. latisulcata</i>	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
9	<i>D. quadrata f. angustisulcata</i>	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0
10	<i>Didesmis ovalis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	ед.
11	<i>Bundleia postciliata</i>	22,5	0,0	16,7	33,3	0,0
12	<i>Bundleia piriformis</i>	8,4	16,7	22,9	67,0	0,0
13	<i>Bundleia vorax</i>	0,5	25,0	8,3	0,0	0,0
14	<i>Bundleia nana</i>	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
15	<i>Bundleia elongata</i>	2,3	0,0	0,0	0,0	0,0
16	<i>Bundleia triangularis</i>	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0
17	<i>Bundleia benbrooki</i>	3,3	0,0	0,0	0,0	0,0
18	<i>Bundleia inflata</i>	7,5	8,3	0,0	0,0	0,0
19	<i>Sulcoarcus pellucidulus</i>	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
20	<i>Paraisotricha colpoidea</i>	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
21	<i>Paraisotricha minuta</i>	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
22	<i>Blepharocorys jubata</i>	3,8	0,0	0,0	0,0	0,0
23	<i>Blepharocorys curvigula</i>	71,8	75,0	64,6	67,0	0,0
24	<i>Blepharocorys curv. f. cirrata</i>	2,3	0,0	6,3	0,0	0,0
25	<i>Blepharocorys cardionucleata</i>	6,1	0,0	4,3	0,0	0,0
26	<i>Blepharocorys angusta</i>	41,8	33,3	46,3	33,3	0,0
27	<i>Blepharocorys valvata</i>	1,4	0,0	8,3	33,3	0,0
28	<i>Blepharocorys microcorys</i>	29,6	25,0	18,8	0,0	0,0
29	<i>Ochoterenaia appendiculata</i>	8,0	33,3	6,3	0,0	0,0
30	<i>Circodinium minimum</i>	42,2	8,3	25,0	33,3	ед.
31	<i>Charonnavetes equi</i>	2,4	0,0	0,0	0,0	0,0
32	<i>Cycloposthium bipalmatum</i>	32,8	100,0	39,6	33,3	ед.

таблица 9 (продолжение)

№	Виды и формы инфузорий	БКГЗ	ГЗАН	КОЗХ	А.З.	Л.З.
33	<i>Cycloposthium edentatum</i>	84,0	83,3	95,8	100,0	ед.
34	<i>C. edentatum f. laticaudatum</i>	6,6	0,0	0,0	0,0	0,0
35	<i>C. edentatum f. scutigerum</i>	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
36	<i>C. edentatum f. gigas</i>	0,9	0,0	12,5	0,0	0,0
37	<i>Cycloposthium hemioni</i>	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0
38	<i>Cycloposthium scutigerum</i>	1,4	0,0	4,2	33,3	0,0
39	<i>Cycloposthium affine</i>	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0
40	<i>Cycloposthium dentiferum</i>	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0
41	<i>C. dentiferum f. deficiens</i>	0,9	0,0	ед.	0,0	0,0
42	<i>C. dentiferum f. latidens</i>	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0
43	<i>C. dentiferum f. gassovski f. n.</i>	0,0	0,0	12,5	0,0	0,0
44	<i>Cycloposthium ponomarevi</i>	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
45	<i>Cycloposthium plicatocaudatum</i>	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0
46	<i>Tripalmaria dogieli</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	ед.
47	<i>Ditoxum funinucleum</i>	4,6	0,0	0,0	0,0	0,0
48	<i>Ditoxum brevinucleatum</i>	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0
49	<i>Gassovskiella galea</i>	34,7	33,3	27,1	67,0	0,0
50	<i>Triadinium caudatum</i>	8,8	8,3	8,3	33,3	0,0
51	<i>Triadinium magnum</i>	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0
52	<i>Cochliatoxum periachtum</i>	10,3	8,3	27,1	100,0	0,0
53	<i>Tetratoxum unifasciculatum</i>	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
54	<i>Tetratoxum excavatum</i>	0,0	0,0	2,1	0,0	0,0
55	<i>Tetratoxum parvum</i>	2,3	0,0	2,1	0,0	0,0
56	<i>Spirodinium equi</i>	18,3	16,7	16,7	0,0	0,0
57	<i>Spirodinium uncinucleatum</i>	2,3	0,0	0,0	0,0	0,0
58	<i>Spirodinium magnum</i>	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
59	<i>Spirodinium confusum</i>	6,1	16,7	0,0	33,3	0,0
60	<i>Allantosoma intestinale</i>	40,4	25,0	25,0	31,3	ед.
61	<i>Allantosoma cucumis</i>	2,8	0,0	4,2	0,0	0,0
62	<i>Allantoxena biseriale</i>	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0
63	<i>Arcosoma dicorniger</i>	0,9	0,0	2,1	0,0	0,0
64	<i>Arcosoma brevicorniger</i>	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0
65	<i>Arcosoma lineare</i>	2,3	8,3	2,1	ед.	ед.
	ВСЕГО ВИДОВ	54	17	25	15	7

Как видно из таблицы 9, наиболее часто встречаются эндобийонтные инфузории - *Bundleia piriformis* (8,4 - 67%), *Blepharocorys curvigula* (67 - 71,8%), *Blepharocorys angusta* (33,3 - 46,3%), *Circodinium minimum* (8,3 - 42,2%), *Cycloposthium bipalmatum* (32,8 - 100%), *Cycloposthium edentatum* (83,3 - 100%), *Triadinium caudatum* (8,3 - 33,3%), *Gassovskiella galea* (27,1 - 67%), *Cochliatoxum periachtum* (8,3 - 100%). Они, как правило, составляют основу инфузорной фауны во всех обследованных местах обитания куланов. Из сукторий обычна *Allantosoma intestinale*.

Несмотря на длительную разобщенность популяций куланов, прослеживается определенная общность их эндопаразитических фаун. Это доказывается наличием общих для всех куланов видов *Bundleia piriformis*, *Bundleia vorax*, *Ochoterenaia appendiculata*, *Triadinium caudatum*, *Cochliatoxum periachtum*, которые найдены у куланов Барсакельмеса, Капчагая и Аскании-Нова.

У куланов Барсакельмеса найдено 33 вида и формы инфузорий, которые не обнаружены у куланов других популяций. Частота встречаемости этих видов от 0,5 до 6,6%.

Только три вида инфузорий, не встреченные на Барсакельмесе, обнаружены в других популяциях куланов: *Didesmis ovalis* и *Tripalmaria dogieli* найдены в фекалиях куланов в Ленинградском зоопарке, *Tetratoxum excavatum* найден в фекалиях куланов Капчагайского хозяйства.

Таким образом, несмотря на географическую разобщенность, фауна инфузорий пищеварительного тракта куланов довольно однотипна. Общность эндопаразитических фаун, вероятно, связана с общностью происхождения хозяев.

Мы провели сравнение эндопаразитической инфузорной фауны других представителей семейства Equidae, обитающих рядом с обследованными

ми куланами. В таблице 10 приведены данные по инфузориям из кишечника лошади Пржевальского (*Equus ferus przewalskii*), зебры Гриви (*Equus grevyi*), зебры Чапмана (*Equus burchellii chapmani*), домашнего осла, домашней лошади, пони и зеброида (гибрида зебры Чапмана с домашней лошадью).

Всего обнаружено более 40 видов и форм инфузорий, обитающих в кишечнике лошадиных. Наиболее широкое распространение имеют инфузории *Blepharocorys curvigula*, *Blepharocorys angusta*, *Blepharocorys microcorys*, *Circodinium minimum*, *Cycloposthium bipalmatum*, *Cycloposthium edentatum*, *Triadinium caudatum*, *Gassovskiella galea*. Эти виды многочисленны и в эндобионтной фауне кулана.

Часто встречаются инфузории *Bundleia piriformis*, *Ochoterenaiia appendiculata*, *Cochliatoxum periachtum*, *Spirodinium equi*, *Allantosoma intestinale*. Они составляют значительную долю комплекса эндопаразитических инфузорий эквид в большинстве обследованных мест обитания.

Наиболее редкими, единично встречающимися, являются *Blepharoprosthium pireum*, *Bundleia triangularis*, *Bundleia asymmetrica*, *Bundleia vorax*, *Bundleia nana*, *Bundleia benbrooki*, *Cycloposthium scutigerum*, *Tetratoxum unifasciculatum*, *Arcosoma dicorniger*. Эти виды обнаружены лишь в нескольких пробах.



Таблица 10

В целом фауна инфузорий эквид из разных заповедников и зоопарков характеризуется общностью, особенно это заметно в тех местах, где различные эквиды содержатся вместе или имеют возможность посещать одни и те же места кормления, водопоя, копроточки, пылевые "купалки".

У разных эквид, обитавших в одном заповеднике, обнаружено много общих видов эндобионтных инфузорий. Однако каждый вид лошадиных характеризуется комплексом "своих" специфичных именно для него видов инфузорий. В то же время у хозяев, принадлежащих к одному виду, но обитающих в разных географических регионах, паразитофауна также сходна по составу, притом не столько по массовым видам, сколько по отдельным единично присутствующим инфузориям. Следовательно, для паразитофауны эквидов характерна достаточно высокая стабильность.

Несмотря на обогащение новыми видами инфузорий в новых местах обитания, куланы продолжают сохранять их видовой состав, характерный для исходной популяции.

## 7. К вопросу о филогении кулана

О возможности установления филогенетических связей копытных по паразитическим инфузориям высказывались многие ученые. Особенно хорошо показан процесс сопряженной эволюции паразитов и хозяев на примере офриосколецид из рубца жвачных (Догель, 1923, 1946, 1949; Полянский, 1948, 1969). Существует возможность построения при помощи паразитических инфузорий сходной эволюционной схемы и для непарнокопытных в целом, и для лошадиных в частности. Такая возможность наглядно подтверждается обнаружением совершенно новых, несвойственных лошадям видов инфузорий у зебры в Восточной Африке (Стрелков, 1931), а также новых представителей рода *Cycloposthium* у осла в Репетеке (Стрелков, 1929 а) и кулана на Барсакельмесе (Корнилова 1991, 2001 б).

Происхождение куланов до сих пор еще не выяснено окончательно. Довольно долго общепризнанной была точка зрения о том, что кулан и осел наиболее близкие сородичи и дивергировали в самостоятельные подроды в самом конце плейстоцена (Dietrich, 1959; Skorkowski, 1960, 1969; Громова, 1972; Давид, 1977). Более поздние исследования палеонтологов показали, что самостоятельный, хорошо дифференцированный подрод выделился не в Евразии, а на территории Северной Америки еще в раннем плейстоцене (Кузьмина, 1986). Монофилетическим предком всех существующих ныне, а также и вымерших представителей подсемейства Equinae называют *Dinohippus leidyani*, обитавшего 5 миллионов лет назад (этот вид выделен из нескольких бывших видов *Pliohippus*). По схеме, предложенной И. В. Кузьминой, первым дивергировал от общего ствола подрод *Asinus* почти 4 млн. лет назад, а вскоре от ветви *Asinus* - подрод *Hemionus*. То есть, автор придерживается мнения, что ближайшие родичи кулана - именно ослы, а не настоящие лошади (подрод *Equus*).



Многие авторы, напротив, считают, что кулан ближе к лошади, чем к ослу или зебре (подрод *Hippotigris*), доказывая это положение рядом биохимических (Медников, 1969; Медников, Горелов, 1972; Kaminski, 1972; Colton, Downing, 1983; Strauss и др., 1985) и других методов (Groves, Willoughloy, 1981).

Мы попытались применить наши паразитологические исследования для уточнения места кулана в родовых отношениях лошадиных. Проведенное нами исследование видового состава, пространственного распределения в пищеварительном тракте, географического распространения эндопаразитических инфузорий из кишечника кулана показало, что во многом фауна инфузорий кулана совпадает с таковой лошади. Конечно, одной из причин такого совпадения можно предположить обмен инфузориями между куланами и домашними лошадьми, однако надо учитывать, что сохранившееся на территории среднеазиатских стран сравнительно немногочисленное поголовье куланов обитало всегда именно в тех местах, где менее всего оно сталкивалось со стадами домашних животных. Собственно, потому только куланы и выжили в суровых местах на крайнем юге Туркмении, что сравнительно мало конкурировали с домашним скотом на пастбищах и водопоях. А на всем остальном протяжении своего ареала кулан полностью исчез за несколько последних столетий. Популяция барсакельмесского кулана, сформировавшаяся за 30 лет обитания в условиях полной изоляции на острове в Аральском море, по нашему мнению, обладала фауной эндопаразитических инфузорий, свойственных именно для вида *Equus hemionus*, и может служить в какой-то мере эталоном.

Дополнительно мы провели исследования в Аскании-Нова, где вероятность заражения кулана инфузориями других эквид очень высока, так как там животные (куланы, лошади Пржевальского, лошади домашние) пасутся все лето вместе, на небольшом отгороженном участке степи. Зимой они со-

держатся в помещении, где могут также контактировать и с зебрами, и с ослами. Однако проведенные нами наблюдения за поведением куланов и других эквид на пастбище показало, что эти виды держатся строго обособленно, их стада пасутся на значительном удалении друг от друга. Суточные миграции куланов при пастьбе в пределах загона не превышают несколько десятков метров. Водопой расположен в центре загона, куланы обычно подходят к нему при отсутствии на водопое других эквид и вскоре возвращаются на место пастьбы. Если еще учитывать, что для заражения инфузориями необходимо заглатывание свежих фекалий не позже 1 - 2 часов после их выведения из организма копытного, то можно предположить, что передача инфузорий обычно происходит в пределах одного вида хозяина (и точнее даже - в пределах одного стада), а заражение инфузориями других эквид - событие редкое, вероятность его мала.

Проведенное нами исследование видового состава инфузорий, обитающих в кишечнике различных эквид Аскании-Нова, показало, наряду с некоторыми расхождениями и большую общность паразитофаун некоторых видов хозяина. Наиболее близкими кулану по видовому составу эндобионтных инфузорий оказались лошади домашние и лошади Пржевальского (табл. 9 - 10). Данный факт, по нашему мнению, подтверждает предположение о том, что кулан по своей родословной наиболее близок к настоящим лошадям *Equus caballus*. Таким образом, сравнение инфузорной фауны кишечника эквид является одним из средств решения вопросов, связанных с филогенией хозяина.

## Литература

1. Агамалиев Ф. Г. Инфузории Каспийского моря. Л., 1983. 232 с.
2. Атамурадов Х. И., Печень В. И. Численность джейранов и куланов в Бадхызском заповеднике // Изучение и охрана заповедных объектов. Алма-Ата, 1984. С. 35 - 36.
3. Банников А. Г. Географическое распространение и заметки по биологии кулана (*Equus hemionus*) в Монголии // Зоол. журн. 1948. 27, № 1. С. 65 - 71.
4. (Банников А. Г.) Bannikov A. G. Der Onager in der Sowjetunion, Schutz and Forshung // Equus, Berlin, 1967, 1 (2), pp. 65 - 71.
5. Банников А. Г. Кулан. М., 1981. 121 с.
6. Баскин Л. М. Поведение копытных животных. М., 1976. 232 с.
7. Бланк Д. А. Поведение куланов в вольерах Капчагайского охотничье-заповедного хозяйства // Сохраним диких животных. Алма-Ата, 1985. С. 105 - 106.
8. Бланк Д. А., Тарасов А. Ф. Наблюдение над формированием новой популяции кулана в Казахстане // Редкие животные Казахстана. Материалы по 2 изд. Красн. Книги Каз. ССР. Алма-Ата, 1986. С. 10 - 14.
9. Бихнер Е. А. Млекопитающие Туркмении, СПб, 1906.
10. Богданов М. Н. Очерки природы Хивинского оазиса и пустыни Кызылкум. Ташкент, 1882. 194 с.
11. Бурковский И. В. Об экологии псаммофильных инфузорий // Зоол. журн. 1967. 46, № 5. С. 987 - 992.
12. Бурковский И. В. Сезонная динамика численности псаммофильных инфузорий Белого моря // Зоол. журн., 1968. 47, № 6. С. 1857 - 1860.
13. Бурковский И. В. Экология псаммофильных инфузорий Белого моря // Зоол. журн. 1971. 50, № 6. С. 1285 - 1302.

14. Вамбери А. Путешествие по Средней Азии. С- Пб., 1865. 181 с.
15. Гассовский Г. Н. К микрофауне кишечника лошади // Труды Петрогр. общ-ва естествоисп. 1918. 49, № 1. С. 20 - 37, 65 - 69.
16. Гептнер В. Г. Кулан и перспективы его существования в СССР // Охрана природы. 1948. Сб. 2. С. 50 - 60.
17. Герн В. Ф. Поездка на реку Чу, к ее устью, через пустыню Бетпак-Дала, в сентябре 1883 г. // Записки Зап.-Сиб. отд. Императорск. русск. геогр. общ-ва, т. 10. Омск: Типогр. Окружн. штаба, 1889, с. 20 - 21.
18. Горелов Ю. К. Восстановление кулана в СССР - подвидовой подход / Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. М., 1983. С. 148 - 150.
19. Горелов Ю. К. Состояние Бадхызских популяций копытных в 1998 году. // Матер. докл. VI Конгресс Всеросс. Териол. Общ., Москва, РАН, 1999.
20. Громова В. И. Новое в систематике и номенклатуре древнейших лошадей Европы // Бюлл. комиссии по изучению четвертичного периода. 1972. Вып. 38. С. 126 - 129.
21. Давид А. И. Новые данные о распространении ископаемого европейского осла в Восточной Европе // Изв. АН Молд. ССР, сер. биол.-хим., № 4, 1977. С. 14 - 20.
22. Давыдов В. У., Евдокимов Л. Д., Киселев А. И. и др. Учебник по различным болезням для оператора по ветеринарной обработке животных. М., 1982. 544 с.
23. Двойнос Г. М., Гальперина О. Н., Крылов Н. П. Инфузории кишечника дикой лошади (*Equus przewalskii*) и кулана (*Equus hemionus*) // X конференция Укр. общ-ва паразитологов: мат. конф. Киев, 1986. ч. 1. С. 176.

24. Двойнос Г. М., Кутимов В. А. О паразитических инфузориях лошадей - продуцентов сыворотки // Материалы 2 Всесоюзн. съезда протозоологов. Киев, 1976. Ч. 2. С. 27.
25. Динесман Л. Г. Изменение численности копытных в степях европейской части СССР в голоцене // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1982. 87, вып. 2. С. 3 - 14.
26. Довгаль И. В. Определитель щупальцевых инфузорий (Ciliophora, Suctoria) фауны Украины // Вестн. зоологии. -1996. - Отд. выпуск N 2. 42 с.
27. Довгаль И. В., Пиндрус А. Н. Обнаружение *Arcosoma dicorniger* (Hsiung) (Ciliophora, Suctoria) на Украине // Вестн. зоологии.- 1985. - № 5. -С. 42.
28. (Довгаль И. В.) Dovgal I. V. Evolution, phylogeny and classification of Suctorea (Ciliophora) // Protistology, 2, 4, 2002, pp. 194 - 272
29. Догель В. А. Ход развития видов в семействе Ophryoscolecidae // Русск. архив протистологии. 1923. 2. С. 89 - 104.
30. Догель В. А. Зависимость распространения паразитов от образа жизни животных - хозяев // Сб. в честь Н. М. Книповича. 1927. С. 17 - 43.
31. (Догель В. А.) Dogiel V. A. Die sogenannt "Konkrementenvakuole" der Infusorien als eine Statocyste betrachtet // Arch. Protistenk., 68, 1929, pp. 319 - 384.
32. Догель В. А. Очередные задачи экологической паразитологии // Труды Петергофск. Биол. ин-т. ЛГУ. 1935. № 15. С. 31 - 48.
33. Догель В. А. Влияние прерывистого распространения хозяина на его паразитофауну // Изв. АН Каз. ССР, сер. зоол., № 4, 1945. С. 5 - 8.
34. Догель В. А. Филогения инфузорий желудка жвачных в свете палеонтологических и эколого-паразитологических данных // Зоол. журн. 1946. 25, № 5. С. 1162 - 1188.

35. Догель В. А. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов // Зоол. журн. 1947. 26, № 6. С. 1610 - 1618.
36. Догель В. А. Явление "сопряженных видов" у паразитов и эволюционное значение этого явления // Изв. АН Каз. ССР, сер. паразитология. 1949, № 7, С. 3 - 15.
37. Догель В. А. Общая протистология. М., 1951. 603 с.
38. Изменения в населении и среде обитания животных СССР в XVI - XIX вв. Европейская часть СССР // Материалы конф., дек. 1972. МОИП. Ин-т. геогр. АН СССР. С.1 - 98.
39. Исмагилов М. И. Остров куланов. Алма-Ата, "Кайнар", 1973. 120 с.
40. Касаткин С. П. Перспективы существования популяции куланов на острове Барсакельмес / Редкие виды млекопитающих и их охрана. М., 1977. С. 211 - 212.
41. Корнилова О. А. Фауна инфузорий пищеварительного тракта туркменского кулана *Equus hemionus onager* Boddaert острова Барсакельмес // Деп. в ВИНТИ № 2202 - В87. ЛГПИ им. А. И. Герцена. Л., 1987 а. С. 1 - 11.
42. Корнилова О. А. Фауна эндопаразитических инфузорий туркменского кулана в заповедниках разных географических зон СССР // Деп. в ВИНТИ № 3755 - В87. ЛГПИ им. А. И. Герцена. Л., 1987 б. С. 1 - 9.
43. Корнилова О. А. Экология кулана в условиях островного заповедника Барсакельмес // Деп. в ВИНТИ № 1786 - В88. ЛГПИ им. А. И. Герцена. Л., 1988. С. 1 - 21.
44. Корнилова О. А. Инфузории кишечника кулана *Equus hemionus onager* острова Барсакельмес // Зоол. журн. 70, вып.5, 1991. С. 128 - 131.
45. Корнилова О. А. Функциональное разнообразие эндобионтов кишечника лошадиных // Сб. Биология и экология в системе современного пе-

- дагогич. образ. Матер. межвуз. конф. Ч.1. С.-Пб - Ставрополь. 1994. С. 78.
46. Корнилова О. А. Определитель инфузорий кишечника лошадиных. С.-Пб., 1995. 36 с.
47. Корнилова О. А. Изучение эндобионтных инфузорий из пищеварительного тракта редких, охраняемых животных // сб."Функц. морф., экол. и жизн. циклы жив." С-Пб Изд-во РГПУ им. А. И. Герцена. 2000. С. 77 - 83.
48. Корнилова О. А. Изучение эндобионтных инфузорий: задачи и проблемы // Сб. мат. междунар. научно-практ. конф. "Биосфера и человек". Майкоп, изд-во АГУ, 2001а. С. 169 - 171.
49. Корнилова О. А. Новые виды инфузорий из кишечника кулана // Сб. "Полевые и эксперим. биол. исслед." С-Пб, Омск: РГПУ, ОмГПУ. Вып. 5, 2001 б. С. 42 - 45.
50. Корнилова О. А. Краткий обзор инфузорий из кишечника якутской лошади // Сб."Функц. морф., экол. и жизн. циклы жив." Научн. труды каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена. Вып. 2. СПб.: "ТЕССА", 2002 а. С. 17 - 19.
51. Корнилова О. А. Сохранность эндобионтных инфузорий в фиксированных пробах // Сб."Функц. морф., экол. и жизн. циклы жив." Научн. труды каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена. Вып. 2. СПб.: "ТЕССА", 2002 б. С. 20 - 22.
52. Корнилова О. А. Случайность и прерывистость в формировании экосистем эндобионтов // Мат. науч.-практ. конф. 21-23 янв. 2003. С-Пб., "ТЕССА", 2003 а. С. 80 - 82.
53. Корнилова О. А. Взаимосвязь пищевого поведения эндобионтных инфузорий с условиями жизни хозяина // Мат. науч.-практ. конф. 21-23 янв. 2003. С-Пб., "ТЕССА", 2003 б. С. 84 - 86.

54. Корнилова О. А., Шитова О. Б. Инфузории рубца сайги (*Saiga tatarica* L.) острова Барсакельмес // Уч. зап. Биол. фак. ОмГПУ. Вып. 2, ч. 1 Омск, 1997. С. 88 - 120.
55. Коршунов В. М. Оценка эффективности мероприятий по реинтродукции куланов, проводимых Копетдагским заповедником // Экол. пробл. освоения пустынь и охр. прир. Тез. докл. 5 Всес. научн. конф. Ашхабад, 14 - 15 окт. 1986. Ашхабад, 1986. С. 173 - 175.
56. Кузнецов Л. А. Краткий геоботанический очерк биюргуново-серопольного комплекса как основного элемента экосистемы // Сб. Пробл. экол., стационарн. исслед. экосист. Сев. Приаралья. Л., 1979. С. 28 - 47.
57. Кузьмина И. Е. Основные направления эволюции и расселения лошадей сем. Equinae // Труды ЗИН. 1986. 149. С. 53 - 61.
58. Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1980, 162 с.
59. Медников Б. М., Горелов Д. К. О применении биохимических методов при решении спорных случаев в систематике (на примере определения места кулана в системе современных лошадей) // Современные проблемы и методы систематики животных. М., 1972. С. 34 - 37.
60. Медников Б. М. Кулан доказывает, что он не осел // Знание - Сила, № 5. 1969. С. 15 - 17.
61. Микрюков К.А. Изучение ультраструктуры и сравнение генов рибосомальной РНК как методы построения системы протистов // Зоол. журн. 1999, 78, № 8. С. 901 - 915.
62. Млекопитающие Казахстана. Т. 3, ч. 4. Парнокопытные (оленьи, кабарговые, свиньи) и непарнокопытные (лошадиные). Алма - Ата, 1984. 231 с.
63. Орешкин Д. Арал: беда воды, беда людей // Химия и жизнь. 1989. № 8. С. 2 - 7.



64. Орлов В. Н. Изменчивость черепа кулана и вопросы эволюции лошадей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1968. 16 с.
65. Паклина Н. В., ван Орден К. Современное состояние популяции кiangа (*Equus kiang*) в юго-западной яасти видового ареала // Зоол. журн., 2003, 82 (3), с. 413 - 416.
66. Паничев А. М. Значение литофагии в жизни диких травоядных животных // Докл. АН СССР. 1989. 306, № 4. С. 1018 - 1021.
67. Покровский В., Хахин Г. Сохранить копытных на острове Барсакельмес // Охота и охот. х-во. 1982, № 4. С. 18 - 19.
68. Полферов Я. Я. Охота в Тургайской области. Оренбург, Изд. Тургайск. Статист. комитета, типо-литография Жаринова, 1896, с. 54 - 60.
69. Полянский Ю. И. О происхождении и эволюции некоторых экологических комплексов паразитических простейших // Уч. зап. ЛГПИ. 1948. 70. С. 3 - 22.
70. Полянский Ю. И. О некоторых морфологических закономерностях в эволюции паразитических животных // Паразитол. сборник. 1969. Л., 1969. 24. С. 208 - 219.
71. Полянский Ю. И., Райков И. Б. Ядерный аппарат инфузорий. Его природа, пути эволюции // Свободноживущие и паразитические беспозвоночные. Л., 1983. С. 28 - 52.
72. Рашек В. А. Опыт акклиматизации кулана // Природа, 1959, № 7. С. 97 - 99.
73. Рашек В. А. Паразитофауна кулана на острове Барсакельмес // Бюлл. МОИП. 1964. 59 (3). С. 1 - 14.
74. Рашек В. А. Экология кулана и его акклиматизация на острове Барса-Кельмес: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1966. 16 с.
75. Рашек В. А. Кулан как жизненная форма пустыни и полупустыни // Тр. Всес. С.-Х. ин-та заочн. образов. 1973 а. Т. 63. С. 45 - 51.

76. Рашек В. А. Размножение и поведение кулана в период гона на острове Барсакельмес // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1973 б, 78, № 5. С. 26 - 41.
77. Рашек В. А. Минеральное питание и водопойный режим кулана (*Equus hemionus*) на острове Барса-Кельмес (Аральское море) // Зоол. журн. 1975. 54, № 1. С. 147 - 150.
78. Рашек В. А. Особенности питания и связанного с ним поведения молодняка куланов на острове Барсакельмес (Аральское море) // Зоол. журн. 1976. 55, № 5. С. 784 - 787.
79. Рашек В. А. Сезонные особенности питания кулана на острове Барса-Кельмес // Бюлл. МОИП. 1977. 82, отд. биол., № 2, С. 5 - 17.
80. Романова Н. Н., Касаткина Н. С., Шарина Г. А., Кузнецов Л. А. К характеристике продуктивности биюргуново-серопольной экосистемы // Сб. Проблемы экологии. Стационарные исследования экосистем Северного Приаралья. Л., 1979. С. 133 - 147.
81. Соколов В. Е., Дуламцэрэн С., Орлов В. Н., Хотолхуу Н. Современное состояние и запросы охраны непарнокопытных млекопитающих Большого Гобийского заповедника // Челлери эзлешдирм. пробл., Пробл. освоения пустынь. 1980. Т. 5. С. 76 - 79.
82. Соколов В. Е., Жирнов Л. В. Крупные млекопитающие // Тр. Совместн. Сов. - Монгол. комплексн. биол. экспедиции. 1986. Т. 27. С. 136 - 150.
83. Соломатин А. О. Кулан и его реакклиматизация в СССР // Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата, 1963 а. С. 172 - 174.
84. Соломатин А. О. Питание и водопойный режим кулана в юго-восточной Туркмении (Бадхыз) // Труды Ин-та зоологии АН Каз. ССР. 1963 б. 20. С. 89 - 130.
85. Соломатин А. О. Кулан и его реакклиматизация в СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1964. 16 с.

86. Соломатин А. О. Посещение источников воды куланами и некоторые особенности их поведения на водопое // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1967. 72, № 4. С. 25 - 35.
87. Соломатин А. О. Кулан. М. 1973. 147 с.
88. Сотников В. Л. Кулан. Алма-Ата. "Кайнар", 1986, 92 с.
89. (Стрелков А. А.) Strelkow A. Nouvelles espèces du genre *Cycloposthium* habitant l'intestin du cheval // Ann. Paras. Human. et Comparee, 1928. 6., N 2. P. 164 - 178.
90. (Стрелков А. А.) Strelkow A. 7. Weiteres über die neuen Arten der Gattung *Cycloposthium* aus dem Darm des Pferdes und des Esels // Zool. Anzeiger. 1929 a. Bd. 83. Hf. 1/4. S. 63 - 70.
91. (Стрелков А. А.) Strelkow A. Morphologische Studien über oligotriche Infusorien aus dem Darms des Pferdes. I. Äußere Morphologie und Skelett der Gattung *Cycloposthium* Bundle // Arch. für Protistenkunde. 1929 б. Bd. 68. Hf. 3. S. 503 - 554.
92. (Стрелков А. А.) Strelkow A. Morphologische Studien über oligotriche Infusorien aus dem Darms des Pferdes. II. Cytologische Untersuchungen der Gattung *Cycloposthium* Bundle. III. Körperbau von *Tripalmaria dogieli* Gassowsky // Arch. für Protistenkunde. 1931 a. Bd. 75. Hf. 2. S. 191 - 254.
93. (Стрелков А. А.) Strelkow A. Über die Fauna des Colons beim Zebra // Zoolog. Anzeig. 1931 б. Bd. 94. Hf. 1/2. S. 37 - 54.
94. 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.
95. Стрелков А. А., Полянский Ю. И. О процессе естественного отбора у некоторых Infusoria Entodiniomorpha // Зоол. журн. 1937. 16, № 1. С. 77 - 87.

96. Суханова К. М. Температурные адаптации у простейших. Л., 1968. 267 с.
97. Хейсин Е. М., Пик-Левонтин Э. М. Интродукция различных линий *Balantidium coli* из человека и свиньи в кишечнике нового хозяина (крысы) // Зоол. журн., 1946, 25, 3, с. 219 - 224
98. Шмидт-Нильсен К. Животные пустыни. Л., 1972. 197 с.
99. Янковский А. В. Новая система ресничных простейших (Ciliophora) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1967 а. 43. С. 3 - 52
100. Янковский А. В. Новые роды щупальцевых инфузорий (Suctoria) // Материалы V конференции молодых ученых Молдавии. - Кишинев, 1967 б. - С. 35-36.
101. Янковский А. В. Филогения и дивергенция щупальцевых простейших // Докл. АН СССР. 1978. - 242, N 2. С. 493 - 496.
102. Янковский А. В. Новые виды, роды и семейства щупальцевых инфузорий (класс Suctoria) // Эволюция и филогения одноклеточных животных.- Л.: Зоол. ин-т АН СССР (Тр. Зоол. ин-та АН СССР). 1981. 107. - С. 80 - 115.
103. Abraham R. A new ciliate *Paraisotricha equi* n. sp. from the Indian horse // Ann. and Mag. Hist. 1961, ser 13. 4, N 43. P. 445 - 448.
104. Adam K. M. G. The quantity and distribution of the ciliate protozoa in the large intestine of the horse // Parasitology. 1951. 41, N 1 - 4. P. 301 - 311.
105. Aesch E. Catalogue of the Generic Names of Ciliates (Protozoa, Ciliophora). Denisia, 2001, 1, 350 p.
106. Anghi G. G. Die Ceocotrophie als Indikator der richtigen Kaninchenfütterung // Kaninchen Zuchter. 1957. 13. Jg. 61. P. 121.
107. Bonhomme A. Mise en evidence de l'action cellulolytique des cilies oligotriches du genre *Entodinium* // Protistologica. 1968. 4, N 1. P. 61 - 66.

108. Buisson J. Les infusoires cilies du tube digestif de l'homme et des mammiferes. Paris, 1923. pp. 1 - 201.
109. Bundle A. Ciliate Infusorien im Coecum des Pferdes // Berlin. Zeit. f. wiss. Zool. 1895. Bd. 60. P. 284 - 350.
110. Cameron S. L., O'Donoghue P. J., Adlard R. D. Novel isotrichid ciliates endosymbiotic in Australian macropodid marsupials // Sys. Parasitol., 46, 2000 a, pp. 45 - 57.
111. Cameron S. L., Wright A.-D. G., O'Donoghue P. J. An Expanded Phylogeny of the Entodiniomorphida (Ciliophora: Litostomatea) // Acta Protozool., 2003, 42, pp. 1 - 6
112. Carl Gary R., Brown Robert D. Protozoa in the forestomach of the collared peccary (*Tayassu tajacu*) // J. Mammal., 1983, 64, №4. P. 709.
113. Carmen S. V.-F., Lopez O. E. Protozoarios ciliados de Mexico // XXIV Biologia de algunas especies entozoicas de *Ovis aries* Linnaeus. Rev. latinoamer. microbiol. 1978. 20, N 1. P. 59 - 65.
114. Carpano M. Sopra un nuovo infusorio dell'apparato digerente degli equini *Bertolinella intestinalis* n. g., n. s. // Rivista Parassitologia 1941, 5, pp. 45 - 52
115. Chavarria M. Ch. Estudios protistologicos. II *Ochoterenaia appendiculata* gen. nov., sp. nov., nuevo infusorio des intestini del caballo (*Equus caballus* Linn.) de Mexico // Ann. Inst. Biol. Mexico, 1933. 4, N 3 - 4, p. 191 - 196.
116. Chu Guozhong, Liang, Ruan Yungiu, Wang Wei, Hoy Yungiu. Летние местообитания и численность монгольского кулана в заповеднике Каламайли Маунтик Синьцзян - Уйгурского автономного района // Дунъюсюэбао, Acta zool. sin. 1985. 31, N 2. P. 178 - 186.
117. Clark B. Israel restores Asiatic wild ass // Oryx, 1983. 17, 3. p. 113.

118. Coleman G. S. The growth and metabolism of rumen ciliate protozoa // Symbiot. Assoc., Cambr. Univ. Press, 1963. P. 298 - 324.
119. Coleman G. S. The metabolism of free aminoacids by washed suspensions of the rumen ciliate *Entodinium caudatum* // J. Gen. Microb. 1967, 47, N 3. P. 433 - 447.
120. Coleman G.S. The metabolism of starch, maltose, glucose and some other sugars by the rumen ciliate *Entodinium caudatum* // J. Gen. Microb. 1969. 57, N 3. P. 303 - 332.
121. Colin G. Traite de Physiologie comparee des animaux domestiques // Paris, 1854. 1-re ed., p. 657.
122. Colton S. W., Downing D. T. Variation in skin surface lipid composition among the Equidae // Comp. Biochem. and Physiol. 1983. 75, N 3. P. 429 - 433.
123. Corliss J. O. The Ciliated Protozoa: Characterisation, Classification and Guide to the Literature. New York, 1979. P. 597.
124. Cunha A. M. da. Sobre os ciliados intestinaes dos Mammiferos // Mem. Inst. Osw. Cruz, 1914. 6, f. 3. P. 212 - 216.
125. Cunha A. M. da. Sobre a presenca do *Balantidium* no cavallo // Brasil Medico, ano XXXI. 1917, N 40. P. 337.
126. Cunha A. M. da., Muniz J. Sur quelques cilies parasites des Mammiferes du Bresil // C. R. Soc. Biol. Paris. 1927. 96, N 7. P. 492 - 493.
127. Dehority B. A. Rumen ophryoscolecid Protozoa in the hindgut of the Capybara (*Hydrochaerus hydrochaeris*) // J. Protozool. 1987. 34, N 2. P. 143 -145.
128. Dehority B. A. A new family of entodiniomorph protozoa from the marsupial forestomach, with descriptions of a new genus and five new species.// J. of Eucaryotic Microbiol., 1996, 43, pp. 285 - 295.

129. Denzau G., Denzau H., Wildesel. / Stuttgart: Jan Thorbecke Verlag. 1999, 221 p.
130. Dietrich W. O. Hemionus Pallas im Pleistozan von Berlin // *Vertebrata pallasatica*. 1959. Vol.1, N 1. S. 13 - 22.
131. Duncan P. Zebras, Asses, and Horses // *An Action Plan for the Conservation of the Wild Equides*. Edited by IUCN/SSE Equid Specialist Group. Gland , Switzerland: World Wide Fund for Nature. 1992, 37 p.
132. Eisenmann V., Shah N. Some Craniological observations on the Iranian, Transcaspian, Mongolian and Indian hemiones / in: F. Rietkerk, K. Brouwer and S. Smith (eds.), *European Endangered Species Programme (EEP) Yearbook 1995/96 including proceedings of the 13th EEP Conference*. Saumer, 20-24 June 1996. EAZA Executive Office, Amsterdam. 1996.
133. Feh C., Shah N., Rowen M., Reading R., Goyal S. P. Status and Action Plan for the Asiatic Wild Ass (*Equus hemionus*) / in *Equids: Zebras, Asses, and Horses*, IUCN/SSE Equid Specialist Group. Gland , Switzerland, 2003, P. 2, Ch. 5.
134. Fiorentini A. Intorno ai protisti dell'intestino degli equini. Pavia, 1890. p. 1 - 24.
135. French R. A., Meier W. A., Zachary J. F. Eosinophilic colitis and hepatitis in a horse with colonic intramucosal ciliated protozoa. // *Vet. Pathol.*, 1996, 33(2), pp. 235 - 238.
136. Garin Y., Tutin C. E. G., Fernandez M., Goussard B. A new intestinal parasitic entodiniomorph ciliate from wild lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in Gabon? // *J. Med. Primatol.* 1982, 11, № 3. P. 186 - 190.
137. Gilchrist F. 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.

138. Grain J. Sur l'ultrastructure de vestibule de *Paraisotricha colpoidea* Fiorentini, Cilie Trichostoma de l'intestin du Cheval // Compt. Rend. Acad. Sci. 1963. 257, N 17. P. 2534 - 2537.
139. Grain J. Biology of Parasitic Protozoa, II Ciliata // Rev. Adu. Parasitol. Proc. 4 Int. Congr. Parasitol. ICOPA IV, Warszawa, 19 - 26 Aug. 1978, Warszawa. 1981. P. 55 - 61.
140. Grain J. Class Vestibuliferea de Puytorac et al., 1974. In: Traite de Zoologie: Anatomie, Systematique, Biologie. Tome II. Fascicule II. Infusories Cilies. (Eds. P. Grasse, P. de Puytorac), Masson, Paris, 1994, p. 311 - 379
141. Groves C. P. Taxonomy of Living Equidae / in Equids: Zebras, Asses, and Horses, IUCN/SSE Equid Specialist Group. Gland , Switzerland, 2003, P. 3. Ch. 8.
142. Groves C. P., Mazak V. On some taxonomic problems of Asiatic wild asses; with the description of new subspecies (*Perissodactyla*, Equidae) // Z. Säugetierkunde 1967. Bd. 32. Hf. 6. P. 321 - 355.
143. Groves C. P., Ryder O. A. Systematics and phylogeny of the Horse. / in: The Genetics of the Horse (eds. A. T. Bowling, A. Ruvinsky). Oxford, CABI publishing, 2000, pp. 1 - 24.
144. Groves C. P., Willoughloy D. P. Studies on the taxonomy and phylogeny of the genus *Equus*. 1. Subgen. classif. of the recent. species // Mammalia. 1981. 45, N 3. P. 321 - 351.
145. Gruby et Delafond. Recherches sur des animalcules se developmant en grand nombre dans l'estomac et dans les intestins, pendant la digestion des animaux herbivores et carnivores // C. R. Acad. Sci. Paris, 1843. 17, p. 1304 - 1308.
146. Hammerschmidt B., Schlegel M., Lynn D., Leipe D., Sogin M., Raikov I. Insights into the evolution of nuclear dualism in the ciliates revealed by



- phylogenetic analysis of rRNA sequences. // J. Eukaryot. Microbiol., 1996, 43, pp. 225 - 230.
147. Hempel-Zawitkowska J., Latteur B. Quelques remarques sur la systematique du genre *Entodinium* Stein, 1858 // Acta zool. et pathol. antverpien. 1977, N 69. P. 189 - 202.
148. Hsiung T.S. Suctoria of the large Intestine of the horse: *Allantosoma intestinalis* Gass, *A. dicorniger*, sp. nov., and *A. brevicorniger* sp. nov. // Iowa St. Coll. Journ. Sci., 1928, 1, pp. 101 - 103.
149. Hsiung T. S. Some new ciliates from the large intestine of the horse // Trans. Amer. Microscop. Soc., 1930 a, 49, N 1, p. 34 - 41.
150. Hsiung T. S. A monograph on the Protozoa of the large intestine of the horse // Iowa St. Coll. Journ. Sci., 1930 б, 4, N 4, p. 356 - 423.
151. Hsiung T.S. Notes on the known species of *Triadinium* with the description of a new species. // Bull. Fan Memer. Inst. Biol., Peking, 1935 a, 6, 2, , pp. 21 - 32.
152. Hsiung T. S. On some new ciliates from the mule, with the description of a new genus // Bull. Fan Mem. Inst. Biol., Peking, 1935 б, 6, 3, pp. 81 - 94.
153. Hsiung T. S. A survey on the Ciliates of Chinese Equines // Bull. Fan Memer. Inst. Biol., 1936, 6, 6, pp. 289 - 304.
154. Ike K., Imai S., Ishii T. A new ciliate, *Spirodinium magnum* sp. nov., from the light horse // Нихон дзасси, Jap. Vet. Sci. 1983. 45. P. 525 - 527.
155. Ike K., Nuruki R., Imai S., Ishii T. Composition of intestinal ciliates and bacteria excreted in feces of the race-horse // Нихон дзиоку дзасси. Jap. J. Vet. Sei., 1983. 45, N 2. P. 157 - 163.
156. Imai S. A new suctorian ciliate *Allantosoma japonensis* sp. nov. from the large intestine of the horse. // Jap. Soc. System. Zool., 1979, 16, pp. 1 - 4
157. Imai S., Kinoshita M., Ogimoto K. 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. Vol. 2. Free Commun. Pap. Tokyo, 1983. P. 337 - 338.
158. Imai S., Yamasaki J. Scanning electron microscopy of the adoral ciliary zone of *Cycloposthium* Bundle (Ciliophora, Entodiniomorpha) // J. Protozool. 1988. 35, N 4. P. 578 - 583.
159. Ito A., Imai S. Ciliates from the caecum of capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in Bolivia II. The family Cycloposthiidae. // Europ. J. Protistol. 2000, 36, pp. 169 - 200.
160. Ito A, Imai S, Ogimoto K, Nakahara M. Intestinal ciliates found in the feces of Japanese native Tokara pony, with the description of a new genus and a new species. // J. Vet. Med. Sci., 1996, 58 (2), pp. 103 - 8.
161. Ito A., Miyazaki Y., Imai S. Descriptions of new *Parentodinium* ciliates in the family Parentodiniidae n. fam. from *Hippopotamus amphibius* in comparison with some entodiniomorphs from horses and cattle // Eur. J. Protistol., 2002, 37, 4, pp. 405 - 426.
162. Jouany J. P., Thivend P. Les protozoaires de rumen: symbiotes ou parasites? // G. eme Reun. microbiol. INRA, Murat-le-Quaire, 17 - 18 Juin 1982. Versailles. 1982. P. 37.
163. Kaminski M. Les esterases seriques des equides: constituans communis ou specifiques du genre *Onagre* // C. R. Acad. Sci. 1972, D 275, N 3. P. 433 - 436.
164. Kirkpatrick C. E., Saik J. E. Ciliated protozoa in the colonic wall of horses. // J. Comp. Pathol., 1988, 98 (2), pp. 205 - 212.
165. Kisidayova S. Parameters associated with optimum two-step freezing of rumen ciliate *Entodinium caudatum* // J. Microbiol. Meth., 1997, 30, N 2, pp. 119 - 124.

166. Klynhans C. J., Van Hoven W. Rumen protozoa of the giraffe with a description of the new species // *East Afr. Wildlife J.* 1976. 14, N 3. P. 203 - 214.
167. Latteur B. Contribution a'la systematique de la famille des Ophryoscolecidae Stein // *Ann. Soc. Roy. zool. Belg.* 1965 - 66. 96, N 2 - 3. P. 117 - 144.
168. Latteur B. Revision systematique de la famille des Ophryoscolecidae Stein, 1898, sous-famille des Entodininae Lubinsky, 1957, genre *Entodinium* Stein 1858 // *Ann. Soc. Roy. zool. Belg.* 1968. 98, N 1. P. 1 - 41.
169. Latteur B. Revision systematique de la famille de Ophryoscolecidae Stein 1858, Sous-famille des Entodininae Lubinsky, 1957, genre *Entodinium* Stein, 1858 // *Ann. Soc. Roy. zool. Belg.* 1969. 99, N. 1 - 2. P. 3 - 25.
170. Latteur B., Dufey M. M. Reforme systematique de la famille des Cycloposthiidae Poche, 1913 // *Acta zool. pathol. Antverpiensia.* 1967. 44. P. 125 - 139.
171. Leipe D. D., Bernhard D., Schlegel M., Sogin M. L. Evolution of 16S-like ribosomal RNA genes in the ciliophoran taxa Litostomatea and Phyllopharyngea. // *Europ. J. Protistol.*, 1994, 30, pp. 354 - 361
172. Levine N. D., J. O. Corliss, F. E. G. Cox, G. Deroux, J. Grain, B. M. Honigberg, G. F. Leedale, A. R. Loeblich, J. Lom, D. Lynn, E. G. Merinfeld, P. O. Page, G. Poljansky, V. Sprague, J. Vavra, F. G. Wallace. A newly Revised Classification of the Protozoa. - The committee on systematics and evolution of the society of Protozoologists // *J. Protozool.* 1980. 27, N 1. P. 37 - 59
173. Lynn D. Classification of the Phylum Ciliophora, down to genus, revised by Denis Lynn (unpubl.), / 2002,  
<http://www.uoguelph.ca/~ciliates/classification/genera.html>

174. Lynn D. H., Small E. B. Phylum Ciliophora, Doflein, 1901 / In: J. J. Lee, G. F. Leedale, P. Bradbury (Eds.) The Illustrated Guide to the Protozoa (2 nd edit.) Society of Protozoologists, Lawrence, Kansas., 2000, 1, pp. 371 - 656
175. Mac Fadden B. Fossil Horses: Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae. / Cambridge University Press, Cambridge, 1992.
176. Mandal D., Choudhury A. On two new cycloposthiid from Indian elephant, *Elephas maximus* L. // J. Bengal. Natur. Hist. Soc., 1983, 2, N 1, pp. 13 - 18.
177. Matthes D. Wimpertiere im Wiederkauern und Einhufern // Mikrokosmos. 1985. 74, N 12. P. 372 - 375.
178. Moehlman P. D. Equids: Asses, Zebras, and Horses. Status Survey and Action Plan. IUCN/SSC Equid Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 2002. 190 pp.
179. Naumann C., Nogge G. Die Gropsaer Afghanistans // Z. Kolner Zoo. 1973. 16, N. 3. P. 79 - 93.
180. Noiro-Timothee C. Les cilies du rumen de *Hyemoschus aquaticus* Ogilby, a l'etat sauvage et en captivite // Biol. gabon. 1968, 4, № 4. P. 343 - 352.
181. Ozeki K., Imai S., Katsuno M. On the distribution of the ciliated protozoa in the large intestine of horse // Tohoku. J. Agr. Res., 1973, 24, pp. 86 - 101.
182. Prins R. A., Van Hoven W. Carbohydrata Fermentation by the rumen ciliate *Isotricha prostoma* // Protistologica, 1977. 13, N 4. P. 549 - 556.
183. Rambaut A. Se-Al (Sequence Alignment Editor). Ver. 1.0 al. Private release software, Oxford, 1996
184. Rodel E. Zum Problem der Coecotrophie als Anzeiger Richtiger Kaninchenfütterung // Kaninchen Zuchter. 1957. Jg. 61. P. 181.
185. Rostkowska J. Studies on the infective stage of *Balantidium coli* (Malmsten) for hamsters // Acta protozool., 1970, 7, pp. 269 - 276

186. Ryder O. A. Chromosomal polymorphism in *Equus hemionus*. // Cytogenet. Cell Genet., 1978, 21 (4), pp. 177 - 83.
187. Ryder O., Chemnick L. Chromosomal and molecular evolution in Asiatic wild asses // Genetica, 1990, 5, pp. 62 - 67.
188. Schawe L. Seltene Pfleglinge aus Dschungarei und Mongolei: Kulane, *Equus hemionus hemionus* Pallas, 1775 // Zool. gart. 1986. 56, N 4 - 5. P. 299 - 323.
189. Senaud J., Grain J. Etude ultrastructurale preliminaire de *Cochliatoxum periachtum* Gassovsky 1918, cilie Entodiniomorphe endocommensal du cheval // Protistologica 1972. 8. P. 65 - 82.
190. Simpson G. G. Horses. The story of the horse family in the modern world and through sixty million years of history // New York, Oxf. Univ. Press. 1951, 24. P. 247.
191. Sinha S. K. The unique desert wildlife of Gujarat // Trans. Indian Soc. Desert. Technol. and Univ. Cent. Desert. Stud. 1984. 9, N 2. P. 14 - 17.
192. Skorkowski E. Dalsze badania nad systematyka *Equus asinus* Linne i *Equus hemionus* Pallas // Zool. Poloniae. 1960. 9. N. 4. S. 223 - 227.
193. Skorkowski E. Koniowate Ameryki // Przegl. zool. 1969. 13. N 3. S. 266 - 270.
194. Strauss G., Mattig B., Keil W., Geserick G. Untersuchungen zum Gc-Polmorphismus bei einigen Equiden aus dem Bestand des Tierpark Berlin // Milu. 1985. Bd. 6. 3 - 4. S. 472 - 474.
195. Sundermann C. A. A brief ultrastructural study of the suctorian characteristics of *Allantosoma* (Abstr.) // J. Protozool. 1978. - 25. - N 2.
196. Sundermann C. A. *Allantosoma* sp. from the large intestine of the horse: a brief ultrastructural study (Abstr.) // Proc. Southeast. Elect. Microsc. Soc. -1979.-2.-P. 19.

197. 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, N 4. P. 400 - 405.
198. Swofford D. L. PAUP\* Phylogenetic Analysis using Parsimony (\*and Other Methods). Ver. 4.0b3. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1998
199. Thurston J. P., Grain J. Holotrich ciliates from the stomach of *Hippopotamus amphibius*, with descriptions of two new genera and four new species // J. Protozool., 1971, 18 (1) pp. 133 - 141
200. Van Hoven W., Gilchrist F. M. C., Hamilton Attwell V. L. Intestinal ciliated protozoa of African rhinoceros: two new genera and five new species from the white rhino (*Ceratotherium simum* Burchell, 1817) // J. Protozool., 1987, 34, № 3. P. 338 - 342.
201. Van Hoven W., Gilchrist F. M. C., Stenson M. O. Six New Ciliated Protozoan Species of Trichostomatida, Entodiniomorphida and Suctorida from the Intestine of Wild African Rhinoceros. // Acta Protozoologica, 1998, 37, N 2, pp. 113 - 124.
202. Van Hoven W., Prins R. A. Carbohydrate fermentation by the rumen ciliate *Dasytricha ruminantium* // Protistologica. 1977. 13, N 4. P. 599 - 606.
203. Vander Straeten D. *Tetratoxum excavatum*, cilie entodiniomorphe du colon du leurs bacteries // Protistologica. 1981. 17, N 1. P. 45 - 57.
204. Wakita M., Hoshino S. Изменения в содержании запасных полисахаридов у инфузорий рода *Entodinium* из рубца овцы после содержания на различных рационах // Нихон Тикусан Гаккайхо, Jap. J. Zootechn. Sci. 1979. 50, N 1. P. 1 - 7.
205. Wolska M. A rare case of *Balantidium coli* in the Caecum of Horse // Bull. de L'Academie Polonaise des sciences Ser. des Sci. Biol. 1962. 10, N 10. P. 425 - 429.

206. Wolska M. Infraciliature of *Didesmis ovalis* Fior. and *Blepharozoum trizonum* (Hsiung) - fam. Buetschliidae (Ciliate, Rhabdophorina) // Acta protozool. 1964 a. 2, N 10 - 18. P. 153 - 158.
207. 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 б. 2. N 19 - 29. P. 213 - 224.
208. Wolska M. Studies on the representatives of the family Paraisotrichidae da Cunha (Ciliata, Trichostomata). II. Buccal infraciliature in the genus *Paraisotricha* Fior. and *Rhizotricha* Wolska // Acta protozool. 1964 в. 2, N 30 - 38. P. 297 - 306.
209. Wolska M. Studies on the representatives of the family Paraisotrichidae Da Cunha (Ciliata, Trichostomata). III. Division morphogenesis in the genus *Paraisotricha* Fior. and *Rhizotricha* Wolska // Acta protozool. 1965 a. 3. N 1 - 8. P. 27 - 36.
210. Wolska M. Studies on the representatives of the family Paraisotrichidae Da Cunha (Ciliata, Trichostomata). IV. General discussion // Acta protozool. 1965 б. 3. N 9 - 18. P. 115 - 121.
211. Wolska M. Remarks on the adoral ciliature in the order Entodiniomorpha // Acta protozool. 1965 в. 3. N 29. P. 321 - 325.
212. Wolska M. Division morphogenesis in the genus *Didesmis* Fior. of the family Buetschliidae (Ciliata, Gymnostomata) // Acta protozool. 1966 a. 4, N 10. P. 15 - 18.
213. Wolska M. Study on the family Blepharocorythidae Hsiung., I. Preliminary remarks // Acta protozool. 1966 б. 4, N 11 - 18. P. 97 - 104.
214. Wolska M. Study on the family Blepharocorythidae Hsiung. II. *Charonina ventriculi* (Jameson) // Acta protozool. 1966 в. 4, N 26 - 35. P. 279 - 283.

215. Wolska M. Study on the family Blepharocorythidae Hsiung. III. *Raabena bella* gen. n., sp. n. from the intestine of the Indian Elephant // Acta protozool. 1966 г. 4. N 26 - 35. P. 285 - 290.
216. Wolska M. *Triadinium minimum* Gassovsky. Its phylogenetic significance // Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. 1970. 30. P. 65 - 78.
217. Wolska M. Studies on the family Blepharocorythidae Hsiung. IV. Phylogenesis of the family and the description of the new genus *Circodinium* gen. n. with the species *C. minimum* (Gassovsky, 1918) // Acta protozool. 1971 . 9, N 3. P. 171 - 194.
218. Wolska M. *Triadinium caudatum* Fiorent. Electron microscope examinations // Acta protozool. 1978. 17, 3. P. 445 - 454.
219. Wolska M. *Circodinium minimum* (Gass. 1918), Electron microscope investigations // Acta protozool. 1979. 18, N 2. P. 223 - 229.
220. Wolska M. A study of the genus *Spirodinium* Fiorentini. Ciliata, Entodiniomorpha // Acta protozool. 1985. 24, N 1. P. 1 - 11.
221. Wolska M. *Pseudoentodinium elephantis* g. n., sp. n. Entodiniomorpha. Pseudoentodiniidae // Acta protozool. 1986. 25. P. 139 - 146.
222. Wright A-D. G. Molecular phylogeny of the endosymbiotic ciliates (Litostomatea: Trichostomatia) of vertebrate animals inferred from 18S rRNA gene sequences. PhD thesis. The University of Guelph, 1998.
223. Wright A-D. G., Dehority B., Lynn D. H. Phylogeny of the rumen ciliates *Entodinium*, *Epidinium* and *Polyplastron* (Litostomatea: Entodiniomorpha) inferred from small subunit ribosomal RNA sequences. // J. Eukaryot. Microbiol., 1997, 44, pp. 61 - 67
224. Wright A-D. G., Lynn D. H. Phylogenetic analysis of the rumen ciliate family Ophryoscolecidae based on 18S ribosomal RNA sequences with new sequences from *Diplodinium*, *Eudiplodinium* and *Ophryoscolex*. // Can. J. Zool., 1997 a, 75, pp. 963 - 970



225. Wright A-D. G., Lynn D. H. Monophyly of the trichostome ciliates (phylum Ciliophora: class Litostomatea) tested using new 18 S rRNA sequences from the vestibuliferids, *Isotricha intestinalis* and *Dasytricha ruminantium*, and the haptorian, *Didinium nasutum*. // Europ. J. Protistol., 1997 6, 33, pp. 305 - 315
226. Yoffe A. Breeding endangered species in Israel // Int. Zoo. Year. London. 1980. 20. P. 127 - 137.
227. Youssef F. G., Allen D. M. Part played by ciliate Protozoa in rumen function // Nature.1968. 217, N 5130. P. 777 - 778.
228. Zevegmid D., Dawaa N. Die seltenen Grossauger der Mongolischen Volksrepublik und ihr Schutz //Arch. Naturschutz und Landschaftsforsch. 1973. 13. N 2. S. 87 - 106.