

İşkembede Yaşayan Kamçılı (Mastigophora) ve Holotriş Siliyat (Ciliophora) Protozoonlar

Bayram GÖÇMEN¹, Yusuf ÖZBEL²

¹Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü Zooloji Anabilim Dalı;

²Ege Üniversitesi Tıp Fakültesi Parazitoloji Anabilim Dalı, 35100 Bornova, İzmir

ÖZET: Bu çalışma, çeşitli geviş getiren memeli hayvanların işkembesinde yaşayan kamçılılar (Mastigophora) ve holotriş siliyatlar (Ciliophora) hakkındaki mevcut bilgileri derlemeye yöneliktir. Bu protozoonların sınıflandırılmaları, deskripsiyonları, yapıları, ince yapıları, dağılımları, konakları, konaklarının tükettiği besin tipi ve öğüne bağlı olarak protozoon popülasyonunda meydana gelen değişiklikler, konaklarına etkileri ve evrimsel eğilimleri konusunda bugüne değin elde edilen veriler özetlenmiştir.

Anahtar kelimeler: İşkembe Protozoonları, Kamçılılar, Holotriş Siliyatlar, Türkiye

Flagellated (Mastigophora) and Holotrichous Ciliated (Ciliophora) Protozoa Inhabiting the Rumen

SUMMARY: This study attempts to collate the available information on the flagellates (Mastigophora) and holotrichous ciliates (Ciliophora) inhabiting the rumen of various ruminants. The data obtained from previous studies up until the present as to their classifications, descriptions, structures, ultrastructures, distributions, hosts, fluctuations in the protozoal population based on the different feeding types and food consumed by their hosts, the effects on their hosts and their evolutionary trends have been summarized.

Key words: Rumen protozoa, flagellates, holotrichous ciliates, Turkey

GİRİŞ

Protozoonlar, bakteriler ve funguslarla birlikte, geviş getiren memelilerin ön midelerinde (=ruminoretikulum) bulunan doğal mikrobiyal topluluklardan biridir ve diğer mikro-organizmalar gibi biyolojik verimliliğin yüksek olduğu ortamlarda daha bol bulunma eğilimi gösterirler (75). Bu açıdan bakıldığında geviş getiren memelilerin (Ordo: Artiodactyla, Subordo: Ruminantia ve Tylopoda) işkembesi, protozoonlar için iyi bir yaşam ortamı oluşturmaktadır.

Bundan yaklaşık 150 yıl önce, mikrobiyologlar ve protozoologlar ışık mikroskobu çalışmalarına dayanarak, işkembe içeriğinde yer alan protozoon kitlesinin sınıflandırılması ve işkembe fizyolojisinde nasıl bir rol aldıklarını saptamaya çalışmışlardır. İşkembe protozoonları ilk kez Gruby ve Delefond tarafından 1843'de keşfedildiler (72, 73, 88). İşkembe protozoonları hakkında pek çok araştırma yapılmış olmasına rağmen, günümüzde de yoğun çalışılan konular arasında bulunurlar. Protozoon faunası uzaklaştırılmış hayvanlarda, işkembe protozoonları bulunmamasına karşın, konaklarının fizyolojisinde önemli değişikliklere neden olmazlar. Keza hiçbirisi konaklarına patojen değildir (140, 157).

İşkembe protozoonları tek hücreli organizmalar ile çok hücreli-ler arasındaki simbiyotik yaşama ilişkin iyi bilinen örneklerden birisi olarak kabul edilir (78). Konak hayvanın beslenmesi üzerinde sindirim materyalleri olarak rol oynamaları yanında, salgıladıkları çeşitli karbohidraz ve proteolitik enzimlerle ruminantın sellüloz dahil çeşitli karbohidrat ve protein içerikli gıdalarının da sindirimine önemli katkıları bulunur (72).

İşkembede yaşayan protozoonlar kamçılılar (Mastigophora) ve siliyatlar (Ciliophora) olmak üzere iki grup halindedir.

Kamçılılar siliyatların bulunmadığı konaklarda hem işkembede hem de çekumda bol olarak bulunmalarına karşın, işkembede bulunan protozoonların çoğunluğunu siliyatlar oluşturur. Ml' deki ortalama siliyat sayısı 10^5 - 10^6 arasında değişir (75, 129, 176, 178).

İşkembe protozoonları yaşam döngülerinde dayanıklı bir safha-ya, yani kistik şekillere sahip değildir (73, 178). Genç veya ergin konaklara sadece bulaşmış bir ruminant ile yakın temas sonucu tükürük içinde taşınırlar. Yeni doğduklarında protozoon taşımayan genç ruminantlara işkembe protozoonlarının ilk bulaşması, ya anneleri tarafından yalandıklarında veya ruminasyonla çıkarılan ve protozoa içeren tükürükle bulaşmış besinlerin genç hayvan tarafından yenmesi ile olmaktadır (40-42, 176, 178). Bu bulaşmadan sonra, bir hayvanın işkembe siliyat kompozisyonuna pek çok faktör etki etmektedir.

İşkembe siliyat içeriğinin filogenetik faktörler ve konakların dağılım alanları ile kontrol edildiği Dogiel (53, 58) tarafından rapor edilmiştir. Tür içeriğinin ayrıca, beslenme habitatları, besin tipi ve miktarı ile de değiştiği bildirilmiştir (37). Konağın fizyolojik durumu da faunayı belirleyen bir başka faktör olmaktadır (129, 130, 145). Son olarak da, işkembe siliyatlarının bazı türleri arasında bulunduğu bildirilen antagonizm, fauna içeriğini belirleyen bir başka etken olarak rapor edilmiştir (62, 63, 97).

İşkembede yaşayan siliyat protozoonlarının hemen hemen tamamı diğer 2 siliyat grubuna dahildir. Bunlar:değişik (4 tabakalı) ve sert bir pelikül, kalın bir ektoplazma ve peristom hariç diğer kısımlarda sillerin bulunmayışı ile karakterize olan Entodiniomorpha (Syn. Oligotricha) takımı ile çoğunlukla uniform olarak silli bir vücuda, türe göre değişen karakteristik

yerleşimlerde bulunan bir ağıza (Vestibulum) ve bazen de bir konkresyon vakuolüne sahip "holotrich" siliyatlardır. Entodiniomorphid siliyatlar, holotrich siliyatlardan, hatta daha geniş anlamda (*sensu lato*) diğer bütün protistlerden farklı olarak, makro- ve mikronukleus ile kontraktıl vakuoller ektoplazmada bulunurlar. Bu yüzden entodiniomorphid siliyatlarda endoplazma Metazoa'dakine benzer bir mide gibidir (75).

İşkembe protozoonları ile konak hayvan arasındaki simbiyotik ilişkinin kommensalizm mi? yoksa mutualizm mi? olduğu konusunda pek çok çalışma yapılmıştır. İşkembede yaşayan protozoonların büyük çoğunluğu ancak işkembe koşulları gibi oldukça özelleşmiş bir ortamda yaşayabilir ve üreyebilir. Bu ortamdan yahut konaklarından uzaklaştırıldıkları takdirde yaşayamazlar. Buna karşın konak, faunanın uzaklaştırılmasından bariz olarak etkilenmez ve canlılığını sürdürür. Bununla birlikte protozoonların işkembede bulunmaları durumunda konak hayvanın sindirimine, salgıladıkları çeşitli hücre dışı enzimler (proteaz, karbohidraz, v.s.) vasıtası ile katkıda buldukları gibi, bakterilerle beslenmelerinden dolayı da işkembede meydana gelebilecek bir kaynama ve buna bağlı bir iştahsızlık durumuna da engel olarak konağın sağlığına yardımcı olurlar (139, 178). Ayrıca bu organizmaların vücut proteinleri, konağın protein ihtiyacının büyük bölümünü oluşturur (75, 88, 89). Buradaki ilişkinin mutualizm mi yoksa kommensalizm mi olduğuna karar vermek oldukça zordur. Herşeye rağmen mutualizmde, kelime anlamında olduğu gibi "karşılıklı ilişki" olması ve "yarar" sağlaması şartı dikkate alındığında, birliğin bozulması durumunda her iki tarafın da ya zarar görmesi (Zorunlu Mutualizm'de) yahut eşit derecede serbest yaşayabilme potansiyeline sahip olması (Fakültatif Mutualizm'de) gerekir. Diğer bir deyişle birinin yaşamını sürdürmesi durumunda diğerinin de sürdürmesi düşünülmelidir. Bu nedenle böyle organizmalar (işkembe protozoonları) konaklarına zorunlu fayda sağlamadıkları sürece kommensal olarak kabul edilmelidir (78).

Ülkemizde bu protozoonlar ile ilgili, bugüne değin yapılmış kısıtlı sayıda çalışma evcil sığır (*Bos taurus*) ve evcil koyun (*Ovis ammon aries*)'larda gerçekleştirilmiştir (72-77, 139-141, 157). Bu alanda yapılacak çalışmalar farklı coğrafi bölgelerdeki farklı konak türlerinde değişik türlerin belirlenmesine, keza bu protozoonların ve konaklarının evrimsel eğilimlerinin ortaya çıkarılmasına katkı sağlar. Protozoonlar arasında oldukça büyük bir grubu oluşturan işkembe protozoonlarının tamamını, bu genişlikteki bir çalışma içine sıkıştırmak mümkün olmadığından, çalışmamızın konusu sadece işkembe ortamında yaşayan kamçılı (Mastigophora) ve holotrich siliyatlar (Ciliophora) ile sınırlandırılmıştır. Bu bakımdan bu çalışma, bu sahada çalışma yapmak isteyenlere bir ön bilgi niteliği taşımaktadır.

2. KAMÇILILAR

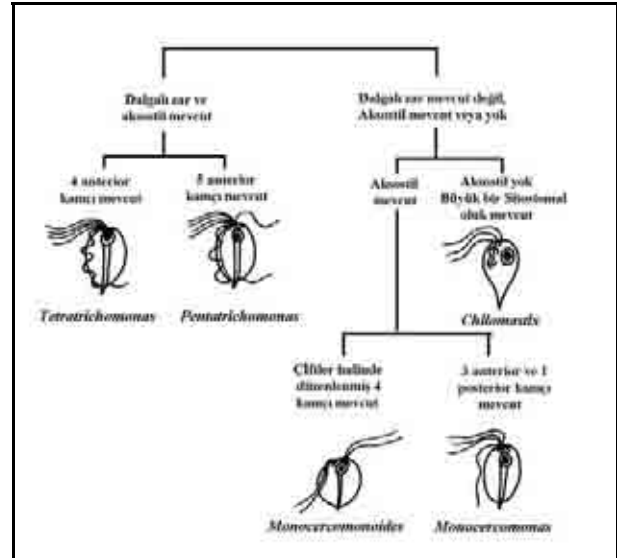
Tamamı zooflagellatlardır. Diğer bir deyişle hayvansal özellikli kamçılılardır. İşkembe kamçılıları genelde küçük ve 4-15 µm uzunluğunda olup, vücut piriform (=armut şekilli) dan elipsoide kadar değişik şekil gösterir. 3-5 ön kamçı mevcuttur. Vücudun ön kısmında bir nukleus yer alır.

İşkembe kamçılılarının tanınması, küçük boyutları nedeniyle nispeten güçtür. Genelde fark edilmeyecek derecede çok düşük sayılarda bulunmalarına karşın, fauna içerisinde siliyatların bulunmadığı durumlarda, çok yüksek yoğunluklarda (10^3 - 10^4

hücre/ml) belirlenirler. Bu durumda bile, küçük boyutları nedeniyle işkembe biyomasının (=canlı kütle) az bir kısmını oluştururlar (11). İşkembedeki rollerine ilişkin maalesef ayrıntılı çalışmalar bulunmadığı gibi, belirgin bir rolleri olduğuna dair bilimsel herhangi bir veri de yoktur (11, 178). İşkembe kamçılılarının ayırt edilmesinde temel alınan özellikler şunlardır:

- Şekil: Küresel, ovoid (=yumurtamsı), elipsoid veya piriform (=armutumsu).
- Dalgalı Zar: Mevcut veya mevcut değil.
- Aksostil: Mevcut veya mevcut değil.
- Sitostomal Oluk: Mevcut veya değil.

İşkembe ortamından günümüze dek tanımlanan kamçılı türlerinden sadece 5'i "gerçek kamçılılar" olarak kabul edilir. Diğerlerinin kamçılı fungus gruplarına dair zoosporlar olduğu açıklık kazanmıştır (11, 178). Bu türler 2 alt-şubeye (Metamastigophora ve Parabasala) dahildir.



Şekil 1. İşkembede yaşayan kamçılı cinslerinin tayin anahtarı (129'dan değiştirilerek)

2.1. Subphylum: Metamastigophora

Karyomastigont sistemi (pek çok kamçılıda nukleusla ilişkili kamçı sistemi), diğer bir deyişle kamçılılarla ilişkili organeller (nukleuslar, dalgalı zar, kosta, parabazal=golgi ve aksostil)' den oluşan hücre-içi organel kompleksi, basit veya çifttir. Golgi ve mitokondri bulunmaz. Bir sitostom yahut tutunma apareyi farklılaşması söz konusudur (78, 146).

Classis 1: Retortamonadea

Ordo: Retortamonadida

Ön ventralde bulunan ve bir fibril ile desteklenen sitostom-ları bulunur. Karyomastigont sistemi basit, 2-6 kamçılı olan küçük boyutlu kamçılılardır. Kamçılardan biri çoğunlukla sitostom içine uzanır. Bilateral simetri, aksostil ve dalgalı zarları bulunmaz. Kist şekillenmesi gözlenir. İşkembede yaşadığı belirlenen tek cins, *Chilomastix* (Retortamonadidae ailesi)' tir.

Genus: *Chilomastix*

Ön kısmında büyük bir sitostomal olukla birlikte vücut piriformdur.

Uzunluğu 8-10 µm, genişliği 4-6 µm'dir. 4 kamçısı vardır. Bunlardan 3'ü öne doğru yönelmiş olup, biri geriye doğru sitostomal oluk içinde uzanır ve kısadır (Şekil 2a). Çeşitli konaklardan farklı türler bildirilmekle birlikte, sadece bir tür, *C. caprae* keçilerin işkembesinden kaydedilmiştir (11, 32). Aksostil ve dalgali zar bulunmaz.

Classis 2: Oxymonadea (Prysonymphida)

Ordo: Oxymonadida

Bir veya daha fazla sayıda (2-3) karyomastigont sistemine sahiptirler. Her bir karyomastigont trofozoit safhada tipik olarak çiftler halinde düzenlenen 4 kamçı içerir. Vücut yüzeyine oldukça yakın yahut mesafeli seyreden 1 veya daha fazla sayıda kamçı, geriye doğru uzanabilir. Kamçı kaide cisimciklerinin bulunduğu ön uçtan hücrenin posterior ucuna kadar uzanan kontraktil ve uzunlamasına çizgili bir Aksostil (Axostyl) bulunur. Bu organel lateral şekilde birbirine bağlanmış mikrotübüllerden oluşur. Hücreyi gergin tutmaya yarar. Kamçı kaide cisimcikleri, aksostil mikrotübüllerinin gömülü durumunda olduğu bir parakristalin (=proteinöz) yapı (=Preaksostil veya Aksostil Kapsülü) ile çiftler halinde birbirleriyle bağlanırlar (Dikinetid Düzenlenme). Aksostilin ön tarafıyla ilişkili olan ve mikrotübüllerden oluşan bir diğer yapı ise yarım ay şekilli ve bazen spiral şekilde kıvrılan *Pelta*'dır (78). İşkembeden tek cins, *Monocercomonoides* (Familia: Monocercomonoidae) bildirilmiştir.

Genus: *Monocercomonoides*

Vücut küresele yakın ovoid şekillidir. Uzunluk 6-12 µm, genişlik 4-8 µm'dir. 2 ön ve 2 geriye doğru uzanacak şekilde 4 kamçıdan oluşan bir karyomastigont sistemine sahiptir. Hücrenin ön ucundan posterior ucuna kadar uzanan bir aksostil yarım ay şekilli bir pelta ve bunun altında miğfer şeklinde bir preaksostil bulunur. Bir önceki cinsteki olduğu gibi, değişik konaklardan farklı türler bildirilmiş olmasına rağmen, sadece tek tür, *M. caprae* keçilerin işkembesinden kaydedilmiştir (Şekil 2b) (11, 32).

2.2. Subphylum: Parabasala

Çoğunlukla nükleus ve kinetidlerle [kinetozom ve ilişkili tübüller ile fibrillerin oluşturduğu organizasyon birimi, undulipodyal aparey] ilişkili şekilde 1 veya daha fazla sayıda modifiye olmuş golgi apareyi (Parabazal Cisimcik) içerir. Golgi apareyinin bu özel tipine, "Janicki-Tip Parabazal Aparey" adı verilir. Bu tip golgide, kinetid kompleksinden doğarak parabazal cisimciklerle bağlantı kuran, mikrofibril yapısında, çizgili, bir periyodik yapı gösteren çoğunlukla 2 adet "Parabazal Filament" bulunur. Tamamında mitokondri bulunmaz. Bunun yerine işkembe koşulları gibi anaerobik veya mikroaerobik koşullarda yaşayanlarda mitokondrilerin dönüşmesi ile oluşan, solunum ve detoksifikasyon (O₂'e bağlı zehirlenme etkisini önleyici) organelleri "Hidrojenozomlar" bulunur (74, 123). Çoğunda kontraktil olmayan mikrotübüler yapıda bir aksostil, bir pelta ve bazen bariz bir dalgali zar mevcuttur. Sitostom bulunmaz. Kist oluşturmazlar. Beslenmeleri nişasta taneceklerinin absorpsiyonu ve keza bakterilerin, odun partiküllerinin pinositozu yahut fagositozu aracılığı ile gerçekleşir (78, 146).

Classis : Trichomonadea

Ordo: Trichomonadida

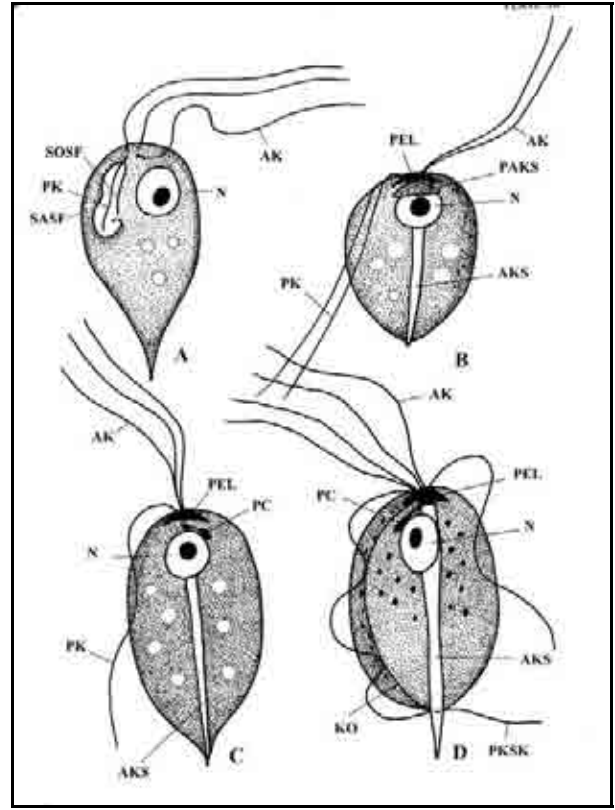
Tipik olarak 4-6 kamçılı karyomastigontlardır. Kamçılardan 3-5'i serbest olarak ön tarafa, 1'i ise bazen bir dalgali zar şekillendirecek şekilde vücuda yapışık vaziyette (Trichomonadidae ailesi) veya dalgali zar şekillendirmeksizin (Monocercomonadidae ailesi) geriye doğru uzanır. Bu takıma dahil kamçılılardan *Monocercomonas*, *Tetratrichomonas* ve *Pentatrichomonas* cinslerine dahil

birer türün işkembe içeriklerinde bulunduğu saptanmıştır (11, 129). Bazen son iki cins *Trichomonas* cinsi altında birleştirilir (78).

Genus 1: *Monocercomonas*

Vücut, 3 ön ve bir posterior kamçı piriformdur (Şekil 2c). Vücutun ön ucundan posterior ucuna kadar uzanan bir aksostil ve yarım ay şekilli bir pelta bulunur. Pelta ve parabazal cisimcik vücutun ön ucunda yer alır. Bu cinsin dair çeşitli konak türlerinin işkembesinden rapor edilen tek tür, *Monocercomonas ruminantium*'dir.

Vücut piriform olmakla birlikte arka uç sivridir. Hücre uzunluğu 4-8 µm, genişliği ise 3-7 µm'dir. Aksostil posteriorda çok az olacak şekilde gövdenin dışına doğru çıkar. Nükleus küresel şekilli olup, nispeten merkezi konumlu olan iri bir nükleolusa sahiptir. Parabazal aparey ve pelta ile birlikte hücrenin 1/4'lük ön kısmında yerleşir (11, 129).



Şekil 2. İşkembede yaşayan kamçılıların şematik görünüşleri. **A:** *Chilomastix caprae*, **B:** *Monocercomonoides caprae*, **C:** *Monocercomonas ruminantium*, **D:** *Pentatrichomonas hominis*. **AK**=Ön kamçı, **AKS**=Aksostil, **KO**=Kosta, **SOSF**=Sol sitostomal fibril, **N**=Nükleus, **PAKS**=Preaksostil, **PC**=Parabazal cisimcik, **PEL**=Pelta, **PK**=Posterior kamçı, **PKSK**=Posterior kamçının serbest kısmı, **SASF**=Sağ sitostomal Fibril (129'dan değiştirilerek).

Genus 2: *Pentatrichomonas*

Vücut 5 adet ön kamçı ve 1 adet geriye doğru uzanarak dalgali zar kaldıran posterior kamçıyla birlikte piriform şekillidir (Şekil 2d). Dalgali zar gövdenin tüm uzunluğu boyunca uzanır. Daha sonra posterior kamçı vücutun gerisine doğru serbest olarak uzanır. Pelta, parabazal cisimcik, aksostil ve dalgali zarın uzunluğu boyunca sitoplazmada uzanan bir kosta (costa, kot) mevcuttur. İşkembede bulunduğu bildirilen tek tür, insan ve maymunların bağırsaklarından da rapor edilen *Pentatrichomonas hominis*'tir.

Bu türde vücut elipsoid ile piriform arasında değişir. Uzunluğu 8-15 µm, genişliği ise 3-12 µm'dir. Dalgali zar barizdir ve vücudun uzunluğu boyunca devam eder. Dalgali zar altında ve ona paralel şekilde kosta uzanır. Aksostil kalındır ve vücudun gerisinden aynı kalınlıkta dışa doğru çıkarak sivri bir uçla son bulur. Pelta ve parabazal cisimcik gövdenin ön kısmında yer alır. Elips şekilli nukleus vücudun ön kısmında aksostil yakınında konumlanır (129).

Genus 3: *Tetratrichomonas*

Önceki cinsten esas olarak 4 ön kamçıya sahip olmasıyla farklıdır. İşkembede tek tür *Tetratrichomonas buttrei* ile temsil edilir (11).

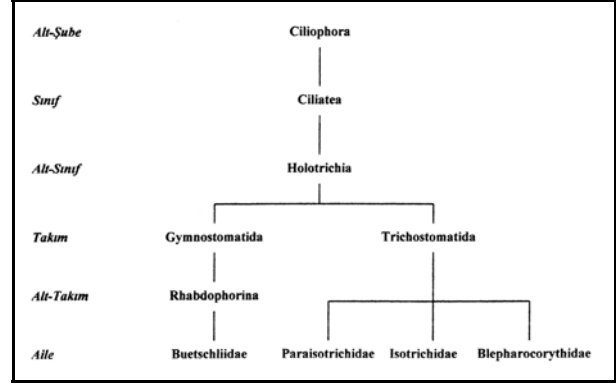
3. HOLOTRİŞ SİLİYATLAR

Holotrich siliyat protozoonlar, herbivor memelilerin sindirim sisteminin fermantatif bölgelerinden elde edilen sıvı örneklerinde gözlenmektedir. Tanımlayıcı terim olarak "holotrich" kelimesi, protozoonlara ait ilk sınıflandırma sistemlerinde kullanılan terminolojiden kaynaklanmıştır. Levine *et al.* (116)'nın taksonomik düzenlemelerinden önce, holotrich siliyat familyaları Holotrichia alt-sınıfının iki takımı içinde sınıflandırılmıştır (79, 112). Herbivor memelilerin sindirim kanallarında yaşayan ve sık karşılaşılan bir diğer grup olan entodiniomorphid siliyatlar (Ordo: Entodiniomorphida) ise Oligotrichia alt-sınıfında sınıflandırılmıştır. (30). Bunu takip eden düzenlemelerde, Holotrich terimi, hala yaygın bir şekilde iki ayrı takım içinde (Archistomatida ve Trichostomatida) sınıflandırılan siliyatların 15 cinsinin tanımlanması için kullanılıyor olmasına karşın, sınıflandırmada bir takson olarak "Holotrichia" alt-sınıfından vazgeçilmiştir. Bununla birlikte Oligotrichia alt-sınıfı, Entodiniomorphida takımının bir sinonimi olarak değişmeden kalmıştır. İşkembede yaşayan holotrich siliyatların sınıflandırılmaları, bulunuşları ve morfolojik karakterleri bu bölüm altında tartışılacaktır.

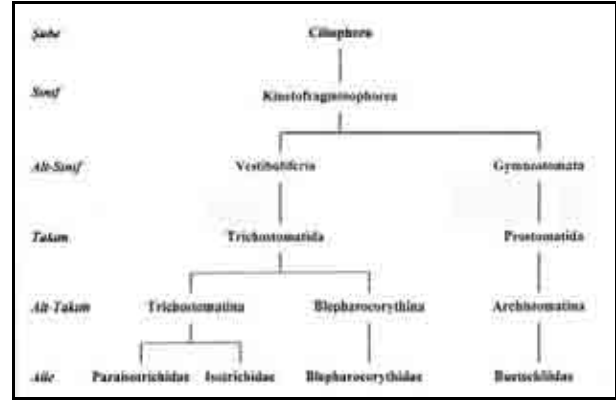
3.1 İşkembedeki Holotrich Siliyatların Sınıflandırılması

"*Holotrich siliyatlar*" olarak tanımlanan işkembe protozoonları, son zamanlarda Isotrichidae, Blepharocorythidae, Buetschliidae ve Paraisotrichidae olmak üzere 4 aile içerisinde sınıflandırılırlar. İşkembe siliyat protozoonları ile ilgili ilk literatürlerde yayımlanan sınıflandırma modelleri, bu dönemin taksonomik durumunu yansıtmaktadır. Buna karşın taksonomik düzenlemeler belli dönemlerde oluşturulmuş ve bu nedenle farklı modeller yayımlandığı için literatürde holotrichlerin sınıflandırılması birbiri ile uyumsuzluk göstermiştir. Honigberg *et al.* (79)'nın taksonomik sınıflandırması 1980'nin ilk dönemlerindeki eleştirilenler tarafından kabul edilmiştir (78, 88, 89). Bu yüzden holotrich cinsleri Holotrichia alt-sınıfının iki takımı: Gymnostomatida ve Trichostomatida'ya yerleştirilmiştir (Şekil 3). Protozoonların sınıflandırılması daha sonra Levine *et al.* (116) tarafından düzenlenmiş ve bu sınıflandırma modeli Ogamoto & Imai (129) tarafından da kullanılmıştır. Bu düzenlemede işkembe holotrichleri iki alt-sınıfa (Vestibuliferia ve Gymnostomatia) yerleştirilmiştir. Isotrichidae, Blepharocorythidae ve Paraisotrichidae aileleri Trichostomatida takımında ele alınırken, Buetschliidae ailesi Gymnostomatida takımı altında sınıflandırılmıştır (Şekil 4). En son yapılan düzenlemelerden biri Lee *et al.* (1985) (178) tarafından öne sürülmüştür. Bu sınıflandırma sisteminde Buetschliidae ve Blepharocorythidae aileleri Entodiniomorphida takımına dahil edilmiştir.

Ancak bu sistem işkembe protozoonları ile çalışan araştırmacılar tarafından pek kabul görmez. Günümüzde yaygın şekilde benimsenen sınıflandırma Puytorac *et al.* (146) tarafından öngörülmüş olup, Buetschliidae ailesinin dahil olduğu alt-takım (Archistomatina)'ın takım düzeyine (Archistomatida), diğer üst kategorilerin de bir üst kategoriye yükseltilmesi dışında, Levine *et al.* (116)'nın ileri sürdüğü sınıflandırma sistemi (Şekil 4) ile benzerdir.



Şekil 3. Honigberg *et al.* (79) tarafından öngörülen sınıflandırma.



Şekil 4. Levine *et al.* (116) tarafından öngörülen sınıflandırma.

3.2 Holotrich Siliyatların Dağılışı

Holotrich siliyatlar hem evcil hem de yabancı ruminantların ruminoretikulumunda (=ön mide) yaygın bir şekilde bulunmaktadır. Holotrich ailelerinde sınıflandırılan protozoonların, diğer nonruminant herbivor memelilerin ön bağırsak ve arka bağırsaklarındaki aktif fermantasyon bölgelerinde de bulunduğu bildirilmektedir (40). Equidae, Tapiridae (Ordo: Perissodactyla); Elephantidae (Ordo: Proboscida) ve Caviidae, Hydrochridae (Ordo: Rodentia) ailelerine dahil herbivor memelilerin son bağırsak (*Post-gastrik*) kısımlarında (14-16, 31, 40, 64, 81, 82, 113, 114, 182, 183), keza ruminant memelilerin bulunduğu Artiodactyla takımının Camelidae ve Hippopotamidae gibi ailelerine dahil nonruminant türlerde ön bağırsak fermantasyonu (*Pre-gastrik fermentasyon*) vardır. Holotrich ailelerinin bazı üyelerini içeren siliyat protozoonlar, sindirim sisteminin özellikle bu ön mide kısmında bulunur (16, 52, 54, 156).

Bir protozoon cinsinin konak spesifitesine sahip olması, diğer bir deyişle belli bir konağa özgü olması bilinen bir durumdur.

İşkembe ekosisteminde yaşayan çoğu protozoon cinsi ve bazı holotrich türleri sadece ruminantlarda bulunur. Ancak istisnalar vardır. Sözgelimi Dehority (40-41), çalışmalarında incelediği Yeni Dünya Camelidae üyelerinin (örneğin Lamaların) mide içeriklerinde Isotrichidae üyelerini gözlememiş olmasına karşın *Dasytricha ruminantium*, *Isotricha prostoma*, *I. intestinalis* ve *Buetschlia parva* diğer bazı Camelidae üyelerinde (örneğin develerin) saptanmıştır. Bununla birlikte morfolojik olarak *Dasytricha* ve *Isotricha spp.*'ne benzer protozoonlar makropodid keselilerin birçok türünün ön midesinde gözlenir (49, 128). Ayrıca atgillere özgü gibi görünen *Blepharoconus krugeriensis* Brezilya sığırlarının işkembesinde (41) ve fillerin kalın bağırsaklarında (64) belirlenirken, *Charonina equi* ise sığır işkembesinde (22) ve atların kalın bağırsağında gözlenmiştir (82). Ancak, bu protozoonların at kolonundan keçî işkembesine transfer girişimleri başarılı olmamıştır (8, 61).

Holotrich siliyatların, Giraffidae (=Zürafagiller) ailesi (108, 127) ve ayrıca midelerinin 4 değil 3 bölmeden oluşmasıyla diğer ruminantlardan ayrılan Traquillidae (106) ailesinin en ilkel üyelerini de içeren Ruminantia alt-takımındaki (Ordo: Artiodactyla) 5 aileye (Traguilidae, Giraffidae, Antilocapridae, Bovidae ve Cervidae) ait konaklarda buldukları bilinmektedir. Holotrich siliyat türleri ve onların yaşadığı değişik işkembe ekosistemleri Çizelge 1'de özetlenmiştir. Görüldüğü üzere, incelenen değişik ruminant konaklarda her bir holotrich türünün bulunuşu açısından bariz farklılıklar vardır. Isotrichidae ailesi, diğer ailelere oranla incelenen konaklarda toplam siliyat popülasyonunun ortalama % 40'ını temsil edecek biçimde yaygın şekilde bulunurken (22); Buetschliidae, Blepharocorythidae ve Paraisotrichidae ailelerine dahil türler nadir olarak ve düşük yoğunluklarda belirlenir. Dehority (40) hem evcil hayvanların hem de yabani hayvanların işkembe siliyat popülasyonlarıyla ilgili 17 araştırmadan elde ettiği bilgileri karşılaştırmış ve Isotrichidae'nin genellikle toplam siliyat sayısının %5'den daha düşük oranda bulunduğu sonucuna varmıştır. Tek bir konak türünde tek bir cinsin bulunduğu veya hiç bir holotrich türünün gözlenmediğine ilişkin raporlar da bulunmaktadır. Ancak bu çalışmaların çoğunda incelenen aynı türe dahil konak hayvan sayısı sınırlı sayıda olduğu için, bu konaklar ile ilgili daha ayrıntılı incelemeler gerekmektedir. Zira bu sayı arttıkça farklı sonuçlar elde edilmesi ve değişik protozoon popülasyon tiplerinin ortaya çıkabilme olasılığı oldukça yüksektir.

3.3 Popülasyon Belirleyicileri

Holotrich popülasyonunun konak türe özgü yapısı ve azami boyutu, karşılıklı etkileşim içerisinde olan faktörlerden etkilenmektedir. Bu faktörlerin en önemlileri konağın tipi, onun coğrafi yerleşimi, besin gereksinimlerinin yapısı ve beslenmenin devamlılığıdır. Besinin niteliği ve bulunabilirliğindeki mevsimsel varyasyonların yabani ruminantlar üzerinde daha fazla etkisi vardır. Çünkü evcil hayvanlara besin sağlanması çok sıkı kontrol altındadır. Çeşitli konaklarda holotrichlerin bulunuşuna dair incelemeler, *Dasytricha* ve *Isotricha* cinslerinin en sık karşılaşılan cinsler olduklarını ve her iki cins birlikte bulunurken *D. ruminantium*'ün *Isotricha spp.*'den sayıca daha çok olduğunu göstermektedir. Holotrich siliyatlar evcil hayvanlarda yabani ruminantlardakinden daha sık gözlenmekte ve işkembedeki sayıları, taze çimen (23) veya şeker kamışı (162) gibi kolay çözünebilir karbonhidrat içeren diyetlerle beslenen hayvanlarda

artmaktadır. Evcil hayvanların işkembesinde tipik olarak bulunabilen holotrichlerin sayıları, işkembe sıvısının mililitresinde 10⁵ holotrich olacak şekilde yüksek bir orana ulaşabilir. Keza hayvan yemleri ile beslenen evcil konaklarda holotrichler toplam siliyat popülasyonunun yaklaşık %20 (%12-%40)'sini teşkil etmektedir.

Bu nedenle holotrich popülasyonu hayvanların gıdaları ve beslenme uygulamalarından etkilenmektedir. Ayrıca, alınan gıdanın bileşimi veya fiziksel özellikleri ile beslenme sıklığı ve düzeyinde meydana gelen farklılıklar, işkembe siliyat popülasyonunda değişiklikler meydana getirmektedir.

Holotrich protozoonların sayısı, yüksek derecede kolay kullanılabilir karbonhidrat içeren gıdalarla beslenen hayvanlarda artmasına karşın, holotrich popülasyonunun besin rejimi uygulanması (hayvanların açlığa zorlanması) durumunda arttığına (47) ve bazı tohum ile beslenen koyunlarda *D. ruminantium*'ün bulunma oranının toplam siliyat popülasyonunun yaklaşık %36.5 gibi yüksek bir değere ulaştığına (133) ilişkin raporlar da bulunmaktadır. Holotrichlerin sayısında gözlenen dalgalanmalar görünüş olarak işkembe sıvısının osmolalitesi ile doğrudan ilgili değildir (44). Keza işkembedeki holotrichlerin sayısında görülen varyasyon modelinin, işkembedeki diğer bir siliyat grubu olan entodiniomorfid popülasyonundaki değişimlerle paralellik göstermesine de gerek yoktur; holotrich oranı azalan bir protozoal popülasyonda belli koşullar altında artabilir (63).

Konak Spesifitesi (=Konağa Özgünlük): Yukarıda değinilen beslenme etkilerine ilaveten çeşitli konak türlerin holotrich popülasyonları üzerinde yapılan çalışmalar, coğrafi dağılıştaki farklılıklara paralel olarak varyasyonların da meydana gelebileceğini göstermektedir. Böyle etkiler Alaska ve Kanada'daki Misk öküzlerinde (*Ovibos moschatus*) yapılan çalışmalarda (34, 39), keza Brezilya, Tayvan, Japonya ve Kore dahil dünyanın farklı bölgelerindeki camızlar (*Bubalus bubalis*) ile ilgili araştırmalarda da görülmektedir (41, 94, 95). Sözgelimi, holotrichler tropikal Batı Asya'dan incelenen camızlarda saptanmamıştır (130). Bu varyasyonların, beslenme ve diğer ruminantlarla temas derecesi ile ilişkili olması mümkündür. Hayvan izolasyonu ve beslenme etkileri, bilhassa arktik ruminantlar için önemli popülasyon belirleyicileri olarak rol oynar (5, 42). Avrupa'da siliyat çeşitliliği otlayanlarda, ağaçların dal ve yapraklarıyla (sürgünlerle) beslenenlerdekenden daha fazladır ve holotrich türleri otlayanlarda daha baskın şekilde bulunur (69). Bununla birlikte, *Dasytricha* ve *Isotricha spp.* Afrika'daki sürgün yiyen hayvanlarda daha yüksek bir sıklıkta gözlenir (163). Böyle bir etki arktik ruminantlarda gözlenmez (34).

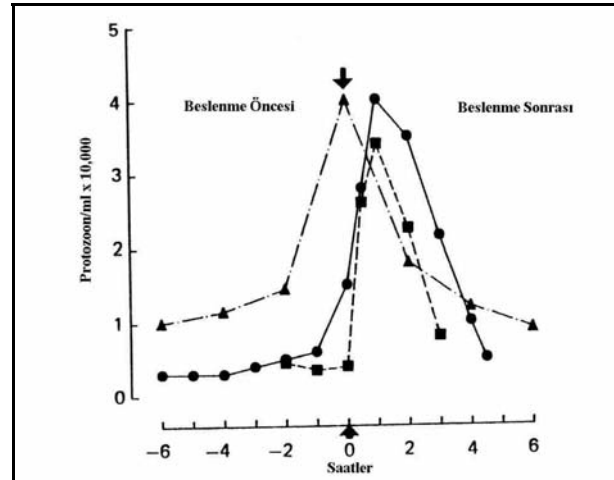
Çizelge 1'de çoğu işkembe holotrich türünün, ruminant konakların ancak belli bir kısmında saptandığı görülmektedir. Çeşitli ruminant konaklar arasında, protozoonların dağılıştında görülen bu farklılığı açıklamak için, konak veya protozoon spesifitesi (*konağa özgü olma durumu*)'ne ilişkin sorunların da göz önünde bulundurulması gerekmektedir (34, 37, 40, 42). Geniş bir bakış açısı içerisinde, protozoon cins veya türlerinin belli bir konağa ve bağırsak sisteminin belli bir bölümüne özgü oluşu, hali hazırda çözümlenememiş bir sorun olarak durmaktadır. Atların kalın bağırsağında yaşayan siliyatların keçî işkembesine transfer edilmesi ile ilgili yapılan ilk girişimler başarısız olmasına karşın, evcil ruminantlarda yaşayan siliyat türlerinin daha düşük bir spesifite gösterdiği (8, 61) ve bu siliyat türlerinin farklı konaklar arasında transfer edilebilebileceği saptanmıştır (7, 37, 124).

Dasytricha ve *Isotricha* spp. gerek Alaska'daki ruminantlarda gerekse evcil konaklarda hiçbir konak spesifitesi göstermez (35, 37). Ancak bunun aksine *D. Ruminantium*'un evcil sığır ve camızlar arasındaki (124), keza transfaunasyonu (faunanın uzaklaştırılması) takiben aynı sürü içerisindeki koyunlar arasındaki çapraz aşılama denemelerinde başarısız olunmuştur (147). Bu durum söz konusu Isotrichidae üyelerinin işkembe ortamına yerleşmesinde, beslenmeyle ilişkili faktörlerin etkili olduğunu ispatlar niteliktedir; zira transfaunasyonu takiben işkembe ortamı bu siliyatların burada alıkonulmalarını kolaylaştıran bir tarzda modifiye olur. İşkembe holotrich siliyatlarının konağa özgüllükleri ile ilgili kesin bulgular ortaya koyma açısından, ilave popülasyon ve çapraz aşılama çalışmaları yapılması gerekmektedir.

Günlük Döngü: Holotrichlerin işkembedeki sayıları gün boyunca sabit değildir ve popülasyon büyüklüğünde, beslenme öncesi ve beslenme sonrası dönemlerde bariz değişiklikler meydana gelir. Holotrich ve entodiniomorhid siliyat sayılarında görülen günlük değişimler farklıdır. Entodiniomorhid siliyat popülasyonu beslenme öncesindeki yüksek düzeye ulaşmasından önce, beslenmeden yaklaşık 16 saat sonra azalır (170, 172). Bununla birlikte *D. ruminantium* ve *Isotricha* spp. sayıları beslenmeden yaklaşık 0.5-4 saat önce artmaya başlar ve beslemenin tamamlanmasını takiben giderek azalır. Ancak yapılan çalışmalarda popülasyon artış ve popülasyonun azalış noktası aynı değildir. Günde bir kez beslenen hayvanların kullanıldığı bazı çalışmalarda, holotrich sayısı beslenme öncesinde artmaya başlar ve ya hayvan beslenmesini tamamlar tamamlamaz (117-119, 169, 170, 172) yahut daha fazla artış göstermeksizin kısa bir süre sonra düşmeye başlar (178). Bununla birlikte, bu sayılar beslenmeden önceki iki saat içinde birdenbire dikkate değer bir şekilde artar ve bölünen formlar gözlenir. Ancak diğer çalışmalarda bu besleme öncesi artış, besleme periyodu boyunca da devam etmiştir. Bu yüzden de holotrich popülasyonu besinin tüketilmesini izleyen yaklaşık 1 veya 2'nci saatlerde en yüksek düzeyde saptanmıştır (33, 45, 48, 50). Kızıl yonca (22, 23) veya şeker kamışı (162) ile beslenen sığırlarda, *Dasytricha* ve *Isotricha* spp. sayısı beslenmeden sonraki 2 saatlik periyotta yaklaşık 3 kat artar. Bizonlardaki *D. ruminantium* sayısı ise beslenmeden sonra artar ve besleme sonrasında 4'ncü saatte en yüksektir (158, 160). Besleme öncesi sayısal açıdan yukarıda sözü edilen bariz artışlar, incelemeye alınan bazı konak hayvanlardaki holotrich popülasyonlarında görülmemiştir (3, 23, 121). Bu çalışmalarda holotrichlerin sayıları beslenme sonrası ilk 1 saat içinde yaklaşık 4 kat artmış, ancak daha sonra süratle düşmüştür. Bununla birlikte *Dasytricha* popülasyonunda bu düşüşün zamanlaması, aynı öğünü alan bizon ve sığırlarda dahi farklıdır (160). İşkembe sıvısındaki holotrichlerin sayısında görülen yukarıda sözü edilen bu üç bariz değişiklikler (varyasyonlar) Şekil 5'de özetlenmiştir. *Buetschliä parva*, *D. ruminantium* ve *Isotricha* spp. benzer bir günlük dağılım modeline sahiptir (33). Halbuki işkembede bulunan *Charonina ventriculi* ve *Microcetus lappus* gibi diğer holotrich siliyat türlerinin sayılarında görülen günlük döngü farklı olup, entodiniomorhid siliyatlardakine benzer (45, 158). Günde bir defadan daha fazla sayıda beslenen hayvanlarda protozoon popülasyonunda görülen artışlar (3, 172-174) ve günlük varyasyonlar (48, 117-119), tipik olarak günde 1 kez beslenenlerde görülen günlük döngünün her bir beslenmeyle birlikte, daha kısa sürelerde tekrar şeklinde gerçekleşir. Otlayan hayvanlardaki

günlük varyasyon da, günde bir kez sınırlandırılmış bir diyetle beslenen hayvanlardaki ile benzerdir (174).

Beslenmeden sonra holotrich sayısındaki dikkate değer düşüş, beslenme sonrasında, işkembe sıvısının sindirim borusunun gerisine doğru akışı oranındaki artışa (119, 172), protozoonların işkembe içindeki yerleşimine (48, 120, 162), depo polisakkaritlerin aşırı birikiminin bir sonucu olarak protozoonların parçalanma oranındaki artışa (23, 24) ve keza besin taneciklerinde (131-137) veya retikulum duvarlarında (3) alıkonulmalarına dayandırılmaktadır. Holotrichlerin daha sonra işkembe içine göçleri ise kimyasal ve fiziksel uyarılara yanıt olarak gerçekleşen bir olaydır. Beslenmenin hemen öncesinde ve beslenme sırasında retikulum duvarının düzenli kontraksiyonları, ayrıca beslenmeden hemen sonra işkembede glukozun bulunması holotrich protozoonların işkembe içine göçünü uyarır (3, 121). Dehority & Tirabasso (48) Isotrichid siliyatların işkembenin ventral kısmında yerleşerek burada alıkonulduklarını ve işkembe içine göçün, hücrelerdeki depo polisakkaritlerin azalmasına yanıt olarak gerçekleştiğini ileri sürmüşlerdir. Günde bir kez beslenen hayvanlarda kemotaktik göç beslenmeden sonraki 12'nci saatte meydana gelir. Halbuki 22-24'ncü saatten sonra daha fazla polimer kullanımı ve neticede protozoonlarda açlık belirmesinin bir sonucu olarak bir *deplezyon* (=polimer azalması) yanıtı gelişir ve işkembe içine göçe neden olur. Abe & Iriki (1) beslenme sonrası dönemde, reticulorumenin kranial, ventral ve kaudal bölgelerindeki holotrich sayılarını, keza bu bölgelerdeki seyrelme oranlarını, doymamış yağ asitlerini ve azalan şeker konsantrasyonu farklılıklarını saptamışlardır. Sonuçta bu bölgeler arası göçün, azalan şeker konsantrasyonları ile ilgili olabileceği sonucuna varmışlardır.



Şekil 5. Beslenme öncesi ve beslenme sonrası periyot boyunca, işkembe içeriklerinde bulunan holotrich siliyatlara ilişkin sayısal açıdan görülen varyasyonlar. Oklar hayvanların beslenmeye başladığı anı işaret eder. ■ İşaretli veriler Abe *et al.* (3)'den, ▲ işaretli veriler Michalowski & Muszynski (119)'den, ● işaretli olanlar ise Murphy *et al.* (121)'dendir.

Alıkonulma (=Sekuestrasyon) mekanizmaları henüz tam açıklanamamış olmasına karşın, holotrich siliyatların sindirilen besinlerle birlikte işkembeden uzaklaştırılmayıp işkembe ekosisteminde büyük ölçüde alıkonuldukları kesindir (4, 115). Bu yüzden işkembede bulunan holotrich cinsleri ve popülasyon büyüklükleri çeşitli faktörler tarafından etkilenmektedir.

Holotrich popülasyonundaki dalgalanmalar genel olarak protozoon konsantrasyonundaki değişiklikler izlenerek saptanmaktadır. *Microcetus lappus* gibi daha küçük holotrich cinsleri tarafından toplam protozoal biyomasa yapılan katkı çok düşük bir düzeyde olmasına rağmen, isotrichid holotrichlerin işkembe siliyat topluluğunun sadece %5'ni temsil ettikleri bir durumda dahi, bunların işkembedeki protozoal nitrojenin %40' ını veya toplam protozoal hacmin yaklaşık %35'ni oluşturduğu hesaplanmıştır (3, 178). Holotrichlerin işkembe ekosistemindeki rollerine ilişkin herhangi bir saptama için gerek hücre boyutları gerekse bulunma oranları açısından katkılarını dikkate almak gerekir (29, 43). Ancak holotrich popülasyonu ve biyomasına ilişkin belirlemeler, günlük döngü boyunca hücre büyüklüğünün sabit olmaması (118), işkembe içindeki yerleşim şekillerinden dolayı homojen olmayan dağılımları (48) ve gerek bitkisel materyal (135, 136) gerekse işkembe duvarında (2) alikoyulmaları yüzünden oldukça karmaşıktır. Alikoyulma (sekuestrasyon) beslemeden yaklaşık 2-3 saat sonra tamamlanır. *Dasytricha* ve *Isotricha* sayıları besleme anında veya kısa bir süre sonra maksimum düzeye ulaşır. Halbuki günde bir kez beslenmeye alıştırmış ve aç bırakılmış hayvanlarda, Isotrichidae'nin toplam sayısı her zamanki besleme anından sonraki 3'ncü saatte en yüksek seviyede belirlenmiştir. Bu durum beslenme alışkanlıklarının da protozoon sayısındaki günlük değişimleri etkilediğini işaret eder (48).

3. 4 Türlerin Tanımlanması (Deskripsiyonlar)

İşkembe holotrich siliyatları olarak kabul edilen 15 cins, esas olarak Isotrichidae, Buetschliidae, Blepharocorythidae ve Paraisotrichidae aileleri içinde sınıflandırılır. Diğer holotrich cinslerin bazı tipik özelliklerini taşımasına rağmen, sadece bir cinsin (*Microcetus*) taksonomik durumu henüz belli değildir. Bu bölümün amacı, işkembede yaşayan bu holotrich cinslerinin temel morfolojik özellikleri ile ince yapılarına ilişkin ana hatları ortaya koymaktır.

3.4.1 Familya: Isotrichidae

Vücut ovoid veya elips şekilli olup, kabaca terliksi hayvan (*Paramecium* sp.)'ı andırır. Siller, vücut yüzeyinin posterior 1/6'lık kısmında sil taşımayan bir tür (*Oligoisotricha bubali*) haricinde, bütünü vücut yüzeyini örter. İçerdiği cinsler arasında *Isotricha*, *Dasytricha* ve *Oligoisotricha* bulunur. Ruminant hayvanlarda en çok gözlenen holotrich cinsleri *Isotricha* ve *Dasytricha*'dır. Bu iki cins her bir konak bireyde genellikle birlikte bulunur. Ancak tek bir cinsin bulunduğunu rapor eden çalışmalar yanında, her iki cinsin de bulunmadığını ortaya koyan araştırmalar da vardır. Bu cinsler işkembe içeriklerinin mikroskopik olarak incelenmesi esnasında gerek iri boyutları ve karakteristik spiral şekilli hareketleri, gerekse uniform olan bir somatik siliyatür (=vücut sil topoğrafyası)'e sahip olmaları bakımından kolaylıkla ayırt edilirler (Şekil 6). Ailenin, bir diğer cinsi olan *Oligoisotricha* ise oldukça düşük bir görülme sıklığına sahiptir. Bu üç cinsin özellikleri aşağıda ayrı ayrı incelenecektir.

Tablo 1. Evcil ve yabani herbivor memelilerde holotrich siliyatların bulunuşları ilgili bazı gözlemler.

| Konaklar | <i>Dasytricha ruminantium</i> | <i>Isotricha prostoma</i> | <i>Isotricha intestinalis</i> | <i>Oligoisotricha bubali</i> | <i>Microcetus lappus</i> | <i>Buetschlia parva</i> | <i>Parabundelia ruminantium</i> | <i>Polymorphella bovis</i> | <i>Blepharoconus kruegenis</i> | <i>Blepharophrosthium parvum</i> | <i>Charonina ventriculi</i> | <i>Charonina equi</i> | <i>Paraisotricha</i> sp. | Kaynaklar |
|---|-------------------------------|---------------------------|-------------------------------|------------------------------|--------------------------|-------------------------|---------------------------------|----------------------------|--------------------------------|----------------------------------|-----------------------------|-----------------------|--------------------------|--------------------------------|
| Evcil Koyun (A.B.D., Avrupa, Japonya, Çin, Türkiye) | + | + | + | | + | | | | | | + | | | 33, 83, 96, 105, 140 |
| Norveç Evcil Koyunu (<i>Ovis aries</i>) | + | + | | | | | | | | | | | | 62 |
| Evcil Keçi (Hindistan, Japonya) | + | + | + | | | | | | | | | | | 5, 32, 96 |
| Evcil Sığır (A.B.D., Avrupa, Norveç) | + | + | + | + | + | + | | | | | + | + | | 43, 45, 51, 138, 181, 182 |
| Evcil Sığır (Yeni Zelanda) | + | + | + | | | + | | | | | | + | | 22, 23, 24 |
| Evcil Sığır (Çin, Japonya, Kore) | + | + | + | + | | | | | | | + | + | + | 84, 96, 99, 178 |
| Bali Sığırtı (<i>Bos javanicus domesticus</i>) | + | + | + | + | | | | | | | + | | | 92 |
| Zebu Sığırtı (Çift Hörgüçlü Sığır) | + | + | + | + | | + | + | + | + | | + | | + | 41, 91, 99, 100, 111 |
| Camız (<i>Bubalus bubalis</i>) | + | + | + | + | | + | | | | | + | | | 38, 66, 90, 92, 94, 95, 117 |
| Bufalo (Bizon, <i>Bison bison</i>) | + | + | | | | | | | | | | | | 69, 145 |
| Misk Öküzü (<i>Ovipo moschatus</i>) | + | | | | | + | | | | | | | | 34, 39 |
| Gaur Sığırtı (<i>Bos gaurus</i>) | + | + | + | | | | | | | | | | | 109 |
| Yak (<i>Poephagus phoephagus</i>) | | + | | | | | | | | | | | | 56 |
| Ren Geyiği (<i>Rangifer tarandus</i>) | + | + | + | | | + | | | | | | | | 14, 15, 16, 35, 40, 42, 57, 69 |
| Kızıl Geyik (<i>Cervus elaphus</i>) | + | + | + | | | | | | | | | | | 26, 35 |
| Dağ Çevik Ceylanı (<i>Redunca fulvorufula</i>) | + | + | | | | | | | | | | | | 163 |
| Sable Antilobu (<i>Hippotragus niger</i>) | + | + | | | | | | | | | | | | 164 |
| Fare Geyiği (<i>Tragulus meminna</i>) | | | + | | | | | | | | | | | 105 |
| Japon Ceylanı (<i>Capricornis crispus</i>) | + | | | | | | | | | | | | | 94 |
| Deve ve Lama (<i>Auchenia lama</i>) | + | + | + | | | + | | | | | | | | 14, 15, 16 |
| Afrika Fili (<i>Loxodonta africana</i>) | | | | | | | | | | | | | + | 64 |
| Zürafa | + | + | + | | | | | | | | | | + | 108, 127 |

Genus 1: *Isotricha*

Bu cins *I. intestinalis* ve *I. prostoma* adlı iki ayrı türü tanımlayan teşhis eden Stein tarafından tanımlanmıştır (152, 153). Çeşitli konaklardan, örneğin tek hörgüçlü develerden *I. ferrum equinum* (147), antiloplardan *I. magne* (17) ve camızlardan *I. bubali* (54) gibi başka türler de saptanmış olmasına karşın, izleyen çalışmalar ve bunların orijinal deskripsiyonları ile ilgili karşılaştırmalar bu cinse dahil sadece iki türün, *I. prostoma* ve *I. intestinalis*'in geçerli olarak kabul edilmesiyse sonuçlanmıştır (70, 90). Bu çalışmalara ek olarak bu genusa dair tam kanıtlanmamış iki gözlem de bulunmaktadır. Dogiel (52) iki deve örneğinde yeni bir *Isotricha* türünün bulunduğunu rapor etmiştir. Ancak orijinal yayınında ve bunu takip eden yayınında herhangi bir tanımlama verilmemiştir (40). Ayrıca, hamam böceklerinin sindirim kanalında *I. caulleryi* adlı bir türün gözlemlendiğine dair tek bir kayıt bulunmamaktadır (175). Bu yüzden buradaki morfolojik tanımlamalar geçerli olarak kabul edilen *I. prostoma* ve *I. intestinalis* ile sınırlı kalacaktır.

Isotricha prostoma ve *Isotricha intestinalis* posterior ucu yuvarlağımsı, anterior ucu sivri olan ovoid (yumurtamsı) ile elipsoid arasında şekil gösteren organizmalardır. Vücut dorso-ventral olarak yassılaştırmıştır. Somatik siliyatür tamdır; sillerin tamamı uniform olarak 10-12 µm uzunluğunda olup, vücut eksenine paralel uzanan en azından 80 sıra halinde düzenlenmişlerdir (18, 19). Her iki tür boyut açısından benzer olmakla birlikte, *I. prostoma* 80-200 µm uzunluk ve 50-120 µm genişlik (ortalama 135 µm X 70 µm) ile biraz daha büyüktür (Şekil 6a). *I. intestinalis*'in karşılık değerleri ise 90-200 µm ile 45-150 µm (ortalama 110 X 60 µm)'dir. Bu iki türde vestibulumun yerleşimi farklıdır ve söz konusu türleri teşhis etmede önemli özelliktir. *I. prostoma*'nın vestibulumu vücudun posterior ucundayken, *I. intestinalis*'in vestibüler açıklığı hücrenin posterior ucundan itibaren yaklaşık 1/3'lük uzaklığındaki ventral yüzde yer alır (Şekil 6b). Vestibulum her iki türde de 30 µm derinliğinde uzunca bir koni şeklindedir. Sistostom vestibülün ucunda, sitofarinks ise komşu nuklear apereye yakın olarak konumlanır. 3 µm çapında olan sitoprokt (=sitopig, hücre anüsü), vestibül açıklığına yakın yerleşir. Sitoprokt *I. intestinalis*'de daha belirgin olup posterior uca yerleşirken, *I. prostoma*'da her zaman ayırt edilebilen bir özellik değildir. Zira vestibulum ile çok yakın yerleşir. Literatürde ağız lokalizasyonu ile ilgili bir karşılık söz konusudur. Çoğu orijinal yayın (10, 18, 149), ağızın ve dolayısıyla vestibülün bulunduğu uçtan "anterior" olarak bahseder ve ağız apareyinin, yüzen hücrelerin gerisinde kaldığı yorumunu yapar. Bununla birlikte, Grain (70) vestibular morfogenez ile ilgili çalışmasında vestibulumun karşındaki ucun anterior olarak ele alınması gerektiği sonucuna varmıştır. Bugün için bu cinsin morfolojik özelliklerinin tanımlanmasında, Grain'in bu yön belirleme (orientasyon) tayini modeli kabul edilmektedir (70, 71).

Sitoplazma, 2 tabakalı fibriller bir sınır ile ayrılan ektoplazma ve endoplazmadan oluşmaktadır. Yaklaşık 3 µm kalınlığında olan ektoplazma homojen görünümlü olup, çok sayıda kinetozom içerir. Endoplazma ve çok sayıda inklüzyona sahip olacak şekilde oldukça heterojen bir yapı gösterir. Hücrenin 2/3'lük posterior kısmında, uzunlamasına 3-4 sırada düzenlenmiş 6-12 (ortalama 10) kontraktil vakuol mevcuttur. Yutulmuş nişasta taneleri (4-15 µm çapında) ve amilopektin olarak bilinen rezerv granülleri (0.5-2 µm uzunluğunda) endoplazmada bol olarak bulunur. Her iki tür de, ekto-endoplazmik sınırın oluşturduğu ve kinetozom ağını birbirine bağlayan gelişmiş fibriller sistemlere sahiptir. Bir golgi apareyinin bu siliyatürlerde bulunduğu ilişkin hiçbir delil saptanamamıştır (70, 71).

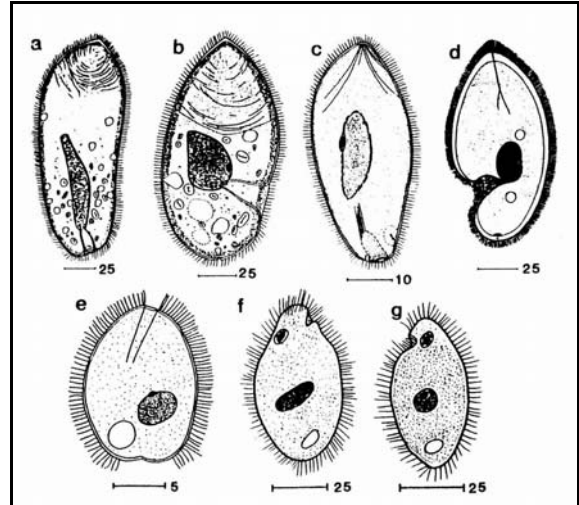
Makronukleusun büyüklüğü, şekli ve yerleşimi her iki türe ait bölünme geçirmeyen hücrelerinde sabittir. Bu organelin endoplazma içindeki yönelimi, hücrenin uzun eksenine paralel olup posterior ucu vestibulumu yakındır. *I. intestinalis*'in makronukleusu ovoid-triangular (yaklaşık 30 µm genişliğinde ve 20 µm uzunluğunda) şeklindedir. Halbuki *I. prostoma*'da hücre uzunluğunun yaklaşık 1/3'ü uzunluğunda ve hücre genişliğinin de yaklaşık 1/7'si genişliğinde olacak biçimde oldukça uzamış olup, bir muz

andırır (18, 70, 73). İnce granüllü homojen bir yapı yanında, bariz ovoid nukleoluslar ve vakuoller içerir. Ayrıca *I. intestinalis*'in makronukleusunda *Rickettsia*-benzeri mikroorganizmalar da gözlenmektedir (12). Mikronukleus 3-6 µm uzunluk, 3-4 µm genişliğinde ovoid şeklindedir; makronukleusun ventral tarafındaki bir çöküntü içinde, değişken bir pozisyonda yer alır. *I. intestinalis*'in mikronukleusu daha yuvarlağımsı veya triangular (üçgenimsi) olabilir (10, 129). Her iki nukleus da, Karyofor (=Nukleus Taşıyıcısı) adı verilen, fibriller yapıda bir nukleo-süspansör aparey ile çevrelenmekte ve desteklenmektedir (18, 70, 73, 155). Bu yapı, ekto-endoplazmik sınır ile bağlantılıdır. İki saatte tamamlanan bölünme süreci boyunca, her iki nukleus uzar ve fibriller hale gelir. Bu bölünme işlemi Campbell (19) ve Grain (70) tarafından detaylı bir biçimde açıklanmıştır. Çok sayıda makronukleus (2 veya 4) içeren bireylerin ekskonjugant hücreler olduğuna inanılır (70).

Genus 2: *Dasytricha*

Bu cins ilk olarak Schuberg (149) tarafından tanımlanmıştır. Bugün içindeki türler; *Dasytricha ruminantium* ve *Dasytricha hukuoknensis* geçerli olarak kabul edilir. İşkembe içeriklerinde *D. ruminantium*'a daha düzenli bir şekilde rastlanır. Öngörülen diğer türler olan *D. ozakii*, *D. Rectum*, *D. nipponicum* (85), *D. bovis* ve *D. elongatum* (107)'un morfolojik olarak farklı olmadıkları ve bunların Grain (70) tarafından işaret edildiği gibi, dikkatsizce farklı türler olarak tanımlanmış *I. intestinalis*, *I. prostoma* veya *D. ruminantium* gibi türler oldukları kabul edilir.

Dasytricha ruminantium (Şekil 6c) şekil olarak *Isotricha* spp.'ne benzer fakat daha küçüktür. Ogimoto & Imai (129) hücre boyutlarını 68-100x38-53 µm olarak vermesine karşın, genellikle 35-75x20-40 µm olduğu görülür (28, 70). Bu protozoon şekil olarak ovoiddir. Posterior ucu oldukça yuvarlağımsı ve dorso-ventral olarak az çok yassıdır. Somatik siliyatür vücut eksenine eğik(=oblik) düzenlenmiş, yaklaşık 40 kadar sil sırası ile tamdır. Çoğu araştırmacı vestibulumun hücrelerin anterioru olması gerektiğini ve bu nedenle protozoonlar yüzerken de bu apareyin hücrenin gerisinde kaldığı kabul etmelerine karşın, vestibular açıklık hücrenin posterior ucunda yer almaktadır (70).



Şekil 6. İşkembede yaşayan Isotrichidae ailesine dahil siliyatürler (a-e) ile işkembede yaşadığı düşünülen Paraisotricha cinsine (Paraisotrichidae ailesi) dahil temsili türlere (f-g) ait çizimler. (a) *Isotricha prostoma*, (b) *Isotricha intestinalis*, (c) *Dasytricha ruminantium*, (d) *Dasytricha hukuokaensis*, (e) *Oligoisotricha bubali*, (f) *Paraisotricha beckerii*, (g) *Paraisotricha minuta*. Barların yanındakideğerler µm cinsindedir (178).

Vestibulum yaklaşık 8 µm çapında olup, derinliği 10 µm kadardır. Sadece ventral tarafı sillidir. 2 µm uzunluğunda ve 1.5 µm çapında olan sitoprokt

vestibulum gibi hücrenin posterioruna açılır. Vestibulumu oldukça yakın ve vestibulumun dorsalinde konumlanır. Sitoplazma, ektoplazma ve endoplazmadan oluşur. Bunlar *Isotricha* ssp.'nde olduğunun aksine, iç tarafa yani endoplazmaya uzanmayan bir fibriler sınır ile birbirlerinden ayrılır. Transvers (=enine) fibrillerin ve karyoforum bulunmaması, önemli diyagnostik (ayırt ettirici) özellikleridir. Ektoplazma 1.5-2 µm genişliğinde homojen görünümlü, ve çok sayıda kinetozom içeren dar bir zon halindedir. Ektoplazmada pek çok inklüzyon vardır. Bilhassa beslenme sonrası hücrelerde bunların çoğu, en belirgin olarak amilopektin granülleridir. Bu depo polisakkarit granülleri, 48 saat süren bir aç kalma döneminden sonra giderek azalır. Bu tüketim işlemi Ogiomoto & Imai (129) tarafından yayınlanan bir dizi elektron mikrofrafında gösterilmiştir. Ayrıca endoplazmada çok sayıda besin vakuolü bulunur. Bunlar vestibulumdan endoplazma içine doğru kısa bir boru şeklinde uzanan sitofarinksin arka ucunda oluşurlar. Bununla birlikte, hücrenin posterior kısmındaki vestibulumu yakın konumlanan sadece bir kontraktıl vakuol mevcuttur.

Makronukleus uzunca yapılı ve eliptik şekillidir: uç kısımlarda yuvarlağimsidir. Bölünme göstermeyen hücrelerde 16-18 µm uzunluğunda ve 8-10 µm genişliğindedir. Vakuoller ve nukleoluslar ayırt edilmesine rağmen, genelde homojen görünümlüdür. 2-4 µm uzunluğunda olan mikronukleus, makronukleusun yüzeyindeki bir çöküntüde yerleşir. Pozisyonu değişkendir. Nukleus kılıfı bariz bir ergastoplazma tabakası ile kuşatılır fakat karyofor yoktur. Bölünme geçirmeyen bazı hücrelerde çok sayıda nukleus gözlenir (70). Hücre bölünmesi esnasında, her iki nukleus da uzar ve mikronukleus içinde 4 adet kromozom ayırt edilir. Konjugant hücrelerde daha küçük, küresel şekilli (8 µm çapında) makronukleuslar bulunur (59, 70). Hem *Dasytricha ruminantium* hem de *Isotricha* spp.'nde ki üreme ve bunun ardından morfogenez ve siliyatür gelişimi çeşitli araştırmacılarca ayrıntılı olmamakla birlikte araştırılmış (19, 59, 148), ancak en detaylı veriler Grain (70) tarafından her iki cins için de irdelenmiş ve tanımlanmıştır.

Dasytricha hukuokaensis ilk olarak Hukui & Nisida (86) tarafından tanımlanmıştır ve aynı tür olarak kabul edilmesine karşın onun varlığına dair ilave yayınlar bulunmamaktadır. Bu tür 120-180 µm vücut uzunluğu ve 68-122 µm vücut genişliği ile (ortalama 151 X 95 µm) *D. ruminantium*'dan daha büyüktür. Somatik siliyatür tamdır. Vestibular açıklık hücrenin posterior ucundan vücut uzunluğunun yaklaşık 1/3'lük bir mesafede, ventral yüzeyde yer alır (Şekil 6d). Küresel mikronukleus (2 µm çapında) 24-38 µm uzunluğunda ve 16-20 µm genişliğindeki (ortalama 31X 18 µm) elipsoidal makronukleusun yüzeyinde yer alan orta düzeydeki bir çöküntüde bulunur. Mevcut kontraktıl vakuol sayısı 1 ile 11 arasında değişir. Bazı destekleyici fibriller gözlenmiş olmasına karşın, karyofor saptanamamıştır. Bir çok özelliği ile bu protozoon morfolojik olarak *I. intestinalis*'e benzer.

Genus 3: *Oligoisotricha*

Bu siliyat cinsine dahil tek tür, ilk olarak *Isotricha bubali* şeklinde camızların işkembe içeriklerinde Dogiel (54) tarafından tanımlanmıştır. Araştırmacı bu türün özellikleri ile *Dasytricha*'nın özelliklerini karşılaştırmıştır. İlk tanımlandığı tarihten sonra 50 yılı aşkın bir süre rapor edilmemiştir. Sonradan Tayvan'daki camızlarda saptanmıştır (90). Bununla birlikte, somatik siliyatürün büyüklüğü ve düzenlenme biçimi ile karyoforum yokluğu, *Isotricha* veya *Dasytricha* cinslerindeki özellikler ile uyum göstermediğinden Imai (90) yeni bir cins, *Oligoisotricha*'yı tesis etmiştir.

Oligoisotricha bubali şu ana dek camızlar dışında, başka konak türlerinde de gözlenmiştir. Camızlar (95), Zebu sığırları (100), ve Bali sığırları (92)'nin protozoon popülasyonları ile ilgili yapılan tetkikler, *O. bubali*'nin incelenen hayvanların % 20-40'ında bulunduğunu göstermiştir. Hatta Japon'daki camızlarda yapılan bir çalışmada *O. bubali* tek holotrich temsilcisi olarak gözlenmiştir (95). Bir diğer camız çalışmasında *O. bubali* toplam siliyat popülasyonunun % 20'sini oluştururken (92), Amerika

Birleşik Devletleri Tennessee'deki evcil sığırlarda bu konsantrasyonların, sütten kesilmemiş buzağılarda total protozoon popülasyonunun %35'i kadar yüksek bir değer ile yetişkin besi hayvanlarındaki %72'lik maksimum bir değer arasında değiştiği saptanmıştır (43). Keza mevcut diğer holotrichlerin tersine, mısır yemi ile beslenen sığırlarda *O. bubali* konsantrasyonu artmıştır.

Oligoisotricha bubali (Şekil 6e) ovoid şekilli, bilateral yassılaştırılmış olup, 12-20 µm uzunluğa ve 8-15 µm genişliğe (ortalama 16 X 12 µm) sahiptir. Vestibular açıklık anterior ventral yüzeyinde subterminal konumludur. Posterior ucu tam konveks değildir: sıg bir çöküntü bulunduğu için hafif konkav görünür. Somatik siliyatür, vücut yüzeyinin yaklaşık % 80'ni örtecek şekilde vücut eksenine paralel sıralar halinde düzenlenir. Bununla birlikte somatik siliyatür, vestibular açıklık ve posteriordaki çöküntü dahil, vücut yüzeyinin 1/6'sını kapsayan posterior kısımda yoktur.

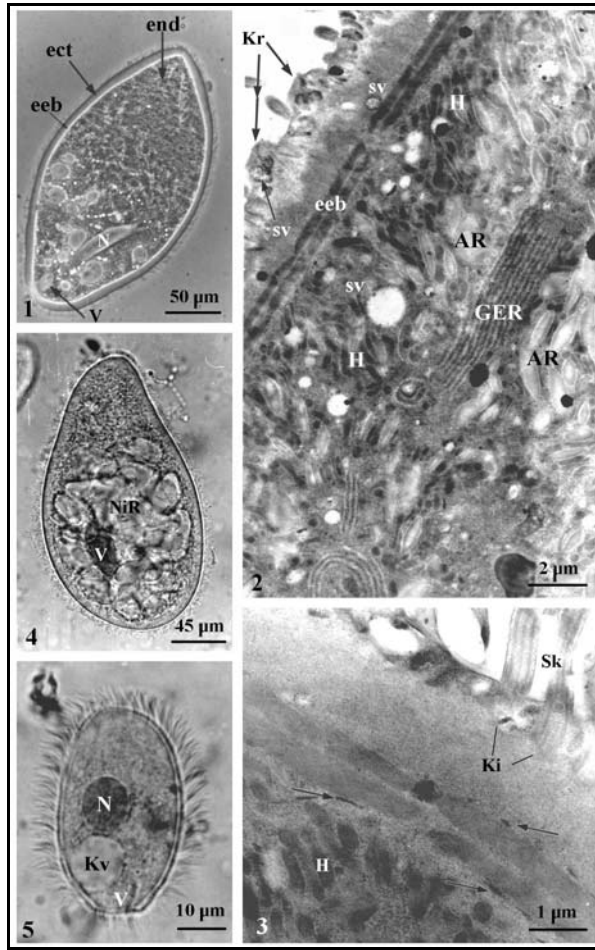
Ektoplazma iyi gelişmiştir olmakla birlikte, homojen granüllü endoplazmadan bariz bir şekilde ayırt edilir. Vestibulum açıkça görülebilir bir yapı halindedir ve vücut uzunluğunun 1/3'ü kadar endoplazma içine nüfuz eder. Tek olan kontraktıl vakuolü genellikle hücrenin posterior ucunda bulunur, ancak bu yerleşim değişebilir. Bu nedenle de Dogiel (54) bu vakuolün sitofarinkse yakın konumlandığını bildirmiştir. Makronukleus küresel-eliptik şekillidir ve bir çok hücrede merkezi konumlu fakat bir tarafa yakın olacak şekilde bulunmasına karşın, esasen endoplazmada farklı yerleşimler gösterebilir. Küresel bir mikronukleus, makronukleusun anterior kenarına yakın yerleşir. Nukleuslar bir karyofor tarafından desteklenmez. Enine bölünme süresince mikronukleus ikiye bölünmeye ve oluşan yavru mikronukleuslar da, aynı anda bölünme gösteren makronukleusun karşıt kutuplarına doğru ayrılmaya başlar. İki küresel makronukleus ve tek bir mikronukleus içeren ekskonjugant bireylere de işkembe içeriklerinde rastlanabilir (54).

Orpin & Mathiesen (138) Norveç'deki kızıl sığırların işkembe içeriklerinde *Oligoisotricha*'yı andıran küçük bir siliyat gözlemişlerdir. Bu siliyat ve *O. bubali*'de çizgili yapı gösteren bir vestibulum vardır, fakat sitofaringeal çubuklar yoktur. Bununla birlikte *O. bubali*'nin tersine bu siliyatın posterior ucu pürüzsüz yuvarlak olup, konkav değildir (54, 90). Bu farklılıklar, Orpin & Mathiesen (138) tarafından gözlenen bu siliyatın daha önce tanımlanmamış bir tür olabileceğini düşündürmekle birlikte, aynı şekilde pürüzsüz yuvarlak bir posterior uca sahip bir siliyat, Dehority *et al.* (43) tarafından *O. bubali* olarak kabul edilmiştir.

Isotrichiidae Ailesine Dahil Holotrich Siliyatların İnce Yapısı:

Elektron mikroskopu çalışmaları *Dasytricha ruminantium* ve *Isotricha*'nın iki türünün kompleks ince ve yüzey yapılarını açığa çıkarmıştır (13, 68, 71, 129, 142, 143, 154). Ruminantların ve equidlerin sindirim sisteminde yaşayan endokommensal siliyatların ince yapılarına dair ayrıntılı bir çalışma Grain (71) tarafından gerçekleştirilmiştir. *D. ruminantium*'un genel organizasyonu ve ince yapısına dair detaylı bilgiler ayrıca son zamanlarda Paul *et al.* (143) tarafından yayınlanmıştır.

Kesit alınmış hücrelerde pek çok özellik belirgin olarak görünür. Nukleuslar ve polisakkarit depo granülleri gibi temel sitoplazmik bileşenlere ek olarak bakteri ve yutulmuş besin partikülleri içeren çok sayıda vakuol sitoplazmanın her tarafına dağılmıştır. Keza pek çok elektronca yoğun yapılar da bulunmakla birlikte, henüz hücre içinde gözlenen bu yapıların hepsinin belli bir görevi olup olmadığı açıklık kazanmamıştır. Makronukleus, mikronukleus, kontraktıl vakuol ve sitoprokt tamamen endoplazmada yerleşmiş olmasına rağmen, gerek endoplazma gerekse ektoplazma ribozomlar açısından zengindir.



Şekil 7. *Isotricha prostoma*'nın faz kontrast ışık mikroskobu görünüşü (1) ve değişik bölgelerinden geçen transmisyon elektron mikroskobu (2-3) kesitlerine ait görünüşler ile *I. intestinalis* (4) ve *Dasytricha ruminantium* (5) un ışık mikroskobu görünüşleri (MFS uygulanmış örnekler). [2] Hücrenin orta bölgesinden geçen enine kesitte ekto-endoplazma farklılaşması (ect=ektoplazma, end=endoplazma), yüzeysel kreter (Kr), ekto-endoplazmik sınır (eeb), sil kesitleri, kinetozomlar, hidrogenozomlar (H), GER= Granüler Endoplazmik Retikulum, AR= Amilopectin Rezervler, salgı granülleri (sv); [3] Boyuna kesitte Ekto-endoplazmik sınırın yapısı (dış ve iç tabakalar, Ki=Kinetozomlar, Sk= Sil kesitleri, "ok" işareti çoğunlukla bu fibrillerin yakın yer alan, işlevi bilinmeyen yapıları işaret eder) [N=Nükleer aparey, V=Vestibül, Kv=Kontraktıl Vakuol, NiR= Nişasta Rezervleri] (orijinal)

Ektoplazma ve endoplazma açıkça farklılaşmıştır (Şekil 7). Ektoplazma tabakası kinetozomları ve bunların yardımcı fibrillerini içerir. Her bir silin tabanında bulunan kinetozomlar 450 nm uzunluğundadır ve silin yapısındaki perifer fibrillerin uzaması ile oluşmuştur. Her bir sil, 17-25 nm çapındaki perifer ve aksial fibrillerin tipik 9+2 modelinde bir düzenlemesine sahiptir. *Dasytricha*'da kinetozomlar arasındaki interkinetal köprü (=yüksetti, kret)'lerde yerleşen porlar daha küçük ve sayıca daha fazla olmasına karşın, *Dasytricha* ve *Isotricha*'nın ektoplazma tabakaları benzerdir.

Isotricha spp.'nin ekto-endoplazmik sınırı ilk olarak Noiro-Timothée (125) tarafından tanımlanmıştır (Şekil 7.3). Bu sınır 4 nm çapında filamentlerden oluşmuş çift tabakalı ve kesintisiz bir fibriller sistemidir (166-168). Bu iki mikrofibriller tabaka her

duvarına paralel, fakat birbirlerine dikey şekilde yönelmişlerdir. *Isotricha*'da her tabakanın ortalama kalınlığı 380 nm'dir. Her iki cinsten de işlevi bilinmeyen platelet-benzeri yapılar bu tabaka ile ilişkili olarak görülür (71, 125). *Isotricha*'da sadece içteki tabaka karyoforu oluşturmak için endoplazma içine doğru uzanır. Bu yapı *Dasytricha*'da yoktur.

I. prostoma'nın kortikal sitoskeletonun biyokimyasal ve immünojenik özelliklerinin incelenmesi, kinetozomları birbirine bağlayan fibriller ağ ile ekto-endoplazmik sınırın farklı filament boyutları (sırasıyla 6 ve 4 nm) ve protein kompozisyonu ile ayrı sistemler olduğunu ortaya çıkarmıştır (168). Kortikal sitoskeletonun temel mikrofibriller yapıları non-aktin sistemlerdir; nitekim 58 ve 63 kDa moleküler ağırlıklı 2 protein, kinetozomlarla ilişkili filamentöz retikulumdan hazırlanmış olmasına karşın, 23 kDa'dan daha az moleküler ağırlıklı kortikal proteinlerin ekto-endoplazmik sınırdan orijinlendiği gösterilmiştir (167, 168). Kalmomodulin'den farklı olan böyle düşük moleküler ağırlıklı kalsiyum bağlayıcı bir protein hem *I. prostoma* hem de bir entodiniomorphid siliyat olan *Polyplastron multivesiculatum*'da bulunduğu gözlenmiştir (166).

Endoplazmada bir çok inklüzyon vardır. Sitofarinks'de oluşmuş olan sindirim vakuolleri *Isotricha*'da tek veya çift zar ile çevrelenip, endoplazma içine dağılırlar. İşkembe siliyatlarındaki hidrolitik enzimlerin çoğu 0.2-1.0 µm çapındaki zarla çevrili pleomorfik (=çok şekilli) vesiküller içinde yerleşir (180). İşkembe siliyatlarında bu organelin işlevini anlamaya yönelik ilk çalışmalar sadece *D. ruminantium* (189) ve *Polyplastron multivesiculatum* (179) ile gerçekleştirilmiştir. *D. ruminantium*'da sukroz gradientine bağlı izopiknik santrüfüjlemeden sonra bu organellerin 1.13 g/ml'lik bir denge yoğunluğuna sahip olduğu saptanmıştır. Bununla birlikte bu vesiküllerin hücre ince yapısındaki yerleşimleri hala tanımlanamamıştır. Bir solunum ve detoksifikasyon organeli olan Hidrogenozomlar hariç, işlevleri henüz aydınlatılmamış çok sayıda elektronca yoğun yapılar da endoplazmada görülmektedir. Gerek *Isotricha* türleri, gerekse *D. ruminantium* genellikle endoplazmada, ekto-endoplazmik sınırı yakın lokalize olan bu granüllü yapıdaki mikrobadi-benzeri organelere sahiptir. (143, 186, 187). Bu organel yaklaşık 500 nm çapındadır. Bununla birlikte bu organel *D. Ruminantium* ve *Isotricha* spp.'ne ait hidrogenozomların izolasyonunda, *D. ruminantium* 1.18 g/ml ve *Isotricha* spp. ise 1.23 g/ml gibi farklı denge yoğunluklarına sahip olacak şekilde belirlenir (186, 187). Bu siliyatlarda mitokondrilerin bulunduğu dair ilk raporlar doğru değildir. Grain (70, 71), Gaumont & Grain (67) tarafından mitokondri olarak tanımlanan organelin aslında hidrogenozomlar olduğu hücrealtı lokalizasyon ve morfolojik bilgilere dayanılarak kanıtlanmıştır. Bu organel keza belli bazı entodiniomorphid siliyatlarda da belirlenmiştir (74, 144, 185). Olasılıkla önceden Grain (70, 71) tarafından incelenen nonruminantların sindirim sisteminde bulunan siliyat cinslerinde de "kondrioma" şeklinde isimlendirilen benzer yapılar da hidrogenozomlardır. İşkembe Isotrichidae üyelerinin ne ışık ne de elektron mikroskobu incelemeleri esnasında görülmeyen bir organel golgi apareyidir (70, 71). Bununla birlikte Ophryoscolecidae ailesine dahil entodiniomorphid işkembe siliyatlarının bazılarında golgi apareyinin bulunduğu dair kayıtlar mevcuttur (126). Holotrichlerin iç organizasyonları karmaşık olmasına rağmen, hücrealtı yapılarının belirlenmesi

ve biyokimyasal fonksiyonlarının tanımlanması için daha fazla çalışmaya gerek vardır.

Isotricha intestinalis'in yüzeyinin taramalı ve transmisyon elektron mikroskobu incelemeleri ile incelenmesi, bu siliyatın yüzeyinin çoğunlukla sil sıraları arasında uzunlamasına sitoplazmik yükseltilerden oluştuğunu göstermiştir (101, 135). Anterior dorso-lateral yüzeyde bu yükseltiler modifiye olur ve hücre yüzeyinden 9 µm kadar dışa doğru çıkıntı yapan bir bölge oluştururlar. Bu bölgenin altında mikrotübüllerden oluşmuş bir kılıf bulunur. Hücre yüzeyinin bu bölgesi hücrenin bitki materyali ve hareketsiz yüzeylere tutunma veya yapışmasında kullanılmaktadır. Her 3 siliyat da bitki partiküllerine, birbirlerine ve işkembe duvarına tutunmalarına karşın, benzer bir yapışma veya tutunma bölgesi *I. prostoma*'nın anterioründe gözlenmiş, fakat *D. ruminantium*'da gözlenmemiştir (135-137). Taramalı elektron mikroskopisi keza *Dasytricha ruminantium*'un yapısal özelliklerinin incelenmesi için de kullanılmıştır (143).

3.4.2 Familya: Buetschliidae

Vücut yuvarlağımsı, makronukleus küreselden elipsoide kadar değişir. Siller tüm vücut yüzeyini veya sadece bir kısmını örter: posterior uçta daima demetler veya püsküller şeklinde görülürler. Bir çeşit denge duyusu organeli olarak iş gören ve içinde birikmiş partiküller materyal bulunan konkresyon vakuölü mevcuttur. İçerdiği önemli cinsler arasında *Buetschlia*, *Blepharozoon*, *Bundleia*, *Blepharoonus*, *Blepharoprosthium*, *Polymorphella*, *Hsingua* ve *Parabundleia* bulunur. Bu aileye dahil sadece 8 cins çeşitli konak türlerin işkembe içeriğinde gözlenmiştir. Az da olsa bulunma oranlarına dair kayıtlar mevcut olmakla birlikte işkembe ekosistemindeki önemleri bilinmemektedir.

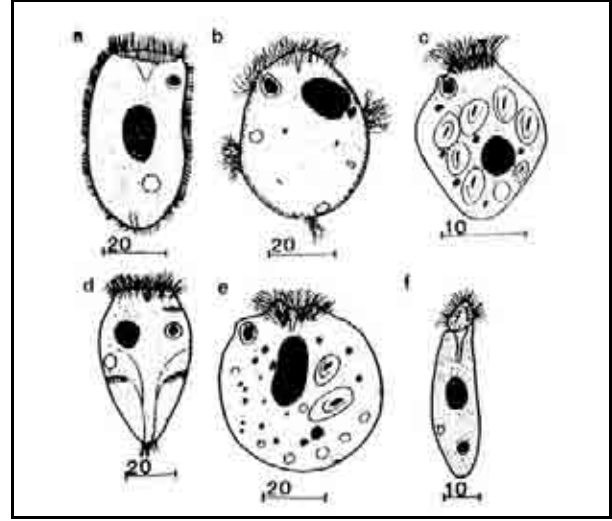
Genus 1: *Buetschlia* (Syn. *Bütschlia*)

Buetschlia cinsi Schuberg (149) tarafından tanımlanmıştır. *Buetschlia parva* tip türüne ilaveten, ilave 3 tür daha (*B. neglecta*, *B. tricoliata* ve *B. lanceolata*) sığır işkembe içeriklerinden saptanmıştır (65, 84, 149). *Buetschlia nana* ve *B. omnivora* Dogiel (54) tarafından devenin mide içeriklerinden tanımlanmıştır. Bunlardan sadece *B. parva* ve *B. tricoliata* (syn. *Hsiungia tricoliata*) birden fazla konaktan gözlenmiş olmasına rağmen, Corliss (30) bu cinsin tek bir türden oluştuğunu kabul etmiştir. Bu nedenle diğer türlerin taksonomik durumları şüphelidir.

B. parva ilk olarak sadece sığırların işkembe içeriklerinde gözlenmiş olmasına rağmen, daha sonra bu protozoonun çok çeşitlili konak türlerinde bulunduğu gözlenmiştir (22, 87, 110, 111, 149, 151). Koyunlarda (33), misk öküzlerinde (34) ve sığırlarda (22) *B. parva*'nın populasyon büyüklüğü, total siliyat populasyonunun sadece %0.2-0.6'sını temsil edecek şekilde 10^3-10^4 hücre/ml'dir. Oysa Yeni Zelanda' daki bazı sığırlar için bu değerler % 2-3 olarak bildirilmiştir (22). Koyun işkembe içeriklerindeki *B. parva*'nın bulunma oranı besleme sonrası periyodun sonunda en yüksek değere ulaşmakta ve mevcut diğer holotrich türlerindeki (*D. ruminantium* ve *Isotricha* ssp.) ile benzer bir günlük varyasyon modeli sergilemektedir.

Buetschlia parva anterioru küt ve posterior ucu oldukça yuvarlak olacak şekilde ovoid şekillidir (Şekil 8a). Organizmanın büyüklüğü değişkendir; 30-67 µm uzunluk ve 20-48 µm genişlikte olduğu bildirilmiştir (22, 33, 90, 129, 149). Clarke (22) ve Dehority (33) tarafından verilen ortalama boyutlar sırasıyla 47 x 25 µm ve 55-35 µm'dir. Ektoplazma özellikle organizmanın anterior ucunda yoğun olup, homojen görünüşlü endoplazmadan bariz olarak ayırt edilir. Ağız hücrenin anterior ucunda bulunur ve vücudun geri kalan yüzeyini örten eşit uzunluktaki sillerden daha uzun olan sillerle çevrelenmiştir. Somatik siliyatür hücrenin uzun eksenini etrafında spiral

şekilde dolanan sil sıralarından oluşur. Makronukleus küresel şekilli olup, hücrenin orta kısmında periferik doğru yerleşmiş durumdadır. Schuberg (149) enine bölünme geçirmekte olan hücreler gözleyebilmiş olmasına rağmen, konjugasyon gözlememiştir. Kontraktıl vakuöl bariz olarak ayırt edilmez. Bazı araştırmacılar herhangi bir kontraktıl vakuöl gözleyememiş olmasına karşın (149), tek bir vakuölün bulunduğunu bildiren raporlar da vardır (9, 129). Bir konkresyon vakuölü hücrenin anterior kısmında bulunmaktadır.



Şekil 8. İşkembe içeriklerinden (a, b, d ve f) ve devalerin mide içeriklerinden (c ve e) tanımlanmış olan *Buetschlia* (Buetschliidae) cinsine dahil türlere ait çizimler. (a) *Buetschlia parva*, (b) *B. tricoliata*, (c) *B. nana*, (d) *B. neglecta*, (e) *B. omnivora*, (f) *B. lanceolata*. Barların yanında verilen değerler µm cinsindedir (178'den).

Buetschlia neglecta ilk olarak, Schuberg tarafından incelenen sığırların işkembe içeriklerinde düşük sayılarda bulunmuş ve tanımlanmıştır (149). Organizma posterior ucu daha sivri ve dört tane çoküntü taşımasına karşın, *B. parva* gibi ovoid şekillidir. Protozoon 40-60 µm uzunluğunda ve 20-30 µm genişliğindedir. Endoplazmanın kalınlaştığı anterior kısmı belirgin olmayıp, kontraktıl vakuoller hücrenin posterior kısmında ve orta bölgesinde bariz olarak ayırt edilir. Konkresyon vakuölü benzer şekilde anterior kısmında bulunur. Ağız ve koni şekilli sitofarinksin anterior lokalizasyonu *B. parva* 'daki gibidir. Keza bu organizmada bariz bir anüs veya mikronukleus olmaması açısından yine *B. parva* ile benzerlik gösterir. Bununla birlikte küresel nukleus *B. neglecta*'da daha büyüktür. Vücut sillenmesinin *B. parva*'ya oranla daha kompleks olduğu, diğer bir deyişle anterior zona ilaveten, spesifik sillenmenin posterior uçta, konkresyon vakuölünün bulunduğu bölgeye yakın ve posteriordaki çoküntü bölgelerinde olması, önemli bir diğer farklılıktır (Şekil 8d) (65).

Buetschlia lanceolata sığır işkembesinde sadece bir defaya mahsus olarak gözlenmiştir (65) (Şekil 8f). Organizma 48-28 µm ölçülerinde lanceolat (merçeğimsi) şekillidir. Oral açıklık hücrenin anteriorundadır, farinks yaklaşık vücut uzunluğunun 1/3'ü kadar bir uzunluktadır. Büyüğe bir nukleusa sahiptir. Konkresyon vakuölü hücrenin posterior kısmında yer alır. En önemli özelliklerinden birisi, hücrenin 1/5'lik üst kısmında oldukça ince sillerle çevrelenmiş "yumru" şeklinde öne doğru bir çıkıntının bulunmasıdır (Şekil 8f).

Buetschlia omnivora ve *Buetschlia nana* Dogiel (54) tarafından devalerin midesinden gözlenmiştir. *Buetschlia nana* 17-21 µm uzunluk ve 12-17 µm genişlikte (ortalama 19 X 15 µm) olan küçük bir organizmadır (Şekil 8c). Anterior ucu oldukça sivri ve az çok küt olmasına karşın vücut ovoid

şekillidir. Konkresyon vakuolü hücrenin anterioründe oral açıklığa yakın konumlanır. Anterior bölgenin sitoplazmasında fibriler sistem gözlenmesine karşın, granüler inklüzyonlardan yoksundur. Protoplazmanın geri kalan kısmı granülerdir ve tek bir posterior kontraktıl vakuol ile küresel bir makronukleus ile buna eşlik eden bir mikronukleusu içermektedir. Bu türün bir diğer önemli özelliği, yaklaşık 20 oval nişasta tanesini içermesidir. Somatik siliyatür anterior bölgenin dışında iyi gelişmemiştir. Somatik siller belirgin değildir ve belli kuşaklar veya posterior sil zonları yoktur.

Buetschlia omnivora anterior ağızlı oval-küresel bir organizmadır (Şekil 8e). Ağızın kenarları genişleşmiş olup, sillerle kaplıdır. Sitoprokt hücrenin posteriorunda yer alır. Konkresyon vakuolü hücrenin anterior kısmındadır. Yaklaşık 12 kadar kontraktıl vakuol sitoplazmada düzensiz olarak dağılır. Mikronukleus, uzamış şekilli makronukleusun lateral yüzeyindeki sığ bir çöküntüde yerleşir. Endoplazma nişasta taneleri içerir ve bu tür görünüş olarak daha küçük protozoonları yutabilmektedir. Bu protozoonun boyutları Dogiel (54) tarafından 3 ayrı popülasyon için aktarılan ölçümlerde görüldüğü kadarki, oldukça değişkendir. Her popülasyon için ortalama boyutlar 90x80 µm, 64x54 µm ve 41x31 µm'dir. Genel olarak 35-110 µm uzunluk ve 27-97 µm genişliğe sahiptir.

Buetschlia tricolorata (syn. *Hsiungia tricolorata*) Çin'deki sığırların işkembesinden Hsiung (84) tarafından tanımlanmıştır. Daha sonra bu siliyat Imai (93) tarafından Kenya'daki hörgüçlü sığırlar (*Zebu*, *Bos indicus*)'dan sıklıkla saptanmıştır. Ancak *Buetschlia* cinsinin diyagnostik özelliği olan vücut sillenmesinin tam olması durumunun bu siliyatı olmaması ve diğer morfolojik özellikleri nedeniyle Imai (93) bu protozoonu, yeni bir cins, *Hsiungia* içine yerleştirmesine yol açmıştır. Oysa *Buetschlia*'nın işkembedeki türleri arasında sadece *B. parva*'nın somatik sillenmesinin tam olduğu da göz önünde bulundurulmalıdır (149). Herşeye rağmen bu siliyat *Buetschliidae* ailesinin diğer tipik özelliklerine de sahiptir.

Buetschlia tricolorata (syn. *Hsiungia tricolorata*) ovoid veya elipsoidal şekillidir ve gerek anterior gerekse posterior ucu yuvarlağımsıdır (Şekil 8b). 42-70 µm uzunlukta ve 33-52 µm genişlikte (ortalama 58.6x40)'dir (93). Hsiung (84) ise bu değerleri ortalama 50x45.5 µm olarak vermiştir. Huni şekilli sitostom hücrenin anteriorunda ve sitoprokt ise posteriorunda konumlanır. Konkresyon vakuolü hücre yüzeyine yakın olacak şekilde anteriorda ve sitofarinksin posterior ucu hizasında yer alır. Ektoplazma genellikle ince olmakla birlikte, anterior bölgede ve konkresyon vakuolü etrafında kalınlaşır. Endoplazma granüler yapıda ve birçok küçük besin partikülü içermektedir. Kontraktıl vakuol sitoprokta yakın endoplazma bölgesinde bulunmaktadır. Ayrıca endoplazmada başka vakuoller de bulunur. Büyük ve bikonveks olan elipsoidal makronukleusun pozisyonu değişkendir. Bazen iki makronukleus içeren hücreler de gözlenmektedir. Mikronukleus elipsoidal şekilli olup, makronukleusun kenarında yerleşir.

Bu türde somatik sillenme tam değildir. Uniform silli 5 sil zonu ayırılabilir. Vücutun anteriorunda sitostom ile konkresyon vakuolü etrafında 2 bölge halinde üstü olmak sınırlandırılmıştır. Ayrıca 3 sil grubu daha vardır; biri sitoprokt çevresinde, diğer ikisi de hücrenin orta düzeyi civarında her iki yanda yerleşir. Bunlardan konkresyon vakuolünün yerleştiği tarafta olanı, diğer tarafta olana oranla nispeten daha geride olacak şekilde bulunur.

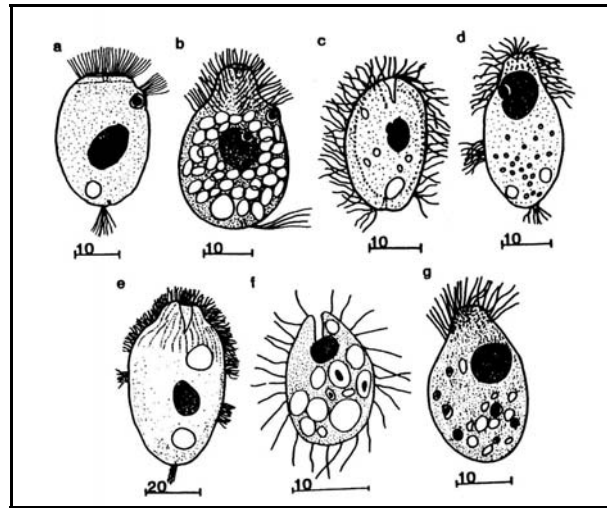
Genus 2: *Parabundleia*

Imai & Ogimoto (99) Tayland'ın Bangkok bölgesindeki hörgüçlü sığırların işkembe içeriklerinde belli *Buetschlia*, *Bundleia* ve *Hsiungia* spp.'ne benzeyen bir siliyatın bulunduğunu bildirmişlerdir. Bu siliyatın morfolojik özellikleri bu araştırmalara göre bu siliyatı ayrı bir cins, *Parabundleia* içine yerleştirmek için yeterince farklıdır. *Parabundleia ruminantium* bu cinse dahil tek türdür ve Imai & Ogimoto (99) tarafından incelenen hörgüçlü sığırların % 40'ında tespit edilmiştir.

Parabundleia ruminantium'da vücut elipsoid şekilli olup, 3 sil zonuna sahiptir; ikisi ön tarafta sitostom civarında ve konkresyon vakuolü yakınındadır (Şekil 9a). Ayrıca sitoproktın yanında dar bir bölgeyi işgal

eden bir posterior sil zonu mevcuttur. Elips şeklinde bir makronukleus vücutun orta kısmında yerleşir. Küresel şekilli olan mikronukleusu, makronukleusun ön marjinine yakın konumlanır. Vücutun posterior kısmında 1 kontraktıl vakuol ve anterior kısmında ise 1 konkresyon vakuolü bulunur. Bu tür, genusun tek türüdür. Teşhis karakterleri şunlardır: vücutun ön ekstremitesinde ve konkresyon vakuolü yakınında vücutun dış yüzeyi biraz yükselir, diğer bir deyişle kalınlaşır. Üç sil bölgesinden uniform siller çıkar: En büyük sil zonu sitostom civarında, orta büyüklükteki sil zonu konkresyon vakuolü civarında, en küçüğü ise vücutun posterior ekstremitesinde (ucunda) sitoproktın yanında yer alır ve sadece 5-6 silden ibarettir. Ortalama 15.8 µm uzunluğunda, elips şeklinde olan makronukleus çoğunlukla vücutun orta kısmında yerleşmekle birlikte, bazen endoplazmanın değişik kısımlarında bulunabilir. Bir adet kontraktıl vakuolü çoğunlukla vücutun posteriorundadır. Bir adet küresel şekilli konkresyon vakuolü vücutun ön ekstremitesine yakın konumlanır. İçerisinde yaklaşık 10 adet granül bulunur. Uzunluk 42.5 (37.5-50) µm, genişlik 30.5 (27.5-32.5) µm, hücre uzunluğunun hücre genişliğine oranı (U/G) ise 1.39 (1.25-1.54)'dur.

Parabundleia ruminantium şekil olarak *Buetschlia parva* (149)'ya benzer. Bununla birlikte, *P. ruminantium* vücut yüzeyi üzerinde sadece 3 adet sil zonuna sahiptir. Halbuki *B. parva*, sitostomu çevreleyen uzun sillerle ilaveten bütün vücut yüzeyini örten uniform somatik sillerle örtülüdür. Sil modeli açısından *P. ruminantium*, atların kalın barsağında bulunmuş olan *Bundleia postciliata* (31)'ya benzer. Bununla birlikte, *B. postciliata* 2 bölgeye; peristom ve vücutun posterior ekstremitesinde sınırlanmış sil zonlarına sahiptir ve konkresyon vakuolü yakınındaki vücut yüzeyinde sil zonu bulunmaz. İlave olarak *Bundleia* genusuna dahil siliyatlar habitat açısından *Parabundleia* cinsininkinden farklıdır; diğer bir deyişle *Bundleia* sadece atların kalın barsağından belirlenir (99).



Şekil 9. İşkembede bulunduğu bildirilen *Buetschlia* cinsi dışındaki diğer *Buetschliidae* ailesi cinslerine dahil bazı türler. (a) *Parabundleia ruminantium*, (b) *Polymorphella bovis*, (c) *Pingius minutus*, (d) *Blepharoprosthium parvum*, (e) *Blepharoconus krugerensis*, (f) *Holophryozoon bovis*, (g) *Buetschliella bovis*. Barların yanında verilen değerler µm cinsindedir (178'den).

Genus 3: *Polymorphella*

Bu cinsin tek türü *Polymorphella* (syn. *Polymorpha*) *ampulla* atların kalın barsağından elde edilen örneklerde gözlenmiştir (81). Daha sonra bariz farklı olan, fakat morfolojik olarak benzer bir siliyat Bangkok, Tayland'daki hörgüçlü sığırların işkembe içeriklerinden saptanmıştır (91). *Polymorphella bovis* olarak adlandırılan bu siliyat incelenen sığırların yaklaşık % 40'ın da belirlenmiştir. *Polymorphella bovis*'de vücutun

anterior 1/3'lük kısmı, ön uçta yuvarlağımsı ve geriye doğru giderek genişleyen bir boyun şeklinde olmasına rağmen, genel olarak ovoid şekillidir (Şekil 9b). Hücre uzunluğu 26-37.5 µm (ortalama 34 µm) aralığında, hücre genişliği ise 20-26 µm (ortalama 22 µm) arasındadır. Hücre uzunluğunun hücre genişliğine oranı bu türde 1.56 (1.3-1.8) olarak rapor edilmiştir. Uniform siller iki sil zonu halinde bulunur. Bu sil bölgelerinden biri büyüktür ve vücudun 1/3'lük boyun şeklindeki anteriorundadır. Oldukça küçük bir sil zonu ise sitoprokta yakın olacak şekilde posterior vücut kısmında konumlanır ve sadece birkaç silden oluşan bir demet veya püskül şeklindedir. Genellikle ince olmasına karşın, ektoplazma konkresyon vakuolü bölgesinde kalınlaşır. Endoplazma vücudun 2/3'lük posteriorunda kalıncadır ve besin granülleri olduğuna inanılan bir çok küresel inklüzyona sahiptir. Subsferik (=küresele yakın şekilli) makronukleusun endoplazmadaki pozisyonu değişebilmesine rağmen, genellikle hücrenin merkezine doğru konumlanır. Ortalama 2.5 µm uzunluğa sahip olan küresel mikronukleus, makronukleusun kenarına yakın yerleşir. İki tip vakuol yine vardır; kontraktil vakuol hücrenin posterior kısmında, konkresyon vakuolü ise hücrenin boyun şeklindeki anterior bölgesinin hemen gerisinde hücre yüzeyine yakın bir yerdedir.

Polymorphella bovis, *P. ampulla* (53) ile şekil açısından çok benzer. Bununla birlikte, bu iki tür arasında az dahi olsa bir farklılık mevcuttur. *P. bovis*'deki ön sil zonu *P. ampullaya* nispetle vücudun ön kısmının daha geniş bir bölgesini işgal eder ve *P. ampullada* konkresyon vakuolü etrafında ektoplazmik genişleme bulunmaz. *P. ampulla*, *Polymorphella* cinsinin tek türü olarak sadece atların kalın barsağından tanımlanmıştır. Sığırlardan *P. bovis*e benzer yeni türler: *Pingius minutus* (84), *Blepharoprosthium parvum* (84) ve *Charonina nuda* (84) Çin'den tanımlanmışlardır. Bununla birlikte bu türler *P. bovis*'den vücut şekli ve sil zonu modeli ile kolaylıkla ayırtedilebilirler. Diğer benzer bir tür, *Parabundleia ruminantium* (99) Tayland'daki Zebu sığırlarından tanımlanmıştır. Bu tür de *P. bovis*'den vücut uzunluğu, vücut uzunluğu/vücut genişliği (U/G) oranı ve sil zonu konumu ile kolaylıkla ayırtedilebilir. Buetschliidae familyasına dahil cinsler, sadece bir cins; atgiller ve ruminantlardan bilinen *Blepharoprosthium* hariç, nispeten yüksek bir konak spesifikliğine sahiptirler. Düşük bir konak spesifikliğine sahip ikinci bir cinsin (*Polymorphella*) belirlenmiş olması, işkembe siliyatları ve herbivor memeliler arasında konak-parazit ilişkisinin tayini açısından ilginçtir.

Genus 4: *Pingius*

Bu cins Hsiung (84) tarafından tanımlanmış olan tek bir tür, *Pingius minutus* ile temsil edilmektedir. Çin'in Tientsin bölgesindeki sığırların işkembesinde bulunmuştur. *Pingius minutus* 22-28 µm uzunluk ve 13-18 µm genişlikte (ortalama 24.5x15 µm) ve eliptik şekillidir. Vücut dorso-ventral yassılağımsı olup ve yan taraflar birbirine hemen hemen paraleldir (Şekil 9c). Hem anterior hem de posterior ucu küttür. Sitostom hücrenin anteriorunda, sitoprokt posterior ucundadır. Küresel mikronukleus ovoid şekilli makronukleusun periferinde yer alır. Hücrenin posterior kısmında sitoprokta yakın bir kontraktil vakuol bulunur. Sitoplazma başka büyük granüller de görülür. Buetschliidae ailesinin bir çok cinsinin tersine, vücut siliyatları sitoproktun yakınındaki küçük bir bölgenin dışındadır.

Genus 5: *Blepharoprosthium*

Buetschliidae cinsleri genelde konağı özgüllük eğilimi göstermesine karşın, bu cins de *Polymorphella* gibi hem atgillerde hem de ruminantlarda gözlenmektedir. Söğelimi *Blepharoprosthium pireum* (syn. *B. musculus*) atların kalın barsağından, *B. parvum* ise sığırların işkembesinden düşük yoğunlukta belirlenmiştir (81, 82, 84). *Blepharoprosthium parvum*'da vücut, 1/3'lük anteriorda çok az daralacak biçimde pyriform (=armut şekilli)'dur (Şekil 9d). Gerek anterior gerekse posterior ucu yuvarlağımsıdır. 26-32 µm uzunluk ve 16-20 µm genişliğe (ortalama 29x18 µm) sahiptir. Sitostom hücrenin anterior ucunda, sitoprokt posterior kısmında yer alır. Sitoplazma, hücrenin ön yarımında yer alan küresel bir makronukleus ile

granüler görünüşlüdür. Makronukleusun periferinde küçük küresel bir mikronukleus bulunur. Sitoprokta yakın yer alan bir kontraktil vakuol yanında sitoplazmada başka vakuoller de sitoplazmada bulunmaktadır. Hücrenin anterior yüzeyinde bir yüzey genişlemesi olmasına karşın, konkresyon vakuolünün varlığı bildirilmemiştir. Bununla birlikte, *B. pireum*'un anterior kısmında bir konkresyon vakuolü vardır (81). *B. parvum*'da somatik siliyatür üç bölgeyle sınırlanmıştır. Bunlardan en büyüğü hücrenin 1/3'lük anteriorunda ve nispeten daha küçük bir sil zonu vücut ortasının hemen altında, üçüncü ve en küçük sil zonu ise sitoprokt bölgesinde yer alır.

Genus 6: *Blepharoonus*

Blepharoonus krugerensis Brezilya sığırlarının işkembe siliyatları ile ilgili bir çalışma sırasında Dehority (41) tarafından, bir hayvanın işkembe içeriğinden gözlenmiştir. Bu protozoon ilk olarak Afrika fillerinin (*Loxodonta africana*) bağırsak içeriklerinde Eloff & Hoven (64) tarafından bildirilmiştir. Bu cinsin diğer türleri ise atgillerin kalın bağırsağından bulunur (81, 82).

Blepharoonus krugerensis (Şekil 9e) dorso-ventral olarak yassılağımsı, düzgün ovoid şekilli bir vücuda sahiptir. Anterior ucu yumru benzeri bir çıkıntı oluşturacak şekilde yapılıırken, posterior ucu yuvarlağımsıdır. Anteriordaki bu çıkıntı vücudun tamamı boyunca uzanan küçük bir çöküntü ile kuşatılır. Huni şekilli sitostom hücrenin anterior ucunda yer alır. İşkembedeki fomlar, fil bağırsaklarında bulunan ve 46(30-65)x35(21-60) µm boyutlarına sahip formlara göre daha yuvarlağımsıdır. Endoplazma granüler olmasına ve besin partikülleri içermesine rağmen, ektoplazma homojen görünüşlüdür. Disk şeklindeki makronukleus 11 (7-15)x5.5 (4-8) µm boyutlarında olup, hücre içinde değişebilen bir pozisyona sahiptir. Elips biçimindeki mikronukleusu, makronukleusun yüzeyindeki bir çöküntüde yerleşir. Endoplazmada bulunan 2 veya 3 kontraktil vakuolünün pozisyonu oldukça değişken olmasına karşın, bir adet olan konkresyon vakuolü, anteriordaki yapıya yakın konumlanır. Somatik siliyatür tam değildir: vücudun anterioru ince sillerden oluşan eşit aralıklı, longitudinal sil sıraları ile kaplıdır. Geri kalan siliyatür ise vücudun orta bölgesinin karşıt yanlarında birer adet olacak şekilde iki kısa demet ve posterior vücut kısmında sitoprokta yakın bir demetten oluşmaktadır (Şekil 9e).

Genus 7: *Holophryozoon*

Holophryozoon bovis Jirovec (107) tarafından sığır işkembe içeriklerinde gözlenmiş olan küçük bir ovoid protozoonudur. Boyu 13-18 µm, eni ise 10-12 µm olup, tam ama dağınık bir somatik siliyatüre sahiptir (Şekil 9f). Oral açıklık hücrenin anterior ucunda ve bariz olacak şekilde ayırt edilir. Büyük bir kontraktil vakuol vücudun posterior kısmında yer alır. Sitoplazmada ayrıca çoğunlukla diğer vakuoller ve nişasta granülleri görülür. 2-3 µm çapındaki küresel bir makronukleus ve mikronukleus hücrenin anteriorunda değişken bir pozilyonda birlikte bulunurlar. Bazı hücreler 2 makronukleus içerir. Bunlar Jirovec (107) tarafından ekskonjugat olarak değerlendirilmiştir. Sığır işkembe içeriklerinde düşük sayılarda bulunan bir siliyat Jirovec (107) tarafından geçici olarak Buetschliella bovis olarak adlandırılmıştır. Jirovec aynı zamanda bu organizmayı Buetschliella'nın önceden tanımlanan türleri ile kıyaslamıştır. Araştırmacı Buetschliella bovis'in Buetschliella spp. ile pek çok benzerliğe sahip olmasına karşın, morfolojik olarak farklı olduğuna dikkat çekmiştir. Buetschliella cinsi Buetschliidae ailesi içinde sınıflandırılmamasına rağmen, bu aileye dahil işkembe siliyatları ile benzerliği nedeniyle burada ele alınmıştır (91). Buetschliella cinsinin bugünkü sınıflandırılması Corliss (30) tarafından aşağıdaki şekilde verilmiştir.

Clasis: Oligohymenophora

Subclasis: Hymenostomata

Ordo: Astomatida

Familya: Buetschliellidae

Genus: *Buetschliella*

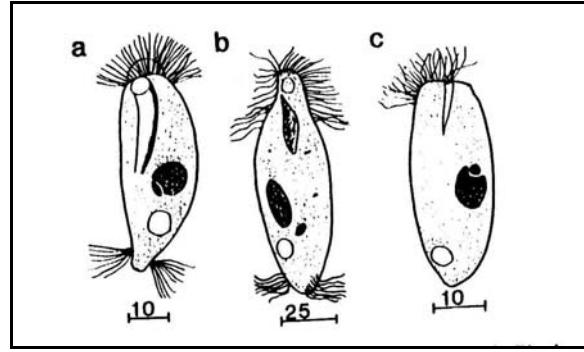
Buetschliella bovis, giderek sivrileşen bir anterior uç ve oldukça yuvarlağımsı bir posterior uç ile armut şekilli (=piriform)'dir (Şekil 9g). Bu siliyat ortalama 30 µm uzunluğa ve 15-20 µm genişliğe sahiptir. Anterior endoplazması homojen bir görünüme sahip olmakla birlikte, diğer endoplazma bölgesi vakuollü olup, çok sayıda inklüzyon içerir. Somatik siliyatür hücrenin anterior ucuyla sınırlıdır. Küresel şekilli ve 7.8 µm çapında olan makronukleus, hücrenin ortasında yer alır. Mikronukleus, konkresyon vakuolü, ağır ve antüs gözlenmemiştir.

3.4.3 Familia: Blepharocorythidae

Vücut uzamış şekilli; sadece ön uçta sil zonları ve posterior uçta 1 veya 2 adet sil demeti bulunur. İçerdiği cinsler arasında *Charonina*, *Blepharocorys*, *Raabena* ve *Parapaabena* bulunur.

Bu aile işkembede sadece bir cins ile temsil edilmektedir. Jameson (105) koyun ve sığır işkembe içeriklerinde küçük bir siliyat gözlemiş ve bu organizmayı yeni bir cins, "*Charon*" ve yeni bir tür, *C. ventriculi* olarak tesis etmiştir. Bu cins daha basit organizasyonlu olmasına karşın, *Blepharocorys* cinsi ile yakın akraba olduğu yorumlanmıştır. Daha sonra Dogiel (51) sığır işkembe içeriklerinden yeni tür *Blepharocorys bovisi* tanımlamış, fakat sonra *C. ventriculi* ile benzerliği nedeniyle, yine aynı araştırmacı (56) tarafından bu formun *Blepharocorys ventriculi* olarak adlandırılması gerektiği öne sürülmüştür. Ancak sistematik zoolojide "*Priorite İlkesi*" esas alındığında, verilen ilk ismin geçerli olması gerekir. Bununla birlikte cinsin adı "*Charon*" adının, bir örümcek cinsi için önceden kullanılmış olması (*Nomen praecoccupatum*) nedeniyle, bunun da uygun olmadığı düşünülmüştür. Bu yüzden cins yeniden *Charonina* (Strand, 1928) (178) olarak adlandırılmıştır. Alternatif bir öneri olan *Charonella* (10) ise kabul görmemiştir. Sonuçta, bu siliyat Wolska (181) tarafından infrasiliyatür ve morfogeneze dair detaylı çalışmalardan sonra, oldukça ilkel bir cins olan *Charonina*'ya dahil edilmesi önerilmiştir. Bu tip türe ilaveten cinsin diğer iki türü de, yani *C. equi* (22) ve *C. muda* (84) işkembe içeriklerinde gözlenmektedir (Çizelge 1).

Charonina ventriculi koyun, sığır ve camızların işkembe içeriklerinde düşük bir görülme sıklığı ile gözlenir. Bununla birlikte, bulunduğu zaman bu protozoon, ml'de 10^4 - 10^5 hücre gibi yüksek bir populasyon büyüklüğüne ulaşabilir. Farklı konak türlerine dair araştırmalar, bu protozoonun değişik konaklardaki görülme sıklığının yaklaşık %20-25 olduğunu işaret eder (178). Örneğin bu siliyat Towne *et al.* (161) tarafından kontrol edilen bizonların %22'inde ve Imai (92) tarafından incelenen Bali sığırlarının (*Bos javanicus*) %25'inde görülmüştür. Diğer çalışmalarda incelenen camızların %17, %23 ve %25'inde bu siliyat saptanmıştır (38, 92, 95). Ülkemiz evcil sığırlarında da bu değer %25'dir (141). Bali sığırlarında ve bizonda *C. ventriculi* total siliyat populasyonunun %0-3'nü temsil etmektedir, oysa Endonezya'daki camızlar ve ülkemiz evcil sığırları için benzer değerler sırasıyla %0-9 ve %0-0.67'dir (92, 141, 161). Ancak, Dehority (38) tarafından çalışılan Brezilya camızlarında bu oranın %1.9-14.6 arasında değiştiği ve bu oranın, hayvanın aldığı besine bağlı olarak değiştiği ortaya konmuştur. Towne *et al.* (161) tarafından incelenen bizonlarda ise bu oran günlük yiyecek payının hepsini birden almış olan hayvanlarda en yüksektir. Populasyon büyüklüğü bariz bir şekilde alınan diyetin miktarından etkilenmektedir ve *Charonina*, taze çimen ile beslenen koyunların işkembe siliyat populasyonunun %50'den fazlasını oluştururken (178), kuru çimen ile yemlenmiş bir inekte ise siliyat populasyonunun yaklaşık %30'dan fazlasını oluşturduğu gösterilmiştir (45). Ancak otlarla beslenen inek ve bizon konsantre yemlerle beslendiği zaman, populasyon yaklaşık %1'in altına kadar düşmektedir (161). İşkembedeki *C. ventriculi*'nin sayısı beslenme sonrası bir farklılık gösterebilir. Bununla birlikte, işkembedeki bu türe ait populasyon büyüklüğü, işkembede bulunan diğer holotrichler tarafından sergilenen günlük döngüden çok, entodiniomorphid işkembe siliyatları tarafından sergilenen günlük döngüye oldukça benzer bir günlük döngü gösterir (45).



Şekil 10. İşkembede bulunduğu belirlenen *Charonina* cinsine (Blepharocorythidae ailesi) dahil siliyat türlerine ilişkin çizimler. (a) *Charonina ventriculi*, (b) *C. equi*, (c) *C. nuda*. Barların yanında verilen değerler µm cinsindedir (178'den).

Charonina ventriculi oldukça karakteristik bir şekle sahiptir: vücudun bir tarafı hemen hemen düz, diğer tarafı ise konvektir (Şekil 10a). Anterior ucu küt olarak, posterior ucu ise daha da dar olacak şekilde giderek sivrileşir. Vücudun uzunluğu 24-41 µm ve genişliği de 12-19 µm arasında (ortalama 35x16.5 µm) değişir. Oral açıklık küresel-ovoid şekilli ve anterior ucun kadesine yakın olacak biçimde ventral vücut yüzeyinde yer alır. Sitofaringeal aparey barizdir ve hücre uzunluğunun yarısına kadar uzanır. Küresel-eliptik şekilli olan kalın granüllü makronukleusun hücredeki pozisyonu değişkendir (45). Küresel mikronukleus ise makronukleusun yüzeyinde yer alan bir çöküntüde bulunur. Sitoprokt ve tek olan büyük bir kontraktıl vakuol hücrenin posteriorunda konumlanır. Somatik siliyatür iki posterior demet ve bir anterior bölgeden oluşmaktadır. Koyun işkembesinden izole edilen *C. ventriculi*'nin elektron mikroskopu incelemeleri, bu protozoonun Isotrichidae ve Ophryoscolecidae ailelerinde saptanan özelliklere sahip olduğunu göstermiştir (178). Sitoplazma, ektoplazma ve endoplazma şeklinde ayrılmamıştır. Besin vakuolleri, iki tip endobiont ve granüler hidrogenozom-benzeri organeller içermektedir. Vestibulumun bir tarafı, oral siliyatürden türelenen mikrotübüller çubuklar ve yoğun bandlarla desteklenmiş bir sil bandı ile çevrelenir. Oral monokinetid, bir kinetodezmal fibril, bir transvers çubuk ve post-siliyat mikrotübüllere sahiptir. Bir kaç durumda bunlar, küçük nematodezmataların meydana gelmesine öncülük ederler. Bilhassa anterior sil demeti, görünüş olarak bazı dikinetidler içermesine karşın, somatik siliyatür yapısal olarak benzerdir. Korteks mikrotübül demetleri ve bir kaç çift körelmiş kinetozom içerir.

Charonina equi ilk olarak atların dışkıdan ve kalın bağırsaklarından elde edilen içeriklerden tanımlanmıştır (82). Önceden Schumacher (150) tarafından *Blepharocorys equi* olarak tanımlanmış olan bu siliyat, daha sonra sığır işkembe içeriklerinden de iki kez gözlenmiştir (22, 96). *C. equi*'nin Japonya'daki populasyonu üzerine yapılan araştırmada, *C. equi*'nin total siliyat populasyonunun %1'inden daha azını temsil edecek şekilde, 200 hücre/ml olarak belirlenmiştir. Ancak Yeni Zelanda'daki kuru çimenle beslenen sığırlarda *C. equi*'nin işkembe siliyat populasyonundaki bulunuşu %0.2-12.8 arasında saptanmıştır (22). Morfolojik olarak *C. ventriculi*'ye benzer olmasına karşın, *C. equi* belli bazı karakteristik özellikler (vücut boyutu, anal siliyatür, nukleusların şekli ve yerleşimleri, keza sitofarinksin uzunluğu) açısından farklıdır.

Charonina equi yan taraflardan biri daha konveks olacak biçimde lanset-benzeri bir şekle sahiptir (Şekil 10b). Anterior ucu birden bir küt olarak sivrileşir ve çıkıntı oluştururken, posterior ucu oldukça yuvarlağımsıdır. *C. equi*'nin Hsiung (82) tarafından verilen boyutları 30-48 µm uzunluk ve 10-14 µm genişlik (ortalama 39.5x12 µm) olmasına karşın, Clarke (22) bu türe ait ortalama değerleri 38x15 µm olarak saptamıştır.

C. ventriculi'nin gerek dorsal gerekse ventral yüzeyi hafif konveks olup, bu organizma dorso-ventral basıktır. Bu nedenle Jameson (105) *C. ventriculi*'nin kalınlığını sadece yaklaşık 3 µm olarak bildirmiştir. *C. equi*'nin ektoplazması homojen görünüştedir. Endoplazması besin partikülleri ve diğer inklüzyonlarla birlikte granüler bir yapı gösterir. Kontraktıl vakuol ve nukleuslar vücudun posteriorundadır. Büyük, uzamış ve elipsoidal şekilli olan makronukleus, genellikle hücrenin posterior yanında yer almasına karşın, pozisyonu değişebilir. Ovoid mikronukleus, makronukleustan biraz uzakta konumlanır. Üçgenimsi (=triangular) ağız açıklığı, anterior çıkıntı veya yumru şeklindeki çıkıntının ventral yüzeyindedir. Stofaringeal aparey belirgindir ve hücrenin 1/3'lük uzunluğu boyunca uzanmaktadır. Ağız açıklığı, üç sil zonu ile çevrelenmiştir. Anteriordaki bu sillerin dışında somatik siliyatür, hücrenin posterior ucundaki sitoproktun her iki tarafında birer sil demeti halindedir.

Charonina nuda, *C. ventriculi*'ye benzer, fakat özellikle posterior ucunun silsiz olmasıyla farklıdır (Şekil 10c). Bu protozoon ilk olarak Çin'deki sığırın işkembe içeriği örneklerinden saptanmıştır (84).

Charonina nuda 35-45 µm uzunluk ve 15-19 µm genişlikte (ortalama 40.5x16 µm), dorso-ventral basık olup, lanset şekilli bir vücuda sahiptir. Ağız açıklığı anterior yumrunun tabanında ve ventral yüzeydedir. Uzun ve dar olan stofarinksi hücre içerisine doğru uzanır. Hücrenin posterior ucunda bariz bir stoprokt yer alır. Somatik siliyatür anterior yumru bölgesi ile sınırlanmıştır. Ektoplazma, stofarinksin kenarları boyunca daha kalındır ve endoplazma çok sayıda büyük granül içerir. Hücrenin posterior ucunda sitoprokta yakın tek bir kontraktıl vakuol yer alır. Küresel makronukleusun sitoplazmadaki konumu değişkendir. Küçük küresel şekilli bir mikronukleus ise makronukleusun yan tarafında konumlanır.

3.4.4 Familya: Paraisotrichidae

Bu ailenin işkembede temsil edildiğine dair sadece bir kayıt mevcuttur. Paraisotrichidae ailesinin çoğu özelliğine sahip olan küçük bir siliyat Brezilya sığırının işkembe içeriklerinde gözlenmiştir (41). Bu siliyat, incelenen 4 hayvandan sadece birinde ve total siliyat popülasyonunun %8.5'ini oluşturacak şekilde saptanmıştır. Vücut ortalama 19 (14-23)x12 (19-14) µm boyutlarına sahip elipsoidal şekillidir ve 8 adet spiral şekilde düzenlenmiş sil sırasından oluşan bir somatik siliyatüre sahiptir. Siller uzunca yapılıdır. Hücrenin anterior ucu öne doğru daralırken, posterior ucu pürüzsüz yuvarlağımsıdır. Ağız hücrenin anterior ucunda bulunurken, anüs posterior ucundadır. Ovoid makronukleus hücrenin merkezine yakın, tek olan kontraktıl vakuolü ise hücrenin posterior kısmında konumlanır. Vücudun ön tarafında yerleşen büyükçe bir konkresyon vakuolü ailenin en önemli özelliklerinden birisi olmasına karşın, hiçbir zaman granüler endoplazmada gözlenmez. Şeklen benzer olan *Paraisotricha* spp. zürafa, Afrika fili ve atlarda saptanmıştır (81, 108) (Çizelge 1). Ancak işkembe formları ile önceden atlardan tanımlanan formlar arasında morfolojik bakımdan farklılıklar bulunmaktadır. İşkembede bulunan form önceden tanımlanmış olan bazı türlere (Şekil 6f ve g) benzer. En önemli fark sil modelinde görülür (41). Bilinen *Paraisotricha* türlerinde sil sayısı sayısı 11 (*P. beckeri*) (Şekil 6f) veya daha fazla sayıda (*P. minuta*) (Şekil 6g) olmakla birlikte, işkembedeki formda bu sayı 8'dir. Bu nedenle yeniden gözden geçirilip ayrıntılı olarak tanımlanması gerekmektedir. Atlarda bulunan *Paraisotricha* spp. 'nin yapı ve ince yapıları ise Grain (70, 71) tarafından detaylı bir şekilde incelenmiştir.

3.5 Herhangi Bir Aileye Yerleştirilememiş olan (*Inserta cedis*) Siliyatlar

Orpin & Mathiesen (138) tarafından incelenen Norveç sığırının bazılarında küçük bir siliyat bulunmuştur. Bu protozoonun belli ayırt ettirici özellikleri olduğundan *Microcetus lappus* olarak tanımlanmıştır. Daha sonra hem sığırın hem de bizonların işkembe siliyat popülasyonunda da saptanmıştır (158, 161).

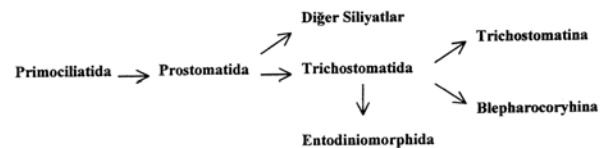
Microcetus cinsi sığır işkembe içeriklerinden tanımlanmış olan tek bir türü içermektedir (138) *Microcetus lappus* incelenen sığırın tamamında saptanmamış olmasına rağmen, iki hayvanda total siliyat popülasyonunun %12 ve %15'ni temsil edecek şekilde belirlenmiştir. K. Amerika sığırındaki protozoonlara dair yapılan ilk çalışmalarda (43) *M. lappus*'ün *O. bubali* ile karıştırıldığı öne sürülmüştür (138). Orpin & Mathiesen (138) tarafından yapılan çalışmada, bu siliyata dair konsantrasyonun süten kesilmemiş buzağılarda total protozoal popülasyonun %35'ine, yetişkin otlayan hayvanlarda ise %72 kadar yüksek bir değere ulaştığı rapor edilmiştir. *M. lappus* otlayan yetişkin bizonlarda yoktur, ancak saman veya saman+tohum ile beslenen hayvanlarda total siliyat popülasyonun ortalama %2'sini (% 0.9- % 8.4) oluşturduğu bildirilmiştir (161). Henüz yavrulamamış genç ineklerde (=düve) *M. lappus* konsantrasyonunun değişkenlik gösterdiği ve total protozoal popülasyonun %50'sini aştığı izleyen çalışmalarda rapor edilmiştir (158). Bu protozoon işkembe ekosisteminde düzgün bir dağılışı göstermez. Retikulum (=börkenek)'da en fazla sayıda bulunurlarken, işkembenin ortadaki dorsal kese kısmında ise düşük sayılarda görülürler. Diyetle ilişkin protein ve enerji düzeyleri popülasyon büyüklüğünü etkilemez ve bir holotrich olarak tanımlanmasına karşın, sayısal açıdan meydana gelen günlük varyasyonlar entodiniomorphid siliyatları ile benzerlik gösterir (158).

Hücreler 18-29 µm uzunluk ve 7.5-18 µm genişlikte (ortalama 23.6x12.7 µm), ovoid ila uzamış şekillidirler. Bizon ve sığırlardan değerlendirilen protozoonların boyutları arasında fark yoktur. Ağız boşluğu (=Bukkal Kavite) ön uçta, sitoprokt ise ventral yüzeyde subterminal (arka uca yakın) veya terminal (arka uçta) konumlandır. Somatik siliyatür sitoprokt bölgesi hariç, hücre yüzeyinin yaklaşık %90'nını örtmektedir. Sil sıraları vücut eksenine yaklaşık 20°'lik bir açı yapacak şekilde oblik düzenlenmiştir. Sitoprokt bölgesinde ise sil yoktur. Bukkal siller, bukkal boşluğun dorsal tarafında bulunur. Makronukleus küreselden ovoide kadar değişik şekil gösterir ve hücrenin merkezine yakın konumlanır. Bazen birbirine bitişik iki küresel makronukleusa sahip olan hücreler de gözlenir. Tek olan kontraktıl vakuolu sitoprokta yakın yerleşir. İki adet tipik stofaringeal çubuk bulunur. Çoğu hücrede yutulmuş nişasta tanecikleri ve bakteriler gözlenir.

Microcetus'un taksonomik durumu belirsizdir. Orpin & Mathiesen (138) bu cinsin Kinetofragminophorea (116) sınıfına dahil edilmesini önermişlerdir. Ancak *Microcetus*'un stofaringeal apareyi, gelişmiş stofaringeal yapıları sahip olan her iki alt-sınıf (Vestibuliferia ve Hypostomatia) için de tanımlanan yapılanmaya uymamaktadır ve bu yüzden söz konusu siliyat belki de henüz tanımlanmamış bir taksonu temsil etmektedir. Bu konu en yakın Uluslararası Protozoologlar Toplantısı'nda ele alınıp, söz konusu siliyatın sistematikteki yeri bir belirlenmelidir.

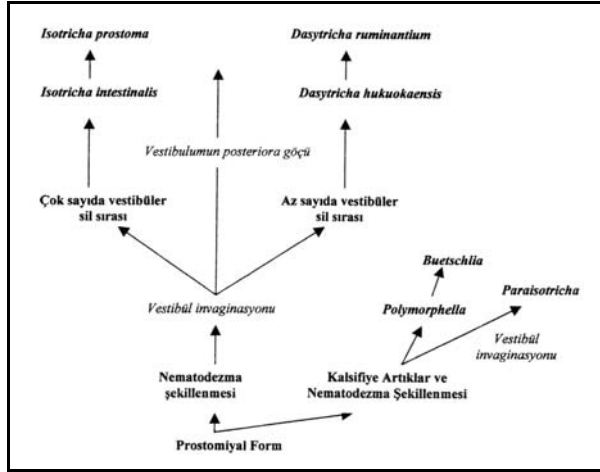
3.6 Holotrich Siliyatların Evrimi

Bu siliyat gruplarının evrimi çeşitli araştırmacılar tarafından detaylı olarak tartışılmıştır (30, 58, 71). İşkembe siliyatlarının atalarının başlangıçta, içme suyunda bulunduğu varsayılmaktadır (58). Trichostomatida takımı için Corliss (30) tarafından önerilen filogenetik eğilimler aşağıda belirtilmiştir.



Grain (71) gerek ruminantların gerekse equidlerin sindirim sisteminde yaşayan endokommensal holotrichlerin filogenisini uzun uzadıya irdelenmiştir. Grain hem gymnostomların hem de trichostomların polifiletik (=farklı evrimsel açımlar gösteren) olduğunu ve bu iki takımın ortak bir ataya sahip olduğunu

kabul etmiştir. Araştırmacı şekil 11'de gösterilen akrabalık ilişkilerini ileri sürmüştür. Gymnostomların evrimi esnasında, diversifikasyon (=çeşitlenme) esas olarak somatik siliyatürün büyüklüğünü ve faringeal bileşenlerin yapısı ile düzenlenmesini etkilemiştir. Trichostomlarda bir kaç evrimsel yönelim söz konusudur: somatik sil sıralarının tamamının veya bir kısmının uçları vestibulum şekillenirken vücut içine doğru çöker, bunu izleyen bir göçle birlikte vestibulumun pozisyonu değişir. Vestibüler göçten en fazla etkilenen aile Isotrichidae'dir.



Şekil 11. İşkembe holotrich siliyatlarının evrimi (71).

Isotrichidae içerisindeki iki farklı *Isotricha* türü sırasıyla genel organizasyon, morfogenезin ilerleyişi ve ince yapı açılarından benzerlikler göstermektedir. Bu cinsten evrimin, ağız ön tarafında (=prostomiyal) ilkel bir formdan başlayarak morfogenetik işlemlerin giderek basitleşmesi ile aynı anda, vestibulumun vücudun gerisine doğru çekilmesinin yavaşlaması sonucunda gerçekleştiği düşünülür. Grain (71) bu yüzden *I. prostoma*'nın, *I. intestinalis*'den daha ileri derecede evrim geçirdiği sonucuna varmıştır.

Dasytricha ve *Isotricha* arasında önemli benzerlikler olmasına karşın, hücresel organizasyon ve vestibüler siliyatür açısından bazı farklılıklar vardır. Bundan dolayı *Dasytricha*'nın 2 türü *Isotricha*'da gözlenenden farklı bir evrimsel yol meydana getirmekte ve vestibular göçün bir sonucu olarak da evrimleşip, çeşitlenmiştir. *Dasytricha hukuokaensis*, *I. intestinalis* ile benzer bir evrimleşme derecesine sahip iken, *D. ruminantium* da *I. prostoma*'nıninkine denk olan bir evrimleşme derecesine sahiptir.

Isotrichidae ve Paraisotrichidae aileleri vestibulumun her ikisinde de aynı organizasyon derecesine ulaştığı, ancak vestibulumun arkaya doğru göçünün aynı hızda ilerlemediği iki farklı evrim yoluna dahildir. Burada kritik bir divergenzi (=ayrılma) kalker artıklarının ve dolayısı ile konkresyon vakuollerinin ortaya çıkmasıyla yaşanmıştır. Grain (71) Paraisotrichidae'nin primitif Buetschliidae'den veya en azından onları oluşturan formlardan orjinlendiğini ileri sürmüştür. Buetschliidae ailesinde evrim, somatik siliyatürün gerilemesinden veya indirgenmesinden ibarettir (30, 178). Bu yüzden *Buetschliia* cinsi, *Polymorphella* cinsine göre daha ileri derecede evrimleşmiştir (Şekil 11) (71). Blepharocorythidae ailesi ise bir çok özelliği ile diğer endokommensal trichostomlardan uzaktır. Ancak Blepharocorythidae'

nin kesin pozisyonunu tam olarak belirlemek için morfogenез ile ilgili ilave çalışmalar yapılması gereklidir.

KAYNAKLAR

- 1- Abe M, Iriki T, 1989. Mechanism Whereby Holotrich Ciliates are Retained in the Reticulo-Rumen of Cattle. *Br J Nutr.* 62: 579-587.
- 2- Abe M, Iriki T, Tobe N, Shibui H, 1981. Sequestration of Holotrich Protozoa in the reticulo-rumen of Cattle. *Appl Environ Microbiol.* 41: 758-65.
- 3- Abe M, Suzuki H, Okano H, Iriki T, 1983. Specific Difference in Fluctuation Pattern of Holotrich Concentration in the Rumen of Cattle, Goat and Sheep. *Jpn J Zootech Sci.* 54 (8):475-482.
- 4- Ankrah P, Loerch SC, Dehority BA, 1990. Sequestration Migration and Lysis of Protozoa in the Rumen. *J Gen Microbiol.* 136: 1869-1875.
- 5- Asada T, Konno T, Katsuki T, Studies on the contents of the rumen in Shiba goats 1. Comparison of the contents of the rumen between Shiba goats and Saanen goats under the same feeding conditions. *Bull Nip Vet Zootech Col.* 29: 67-73.
- 6- Awerinzew S, Mutafowa R, 1914. Material zur Kenntnis der Infusorien aus dem Magen der Wiederkäuer. *Arch F Protistenkd.* 33: 109-118.
- 7- Becker ER, 1932. The present status of problems relating to the ciliates of ruminants and equidae. *Quarterly Review of Biology.* 7: 282-297.
- 8- Becker ER, Hsiung TS, 1929. The method by which ruminants acquire their fauna of infusoria, and remarks concerning experiments on the host-specificity of these protozoa. *Proceedings of the National Acad of Sciences, USA.* 15: 684-690.
- 9- Becker ER, Talbott M, 1927. The Rumen Protozoan Fauna of the Rumen and Reticulum of American Cattle. *Iowa State Univ J Sci.* 1: 345-373.
- 10- Bhatia BL, 1936. Protozoa: Ciliophora, pp. 156-357. In: Sewell, R. B. S. (editor), *The fauna of British India including Ceylon and Burma.* Taylor and Francis, London.
- 11- Bohatier J, 1991. The Rumen Protozoa Taxonomy, Cytology and Feeding Behaviour, pp. 27-38, In: JP. Jouany (ed.), *INRA Editions*, Paris.
- 12- Bretschneider LH, Van Vorstenbosch CJA, 1964. Das Vorkommen von intraplasmatischen und intranukleären Mikroorganismen in einigen Pansen-ciliaten.. *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen.* Series C, 67: 313-319.
- 13- Buckelew TP, Kontir DM, 1977. The Ultrastructure of two cow Rumen Ciliates, the Holotrich *Isotricha* spp. and the Spirotrich *Epidinium ecaudatum*. *Proc Pennsylv Acad Sci.* 51(1): 95.
- 14- Buisson J, 1923a. Les infusories ciliés du tube digestif de l'homme et des mammifères. *Thèse Paris* (Paris Le Gall).
- 15- Buisson J, 1923b. Les infusoires nouveaux parasites d'antilopes Africaines. *CR Soc Biol.* 89: 1217-1219.
- 16- Buisson J, 1923c. Sur quelques infusories nouveaux ou peu connus parasites des mammifères. *Ann Parasitol Humaine et Coparea.* 1:209-246.
- 17- Buisson J, 1924. Quelques infusoires Parasites d'antilopes Africaines. *Ann Parasitol Humaine et Coparea.* 2: 155-160.
- 18- Campbell AS, 1929. The Structure of *Isotricha prostoma*. *Arch Protistenkd.* 66: 331-339.

- 19- **Campbell AS**, 1930. Fission in *Isotricha prostoma*. *Arch Protistenkd*, 72:141-146.
- 20- **Christiansen WC, Kawashima R, Burroughs W**, 1965. Influence of protozoa upon rumen acid production and liveweight gains in lambs. *J Anim Sci*, 24: 730-734.
- 21- **Christiansen WC, Wood W, Burroughs W**, 1964. Ration characteristics influencing rumen protozoal populations. *J Anim Sci*, 23: 984-988.
- 22- **Clarke RTJ**, 1964. Ciliates of the rumen of domestic cattle (*Bos taurus* L.). *New Zealand J Agricult Res*, 7: 248-257.
- 23- **Clarke RTJ**, 1965a. Diurnal variations in the number of ciliate protozoa in cattle. *New Zealand J Agricult Res*, 8:1-9.
- 24- **Clarke RTJ**, 1965b. Quantitative studies of digestion in the reticulorumen. 3. Fluctuations in the number of protozoa and their possible role in bloat. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, 25: 96-103.
- 25- **Clarke, RTJ**, 1965c. Role of rumen duates in bloat in cattle. *Nature, London*, 205: 95-96.
- 26- **Clarke, RTJ**, 1965c. The Ophryoscolecid Ciliates of Red Deer (*Cervus elaphus*) in New Zealand. *New Zealand J Agricult Res*, 11: 686-692.
- 27- **Clarke RTJ, Hungate RE**, 1966. Culture of the Rumen Holotrich Ciliate *Dasytricha ruminantium* Schuberg. *Appl Microbiol*, 14(3): 340-345.
- 28- **Clarke RTJ**, 1977. Protozoa in the rumen ecosystem. pp. 251-275 in Clarke RTJ, and Bauchop T. (eds), *Microbial Ecology of the Gut*. Academic Press.
- 29- **Clarke RTJ, Ulyatt MJ, John A**, 1982. Variation in numbers and mass of ciliate protozoa in the rumens of sheep fed chaffed alfa (*Medicago sativa*). *Appl Environ Microbiol*, 43: 1201-1204.
- 30- **Corliss JO**, 1979. *The Ciliated Protozoa: Characterization, Classification and Guide to the Literature*. Pergamon Press. Oxford, 455 pp.
- 31- **Cunha AM, Muniz J**, 1928. Nouveau cilié parasité du caecum du Tapirus americanus. Description d'un nouveau genere. *Compt. Des Rendus de la Societe de Bilologie*, 98: 631-632.
- 32- **Das-Gupta M**, 1935. Preliminary Observations on the Protozoan Fauna of the Rumen of Indian Goat, *Capra hircus* Linn. *Arch Protistenkd*, 85:153-72
- 33- **Dehority BA**, 1970. Occurence of the ciliate protozoa *Buetschlia parva* Schuberg in the rumen of the ovine. *Appl Microbiol*, 19: 179-181.
- 34- **Dehority BA**, 1974. Rumen Ciliate Fauna of Alaskan Moose (*Alces americana*), Musk-ox (*Ovibos moschotus*) and Dall Mauhtain Sheep (*Ovis dalli*). *J Protozool.*, 21 (1): 26-32.
- 35- **Dehority BA**, 1975a. Rumen Ciliate Protozoa of Alaskan Reindeer and Caribou (*Rangifer tarandus*). In: *Proceedings of the First International Reindeer / Caribou Symp., Biological Science Publ. University of Alaska, Fairbanks.*, pp. 241-250.
- 36- **Dehority BA**, 1975b. *Diplodinium (Ostracodinium) minorum* sp. n.. Ciliate from the Rumen of Domestic Sheep. *J Protozool*, 22 (3): 328-330.
- 37- **Dehority BA**, 1978. Specificity of Rumen Ciliate Protozoa in Cattle and Sheep. *J Protozool*, 25 (4): 509-513.
- 38- **Dehority BA**, 1979. Ciliate Protozoa in the Rumen of Brazilian Watter Buffalo, *Bubalus bubalis* Linnaeus. *J Protozool*, 26 (4): 536-544.
- 39- **Dehority BA**, 1985. Rumen Ciliates of Musk-oxen (*Ovibos moschatus* Z.) from the Canadian Arctic. *J Protozool*, 32 (2): 246-250.
- 40- **Dehority BA**, 1986a. Protozoa of the Digestive Tract of Herbivorous Mammals. *Insect Sci Application*, 7 (3): 279-296.
- 41- **Dehority BA**, 1986b. Rumen Ciliate Fauna of some Brazilian Cattle: Occurence of Several Ciliates New to the Rumen. Including the Cycloposthid *Parentodinium africanum*. *J Protozool*, 33(3): 416-421.
- 42- **Dehority BA**, 1986c. Microbes in the foregut of arctic.ruminants. pp.307-325 in Milligan LP. Grovum WL. and Dobson A. (eds), *Control of Digestion and Metabolism in Ruminants*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.
- 43- **Dehority BA, Damron WS, McLaren JB**, 1983. Occurrence of the rumen ciliate *Oligoisotricha bubali* in domestic cattle (*Bos taurus*). *Appl Environ Microbiol*, 45:1394-1397.
- 44- **Dehority BA, Males JR**, 1974. Rumen fluid osmalality: evaluation of its influence upon the occurrence and numbers of holotrich protozoa in sheep. *J Anim Sci*, 38: 865-870.
- 45- **Dehority BA, Mattos, WRS.**, 1978. Diurnal changes and effect of ration on concentrations of the rumen ciliate *Charon ventriculi*. *Appl Environ Microbiol*, 36: 953-958.
- 46- **Dehority BA, Potter EL**, 1974. *Diplodinium flabellum*: Occurrence and numbers in the rumen of sheep with a description of two new subspecies. *J Protozoology*, 21: 686-693.
- 47- **Dehority BA, Purser DB**, 1970. Factors affecting the establishment and numbers of holotrich protozoa in the ovine rumen. *J Anim Science*, 30: 445-449.
- 48- **Dehority BA, Tirabasso PA**, 1989. Factors affecting the migration and sequestration of rumen protozoa in the family Isotrichidae. *J Gen Microbiol*, 135: 539-548.
- 49- **Dellow, D. W., Hume, J. D., Clarke, R. T. J. and Bauchop, T.** 1988. Microbial activity in the forestomach of free-living macropodid marsu-pials: comparisons with laboratory studies. *Australian J Zool*, 36: 383-395.
- 50- **Dennis SM, Ling JR**, 1984. Effect of energy concentration and source of nitrogen on numbers and types of rumen protozoa. *J Dairy Sci*, 66:1248-54
- 51- **Dogiel V**, 1926a. Une nouvelle espece do genere *Blepharocorys*, *B. bovis* N.sp. habitant l'estomac do boeuf. *Ann de Parasitologie*, 4: 61-64.
- 52- **Dogiel V**, 1926b. Sur quelques infusoires nouveaux habitant l'estomac du dromadaire (*Camelus dromedarius*). *Ann de Parasitologie*, 4: 241-271.
- 53- **Dogiel VA**, 1927. Monographie der Familie Ophryoscolecidae. *Arch Protistenkd*, 59(1): 1-288.
- 54- **Dogiel VA**, 1928. La faune d'infusoires inhabitant l'estomac du buffle et du dromad aire. *Ann de Parasitologie*, 6: 323-338.
- 55- **Dogiel VA**, 1932. Beschreibung einiger neuer vertreter der Familie Oph-ryoscolecidae aus afrikanischen Antilopen nebst Revision der infusorien Fauna afrikanischer Wiederkäuer. *Archiv für Protistenkunde*, 77: 92-107.
- 56- **Dogiel VA**, 1934. Angaben ber die Ophryoscolecidae des Wildschafs aus kamschatka des Elches und des Yaks, nebst deren zoogeographischen Verwertung. *Archiv für Protistenkunde*, 82: 290-297.
- 57- **Dogiel VA**, 1935. Eine Notiz bet die Infusorien des Renn-tiermagens. *Trans Arctic Institute, Leningrad*, 24: 144-148.
- 58- **Dogiel VA**, 1947. The Phylogeny of the Stomach-Infusorians of Ruminants in the Light of Paleontological and Parasitological Data. *Quart J Microscop Sci. Ser. 3*, 88: 337-343.
- 59- **Dogiel VA, Fedorowa T**, 1925a. A note on the reproduction of *Isotricha (Dasytricha) ruminantium*. *Ruskii Arkhiv Protistologii (Archives Russes de Protistologie)*, 4: 75-82.

- 60- **Dogiel VA, Fedorowa T**, 1925b. Über den Bau und die Funktion des inneren Skeletts der Ophryoscoleciden. *Zoologischer Anzeiger*, 62: 97-107.
- 61- **Dogiel VA, Winogradowa-Fedorawa T**, 1930. Experimentelle Untersuchungen zur Biologie der Infusoren des Wiederkäuermagens. *Wissenschaftliche Archiv für Landwirtschaftlichen Abt. B. Archiv für Tierernährung und Tierzucht*, 3:172-188.
- 62- **Eadie JM**, 1957. The Mid-Winter Rumen Microfauna of the Seaweed-Eaten Sheep of North Ronaldshay. *Proc R Soc Edinburg*, Serie B, 66:276-87
- 63- **Eadie JM, Hyldegaard-Jensen J, Mann SO, Reid RS, Whitelaw FG**, 1970. Observation on the microbiology and biochemistry of the rumen in cattle given different quantities a pelleted barley ration. *Brit J Nutrition* 24:157-77
- 64- **Eloff AK, Van Hoven W**, 1980. Intestinal protozoa of the African Elephant *Loxodonta africana* (Blumenbach). *South African J Zool*, 15: 83-90.
- 65- **Fioentini A**, 1889. Intorno ai protisti dello Stomaco dei bovini (Pavia) (Thesis of Ph. D.).-Sur les Protistes de l'estomac des Bovidés. *J Micrographie*, 14: 23-28 pp, 79-83 pp, 178-183 pp.
- 66- **Fujita J, Imai S, Ogimoto K**, 1979. Bacterial Flora, Prptzoal Fauna and volatile fatty acids in the rumen of the Water Buffalo in Taiwan. *Jpn J Zootech Sci*, 50:850-854.
- 67- **Gaumont R, Grain J**, 1967. L'anaerobiose et les mitochondries chez les protozoaires du tube digestif. *Annales de l'universite et de l'ARERS (Association Regional pour l'Etude et de la Recherche Scientifique)* 5:174-176.
- 68- **Gerassimova ZP**, 1981. The ultrastructure and systematic position of the rumen ciliate *Isotricha intestinalis* Stein 1859. *Tsitologiya* 23: 861-866.
- 69- **Giesecke D**, 1970. Comparative microbiology of the alimentary tract, pp.306-318 in Philipson AT, Annison EF, Armstrong DC, Baich CC, Comline RS, Hardy RN, Hobson PN, and Keynes RD. (eds), *Physiology of Digestion and Metabolism in the Ruminant*, Oriel Press.
- 70- **Grain J**, 1966a. Étude cytologique de quelques ciliés holotriches endocommensaux des ruminants et des équidés *Protistologica*, 2 (Part 1): 59-141.
- 71- **Grain J**, 1966b. Étude cytologique de quelques ciliés holotriches endocommensaux des ruminants et des équidés. Microscopie electronique et considerations sur la phylogénie des holotriches gymnostomes et trichostomes endocommensaux. *Protistologica* 2 (Part 2): 5-51.
- 72- **Göçmen B**, 1991. Sığır İşkembesindeki Bazı Simbiyont Siliyatların (*Isotricha* spp.) Morfolojik ve Sitolojik Yapıları. *Ege Univ. Fen Bil. Enst.*, Yüksek Lisans Tezi, Bornova-İzmir, s.77.
- 73- **Göçmen B**, 1993. Sığır İşkembesinde Endosimbiyont Yaşayan *Isotricha* spp. Stein, 1859 (Isotrichidae, Trichostomatida) Üzerine Işık Mikroskobu Düzeyinde Morfolojik ve Sitolojik Gözlemler. *Doğa Tr Zool* 17 (3): 289-301.
- 74- **Göçmen B, Öktem N**, 1994. Paraldehyde Fuchsin Staining and Secretion of Rumen Ciliates of Cattle. *Doğa Tr J of Zoology*, 18 (2): 107-110.
- 75- **Göçmen B**, 1996. İşkembe Siliyatları *Epidinium* Crawley, 1923 ve *Ophryoscolex* Stein, 1858 (Ciliophora: Entodiniomorpha) Hakkında Morfolojik ve Taksonomik Araştırmalar. *Ege Üniv. Fen Bil. Enst.*, Doktora Tezi, s. 154.
- 76- **Göçmen B, Öktem N**, 1996. Türkiye Evcil Sığırlarında (*Bos taurus* L.) İşkembe Siliyatı *Entodinium longinucleatum* Dogiel, 1925 (Ciliophora: Entodiniomorpha: Entodiniidae)'un Taksonomik Durumu ve Bulunuşu. *XIII. Ulusal Biyoloji Kongresi Bildiri ve Poster Özetleri, İ.Ü. Fen Fak., Biyoloji Böl., İstanbul*, s. 32.
- 77- **Göçmen B, Öktem N**, 1996. New Rumen Ciliates from Turkish Domestic Cattle (*Bos taurus* L.): I- The Presence of *Entodinium dalli* Dehority, 1974 with a New Forma, *E. dalli* f. *rudidorsospinatum* n.f. and Comparisons with *Entodinium williamsi* n.sp. *Europ J Protistol*, 32(4): 1-15.
- 78- **Göçmen B**, 2000. *Genel Parazitoloji Ders Kitabı*. Ege Üniversitesi Fen fakültesi Kitaplar Serisi, No. 168. Ege Üniversitesi Basımevi, Bornova-İzmir, s. 359.
- 79- **Honigberg BM, Balamuth W, Bovee EC, Corliss JO, Gojdics M, Hall RP, Kudo RR, Levine ND, Loeblich AR, Weiser J, Wenrich DH**, 1964. A revised classification of the phylum protozoa. *J Protozool*, 11: 7-20.
- 80- **Hsiung TS**, 1929. A survey of the protozoan fauna of the large intestine of the horse. *J Parasitol*, 16: 99.
- 81- **Hsiung TS**, 1930a. A monograph on the protozoa of the large intestine of the horse. *Iowa State College Journal of Science*, 4: 359-423.
- 82- **Hsiung TS**, 1930b. Some new ciliates from the large intestine of the horse. *Trans Am Microscopical Soc*, 49: 34-41.
- 83- **Hsiung TS**, 1931. The protozoan fauna of the rumen of chinese sheep. *Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology*, 2: 29-41.
- 84- **Hsiung TS**, 1932. A general survey of the protozoan fauna of the rumen of chinese cattle. *Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biol*, 3:87-103.
- 85- **Hukui T**, 1940. Untersuchungen über die drei neuen und vierzehn bekannten Ciliaten von *Bos taurus* var. *domesticus* Gmelin in West Japan. *Journal of Science of the Hiroshima University, Series B* 7:169-181.
- 86- **Hukui T, Nisida K**, 1954. On *Dasytricha hukuokaensis* n.sp. *Zoological Magazine (Tokyo)*, 63: 367-369.
- 87- **Hungate RE**, 1943. Further experiments on cellulose digestion by the protozoa in the rumen of cattle. *Biological Bulletin*, 84:157-163.
- 88- **Hungate RE**, 1955. Mutuallistic Intestinal Protozoa. In: *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, Hunter, S. H. and Lwoff, A. (eds.), Academic Press, London, pp.159-199.
- 89- **Hungate RE**, 1978. The rumen protozoa, pp.655-695 in Kreier, J.P. (ed.), *Parasitic Protozoa*, Volume 2, Academic Press, London.
- 90- **Imai S**, 1981. Four new rumen ciliates, *Entodinium ogimotoi* sp.n., *E. bubalum* sp.n., and *E. tsunodai* sp.n., and *Oligoisotricha bubali* (Dogiel, 1928) n. comb. *Japan J Vet Sci*, 43: 201-209.
- 91- **Imai S**, 1984. New rumen ciliates, *Polymorphella bovis* sp.n. and *Entodinium longinucleatum* forma *spinolobum* f.n. from zebu cattle in Thailand. *Japan J Vet Sci*, 46: 391-395.
- 92- **Imai S**, 1985. Rumen ciliate protozoal fauna of Bali Cattle (*Bos javanicus domesticus*) and Water Buffalo (*B. bubalis*) in Indonesia, with the description of a new species, *Entodinium javanicum* sp. n. *Zool Sci*, 2(4): 591-600.
- 93- **Imai S**, 1988. Ciliate protozoa in the rumen of Kenyan zebu cattle, *Bos taurus indicus*, with the description of four new species. *J Protozool*, 35: 130-136.
- 94- **Imai S, Abe M, Ogimoto K**, 1981a. Ciliate protozoa from the rumen of the Japanese serow *Capricornis crispus*. *Japan J Vet Sci*, 43:359-67
- 95- **Imai S, Chang C-H, Wang JS, Ogimoto K, Fujita J**, 1981b.

- Rumen ciliate protozoal fauna of the water buffalo (*Bubalus bubalis*) in Taiwan. *Bulletin of the Nippon Veterinary and Zootechnical College*, 29: 77-81.
- 96- **Imai S, Katsuno M, Ogimoto K**, 1978. Distribution of Rumen Ciliate Protozoa in Cattle, Sheep and Goat and Experimental Transfaunation of Them. *Jpn J Zootech Sci*, 49(7): 494-505.
- 97- **Imai S, Katsuno M, Ogimoto K**, 1979. Type of the Pattern of the Rumen Ciliate Composition of the Domestic Ruminants and the Predator-Prey Interaction of Ciliates. *Jpn J Zootech Sci*, 50 (2): 79-87.
- 98- **Imai S, Ogimoto K**, 1978. Scanning electron and fluorescent microscopic studies on the attachment of spherical bacteria to ciliate protozoa in the ovine rumen. *Japan J Vet Sci*, 40: 9-19.
- 99- **Imai S, Ogimoto K**, 1983. *Parabundleia ruminantium* gen. n., sp. n., *Diplodinium mahidoli* sp. n. with Two Formae, and *Entodinium parvum* forma *monospinosum* forma n. from the Zebu Cattle (*Bos indicus* L. 1758) in Thailand. *Jpn J Vet Sci*, 45 (5): 585-591.
- 100- **Imai S, Ogimoto K**, 1984. Rumen Ciliate Protozoal Fauna and Bacterial Flora of Zebu Cattle (*Bos indicus*) and the Water Buffalo (*Bubalus bubalis*) in Thailand. *Jpn J Zootech Sci*, 55 (8): 576-583.
- 101- **Imai S, Tsunodo K**, 1972. Scanning Electron Microscopic Observations on the Surface Structures of Ciliated Protozoa in Sheep Rumen. *Nat. Inst. Anim Health Quart*, 12: 74-88.
- 102- **Ito A, Imai S**, 1990. Ciliated Protozoa in the Rumen of Holstein-Friesian Cattle (*Bos taurus taurus*) in Hokkaido, Japan, with the Description of Two New Species. *Zool Sci*, 7 (3): 449-458.
- 103- **Ito A, Imai S, Ogimoto K**, 1993. Rumen Ciliates of Ezo Deer (*Cervus nippon yesoensis*) with the Morphological Comparison with those of Cattle. *J Vet Med Sci*, 55 (1): 93-98.
- 104- **Ito A, Imai S, Ogimoto K**, 1994. Rumen Ciliate Composition and Diversity of Japanese Beef Black Cattle in Comparison with Those of Holstein-Friesian Cattle. *J Vet Med Sci*, 56 (4): 707-714.
- 105- **Jamesson AP**, 1925a. A New Ciliate. *Charon ventriculi* n.g., n.sp., from the Stomach of Ruminants. *Parasitol*, 17:403-405.
- 106- **Jamesson AP**, 1925b. A note on the ciliates from the stomach of the mouse deer (*Tragulus meminna* Milne-Edwards) with the description of *Entodinium ovalis* n. sp. *Parasitology*, 17: 406-409.
- 107- **Jirovec O**, 1933. Beobachtungen über die Fauna des Reinderpensens. *Zeitschrift für Parasitkunde*, 5: 584-591.
- 108- **Kleyhans CJ, Van Hoven W**, 1976. Rumen Protozoa of the Giraffe with a Description of Two New Species. *East Afr Wild J*, 14: 203-204.
- 109- **Kofoid CA, Christenson JF**, 1933. Ciliates from *Bos gaurus* H. Smith. *Univ Calif Publ Zool*, 39: 341-391.
- 110- **Kofoid CA, MacLennan RF**, 1930. Ciliates from *Bos Indicus* Linn. I. The Genus *Entodinium* Stein. *Univ. Calif. (Berkeley) Publ Zool*, 33: 471-544.
- 111- **Kofoid CA, MacLennan RF**, 1933. Ciliates from *Bos Indicus* Linn. III. *Epidinium* Crawley, *Epiplastron* gen. nov. and *Ophryoscolex* Stein. *Univ. Calif. (Berkeley) Publ Zool*, 39: 1-33.
- 112- **Kudo RR**, 1954. Protozoology. *Charles C. Thomas Publishers, Springfield, Illinois, USA*. 966 pp.
- 113- **Kopperi AJ**, 1935. Über die nicht-pathogene protozoen fauna des blind darms einiger nagetiere. *Ann Zool Soc Zool-Bot Fenn. Vanamo.*, 3: 1-92.
- 114- **Lattour B**, 1967. *Helicozooster indicus* n. gen., n. sp., ciliate holotriche du caecum de l'elephant des indes. *Acta Zool Path Antverpiensia*, 43: 93-106.
- 115- **Leng RA, Dellow D, Waghorn G**, 1986. Dynamics of large protozoa in the rumen of cattle fed on diets of freshly cut grass. *British J Nutr*, 56:455-62.
- 116- **Levine ND, Corliss JO, Cox FEG, Deroux G, Grain J, Honiberg BM, Leedale GF, Loeblich AB, Lom J, Lynn D, Merinfeld EG, Page FC, Poljansky G, Spargue V, Vavra J, Wallace FG**, 1980. A Newly Revised Classification of the Protozoa. *J Protozool*, 27 (1): 37-58.
- 117- **Michalowski T**, 1975. Effects of the different diets on the diurnal concentrations of ciliate protozoa in the rumen of water buffalo. *J Agric Sci*, 85: 145-150.
- 118- **Michalowski T**, 1977. Diurnal changes in concentrations of rumen ciliates and in occurrence of dividing forms in water buffalo (*Bubalus bubalis*) fed once daily. *Appl Environ Microbiol*, 33: 802-804.
- 119- **Michalowski T, Muszynski P**, 1978. Diurnal variations in the number of ciliate protozoa in the rumen of sheep fed once and twice daily. *J Agr Sci*, 90:1-5.
- 120- **Minor S, Macleod NA, Preston TR**, 1977. Effect of sampling by fistula or at slaughter on estimation of rumen protozoa. *Trop Anim Product*, 2: 62-67.
- 121- **Murphy MR, Drone PE, Woodford ST**, 1985. Factors stimulating migration of holotrich protozoa into the rumen. *Applied and Environmental Microbiology*, 49:1329-1331.
- 122- **Muszynski P, Michalowski T**, 1979. The effect of protein and starch from cereal seeds upon the number of rumen protozoa *in vitro*. *Bulletin de l'Academie Polonaise des Sciences Seri des Sciences Biologique*, 27: 585-590.
- 123- **Müller M**, 1980. The Hydrogenosome. *Symposia of the Society of General Microbiology*, 30: 127-142.
- 124- **Naga MA, Abou Akkada AR, El Shazly K**, 1969. Establishment of rumen ciliate protozoa in cow and water buffalo (*Bos bubalus* L.) calves under late and early weaning systems. *J Dairy Science*, 52:110-112.
- 125- **Noirot-Timothee C**, 1958. L' Ultrastructure de la Limite Ectoplasme-Endoplasme et des Fibres Formant le Caryophore Chez les Ciliés du Genre *Isotricha* Stein (Holotriches, Trichostomes). *Compt Rend Acad Sci*, 247: 692-695.
- 126- **Noirot-Timothee C**, 1960. Etude d'une Famille des Ciliés: Les Ophryoscolecidae: Structures et Ultrastructures. *Ann Sci Nat Zool Biol Series*, 12, 2: 527-718 (Thèse, Masson et Cie, Paris).
- 127- **Noirot-Timothee C**, 1963. Sur les Ciliés du rumen de *Giraffa camelopardalis* L. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences*, 256: 5400-5401.
- 128- **Obendorf DL**, 1984. The macropodid oesophagus. IV. Observations of the protozoan fauna of the macropodid stomach and oesophagus. *Australian J Biol Sci*, 37: 117-122.
- 129- **Ogimoto K, Imai S**, 1981. *Atlas of Rumen Microbiology*. Japan Scientific Societies Press, Tokyo, pp. 231.
- 130- **Ogimoto K, Imai S, Asada T, Fujita J**, 1983. Bacterial flora, protozoal fauna and volatile fatty acids in the rumen of water buffalo (*Bubalus bubalis*) in tropical Asia. *South African J Animal Science*, 13: 59-61.
- 131- **Orpin CG**, 1977a. The rumen flagellate *Piromonas communis*: its life history and invasion of plant material in the rumen. *J Gen Microbiol*, 99: 107-117.
- 132- **Orpin CG**, 1977b. The occurrence of chitin in the cell walls of

- the rumen organisms *Neocallimastix frontalis*, *Piromonas communis* and *Sphaeromonas communis*. *J Gen Microbiol*, 92: 214-218.
- 133- **Orpin CG, Greenwood Y, Hall FJ, Patterson IW**, 1985. The rumen microbiology of seaweed digestion in Orkney sheep. *J Appl Bacteriol*, 59: 585-596.
- 134- **Orpin CG, Hall FJ**, 1977. Attachment of the rumen holotrich protozoan *Isotricha intestinalis* to grass particles. *Proc Soc Gen Microbiol*, 4: 82-83.
- 135- **Orpin CG, Hall FJ**, 1983. Surface structures of the rumen holotrich protozoan *Isotricha intestinalis* with particular reference to the attachment zone. *Current Microbiol*, 8: 321-325.
- 136- **Orpin CG, Letcher AJ**, 1978. Some factors controlling the attachment of the rumen holotrich protozoa *Isotricha intestinalis* and *I. prostonia* to plant particles *in vitro*. *J Gen Microbiol*, 106: 33-40.
- 137- **Orpin CG, Letcher AJ**, 1984. Effect of absence of ciliate protozoa on rumen fluid volume, flow rate and bacterial populations in sheep. *Anim Feed Science and Technology*, 10:145-153.
- 138- **Orpin CG, Mathiesen SD**, 1986. *Microcetus lappus* gen.nov., sp.nov.: new species of duated protozoan from the bovine rumen. *Appl Environ Microbiol*, 52: 527-530.
- 139- **Öktem N, Göçmen B**, 1996. Türkiye Evcil Sığır (*Bos taurus taurus* L.) İşkembesinden Yeni Bir Siliyat Grubu (Entodiniomorpha: Ophryoscolecidae) ve Yeni Bir Tür, *Entodinium basoglu* sp. nov. Hakkında. *Doğa-Tr J of Zoology*, 20 (Ek sayı): 271-278.
- 140- **Öktem N, Göçmen B, Torun S**, 1997. Türkiye Evcil Koyun (*Ovis ammon aries*)'larının İşkembe Siliyat (Protozoa: Ciliophora) Faunası Hakkında Bir Ön Çalışma: I-Familya Isotrichidae (Trichostomatida) ve Entodiniidae (Entodiniomorpha). *Doğa-Tr J of Zoology*, 21 (4): 475-502.
- 141- **Öktem N, Göçmen B, Torun S**, 1998. Türkiye Evcil Sığır (*Bos taurus* L.)'larının İşkembe Siliyat Faunası. *Ege Üniversitesi Araştırma Fonu Proje Raporu (96 FEN 22)*, 28s.
- 142- **Paul RG, Butler RD, Williams AG**, 1987. Isolation and ultrastructure of rumen holotrich protozoa. *J Protozool*, 34 (suppl.): Abstract 100.
- 143- **Paul RG, Butler RD, Williams AG**, 1989. Ultrastructure of the rumen holotrich ciliate *Dasytricha ruminantium* Schuberg. *Eur J Protistol*, 24: 204-215.
- 144- **Paul RG, Williams AG, Butler RD**, 1990. Hydrogenosomes in the rumen entodiniomorphid ciliate *Polyplastron multivesiculatum*. *J Gen Microbiol*, 136:1981-1989.
- 145- **Pearson HA**, 1967. Rumen microorganisms in buffalo from southern Utah. *Appl Microbiol*, 15: 1450-1451.
- 146- **Puytorac P, Grain J, Mignot JP**, 1987. *Précis de Protistologie*. Société Nouvelle des Éditions Boubéé, Paris, pp. 581.
- 147- **Schedrina ZG**, 1926. Sur les infusoires de l'ordre holotriche provenant de la panse du dromedaire et du renne. *Archives russes de Protistologie* (trans. *Ruskii Archiv Protistologii*), 5: 57-61.
- 148- **Schuberg A**, 1881. Über einige organizations Verhältnisse der Infusorien des Wiederkäuermagens. *Sitzungsberichte der Physikalische-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg*, pp.122-137.
- 149- **Schuberg A**, 1888. Die Protozoen des Wiederkäuermagens. 1. *Butschlia, Isotricha, Dasytricha, Entodinium*. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik Oekologie und Geographie der Tiere*, 3: 365-418.
- 150- **Schumacher IC**, 1915. On *Blepharocorys equi* sp.nov., a new ciliate from the caecum of the horse. *University of California Publications in Zoology*, 16: 95-106.
- 151- **Sharp RG**, 1914. *Diplodinium ecaudatum* with an account of its neuromotor apparatus. *University of California Publications in Zoology*, 13: 43-122.
- 152- **Stein F**, 1858. Über mehrere neue im Pansen der Wiederkäuer lebende Infusionstiere. *Abhandlungen der k. Bohmischen Gesellschaft der Wissenschaften* 10: 69-70.
- 153- **Stein F**, 1859. Charakteristik neuer infusorien Gattungen. *Lotos* 9:1-5 & 57-60.
- 154- **Stern MD, Hoover WH, Leonard JB**, 1977. Ultrastructure of Rumen Holotrichs by Electron Microscopy. *J Dair Sci.*, 60 (6): 911-918.
- 155- **Ten Kate CGB**, 1927. Über das Fibrillensystem der Ciliaten. *Arch Protistenkd*, 57: 362-426.
- 156- **Thurston JP, Grain J**, 1971. Holotrich Ciliates from the Stomach of *Hippopotamus amphibius*, with Descriptions of Two New Genera and Four New Species. *J Protozool*, 18 (1): 133-141.
- 157- **Torun S**, 1996. Evcil Koyun (*Ovis ammon aries*)'un İşkembe Siliyat Faunası. *Ege Üniv. Fen Bil. Enst.*, 88s+10 levha (*Yüksek Lisans Tez*).
- 158- **Towne G., Nagaraja TG**, 1989. Occurrence and diurnal population fluctuations of the ruminal protozoan *Microcetus lappus*. *Appl Environ Microbiol*, 55: 91-94.
- 159- **Towne G., Nagaraja TG**, 1990. Omasal ciliated protozoa in cattle, bison and sheep. *Appl Environ Microbiol*, 56: 409-412.
- 160- **Towne G, Nagaraja TG, Cochran RC, Harmon DL, Owensby CE, Kaufman DW**, 1988a. Comparisons of ruminal fermentation characteristics and microbial populations in bison and cattle. *Appl Environ Microbiol*, 54: 2510-2514.
- 161- **Towne G, Nagaraja TG, Kemp KK**, 1988b. Ruminal ciliated protozoa in bison. *Appl Environ Microbiol*, 54: 2733-2736.
- 162- **Valdez RE, Alvarez FJ, Ferreiro HM, Guerra F, Lopez J, Priego A, Blackburn TH, Leng RA, Preston TR**, 1977. Rumen function in cattle given sugar cane. *Tropical Animal Production*, 2: 260-272.
- 163- **Van Hoven W**, 1983. Rumen ciliates with description of two new species from three African reedbeek species. *J Protozool*, 30: 688-691.
- 164- **Van Hoven W, Hamiton-Attwell VL, Gobler JH**, 1979. Rumen Ciliate Protozoa of Sable Antelope. *Hippotragus niger*. *S Afr J Zool.*, 14: 37-42.
- 165- **Van Hoven W, Gilchrist FMC, Hamiton-Attwell VL**, 1988. A New Family, Genus and Seven New Species of Entodiniomorpha (Protozoa) from the Gut of African Rhinoceros. *J Protozool*, 35: 92-97.
- 166- **Vigues B, Grolière C-A**, 1985. Evidence for Ca²⁺ -binding protein associated to non-actin microfilamentous systems in two ciliated protozoans. *Exp Cell Res*, 159: 366-376.
- 167- **Vigues B, Méténier C, Grolière C-A.**, 1984. Biochemical and immunological characterization of the microfibrillar ecto-endoplasmic boundary in the ciliate *Isotricha prostoma*. *Biology of the Cell*, 51: 67-78.
- 168- **Vigues B, Méténier C, Grolière C-A, Grain J, Sénaud J.**, 1985. Biochemical study of proteins of cortical cytoskeleton in the ciliate *Isotricha prostoma*. *J Protozool*, 32: 38-44.
- 169- **Warner ACI**, 1962a. Enumeration of rumen microorganisms. *J Gen Microbiol*, 28: 119-128.
- 170- **Warner ACI**, 1962b. Some factors influencing the rumen

- microbial population. *J Gen Microbiol*, 28:129-146.
- 171- **Warner ACI**, 1965. Factors influencing numbers and kinds of microorganisms in the rumen, pp. 346-359 in Dougherty, R.W., Allen, R.S., Burroughs, W. Jacobson, N.L. and McGilliard, A.D. (eds), *Physiology and Digestion in the Ruminant*. Butterworths, Washington, D.C.
- 172- **Warner ACI**, 1966a. Diurnal changes in the concentrations of microorganisms in the rumens of sheep fed limited diets once daily. *J Gen Microbiol*, 45: 213-235.
- 173- **Warner ACI**, 1966b. Periodic changes in the concentrations of microorganisms in the rumen of a sheep fed a limited ration every three hours. *J Gen Microbiol*, 45: 237-241.
- 174- **Warner ACI**, 1966c. Diurnal changes in the concentrations of microorganisms in the rumens of sheep fed to appetite in pens or at pasture. *J Gen Microbiol*, 45: 243-251.
- 175- **Weill R**, 1929. La présence d'un infusoire du genre *Isotricha* (*I. caulleryi* n.sp.) chez un insecte (*Periplaneta americana*) et sa signification possible. *Archives de zoologie Experimentale et Generale Notes et Revue*, 69: 21-26.
- 176- **Williams AG**, 1986. Rumen Holotrich Ciliate Protozoa. *Microbiol Rev*, 50: 25-49.
- 177- **Williams AG**, 1989. The metabolic activities of rumen protozoa, pp. 97-126 in Nolan, J.V., Leng, R.A. and Demeyer, D.I. (eds), *The Roles of Protozoa and Fungi in Ruminant Digestion*. Penambul Books, Armidale, Australia.
- 178- **Williams AG, Coleman GS**, 1992. *The Rumen Protozoa*. Brock/Springer Series in Contemporary Bioscience, Springer-Verlag, New York, pp. 442.
- 179- **Williams AG, Ellis AB**, 1985. Subcellular distribution of glycoside hydrolase and polysaccharide depolymerase enzymes in the rumen entodiniomorphid ciliate *Polyplastron multivesiculatum*. *Current Microbiology*, 12:175-182.
- 180- **Williams AG, Ellis AB, Coleman GS**, 1986. Subcellular distribution of polysaccharide depolymerase and glycoside hydrolase enzymes in rumen ciliate protozoa. *Current Microbiology* 13:139-147.
- 181- **Wolska M**, 1967a. Study on the family Blepharocorythidae Hsiung. II. *Charonina ventriculi* (Jameson). *Acta Protozoologica*, 4: 279-283.
- 182- **Wolska M**, 1967b. Study on the family Blepharocorythidae Hsiung. 3. *Raabena bella* gen.n., sp.n. from the intestine of Indian elephant. *Acta Protozoologica*, 4: 285-290.
- 183- **Wolska M**, 1968. Study on the family Blepharocorythidae Hsiung. 4. *Pararaabena dentata* gen.n., sp.n. from the intestine of Indian elephant. *Acta Protozoologica*, 5: 219-224.
- 184- **Wolska M**, 1971. Studies on the family Blepharocorythidae Hsiung. V. A review of genera and species. *Acta Protozoologica*, 9: 23-40.
- 185- **Yarlett N, Coleman GS, Williams AG, Lloyd D**, 1984. Hydrogenosomes in known species of rumen entodiniomorphid protozoa. *FEMS Microbiology Letters*, 21:15-19.
- 186- **Yarlett N, Hann AC, Lloyd D, Williams AG**, 1981. Hydrogenosomes in the rumen protozoon *Dasytricha ruminantium* Schuberg. *Biochem J*, 200: 365-372.
- 187- **Yarlett N, Hann AC, Lloyd D, Williams AG**, 1983. Hydrogenosomes in a mixed isolate of *Isotricha prostoma* and *Isotricha intestinalis* from ovine rumen contents. *Comp Biochem Physiol*, 74B(2): 357-364..
- 188- **Yarlett N, Lloyd D, Williams, AG**, 1982. Respiration of the rumen ciliate *Dasytricha ruminantium* Schuberg. *Biochim J*, 206: 259-266.
- 189- **Yarlett N, Lloyd D, Williams AG**, 1985. Butyrate formation from glucose by the rumen protozoon *Dasytricha ruminantium*. *Biochem J*, 228:187-92.