



МИКРОБИОЛОГИЯ/MICROBIOLOGY

DOI: <https://doi.org/10.60797/IRJ.2026.171.97> EDN: GLZXZI

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МЕЖПОПУЛЯЦИОННОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В РАЗНОВИДОВЫХ ПРОТОЗОЙНО-БАКТЕРИАЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЯХ

Научная статья

Красноперова Ю.Ю.^{1,*}¹ ORCID : 0009-0000-6880-6770;¹ Ульяновский государственный педагогический университет имени И. Н. Ульянова, Ульяновск, Российская Федерация

* Корреспондирующий автор (krasnoperova1804[at]gmail.com)

Предложена: 02.08.2026; Принята: 31.08.2026; Опубликовано: 18.09.2026

Аннотация

В работе затронуты проблемы, связанные с изучением межпопуляционных взаимодействий в ассоциациях простейшие-бактерии. Приводится сравнительный анализ результатов взаимного влияния бактерий и простейших, которое нашло отражение в положительной динамике встречаемости генов патогенности в бактериальных популяциях, и как следствие, усиление их вирулентности. Выявлены гетерогенные по признаку вирулентности штаммы бактерий *Escherichia coli* и *Lactobacillus* spp. при ассоциативном взаимодействии с простейшими *Blastocystis hominis in vivo*. Тестирование штаммов *E.coli* и *Lactobacillus* spp., изолированных из ассоциаций с умеренно- и высоковирулентными бластоцистами, выявило выраженное расщепление популяций бактерий по частоте обнаружения генетических детерминант патогенности, по сравнению с бактериальными штаммами, выделенными из ассоциаций с авирулентными *B.hominis* и в контрольной группе.

Ключевые слова: межмикробные взаимодействия, протозойно-бактериальные ассоциации, ассоциативные симбиотические взаимодействия, стратегии выживания.

A COMPARATIVE ANALYSIS OF INTERPOPULATION INTERACTIONS IN PROTOZOA-BACTERIAL ASSOCIATIONS WITHIN A SINGLE SPECIES

Research article

Krasnoperova Y.Y.^{1,*}¹ ORCID : 0009-0000-6880-6770;¹ Ulyanovsk State Pedagogical University named after I.N. Ulyanov, Ulyanovsk, Russian Federation

* Corresponding author (krasnoperova1804[at]gmail.com)

Suggested: 02.08.2026; Accepted: 31.08.2026; Published: 18.09.2026

Abstract

The work addresses issues relating to the study of interpopulation interactions in protozoa-bacteria associations. A comparative analysis is presented of the results of the mutual influence between bacteria and protozoa, which is reflected in the positive dynamics of the prevalence of pathogenicity genes in bacterial populations and, consequently, an increase in their virulence. *Escherichia coli* and *Lactobacillus* spp. bacterial strains, heterogeneous in terms of virulence, were identified during associative interaction with the protozoan *Blastocystis hominis in vivo*. Testing of *E. coli* and *Lactobacillus* spp. strains, isolated from associations with moderately and highly virulent blastocysts, showed a marked division of bacterial populations according to the frequency of detection of genetic determinants of pathogenicity, compared with bacterial strains isolated from associations with avirulent *B. hominis* and in the control group.

Keywords: intermicrobial interactions, protozoa-bacterial associations, associative symbiotic interactions, survival strategies.

Введение

Современное медико-биологическое сообщество часто оценивает этиопатогенетическую роль отдельных микроорганизмов, не принимая во внимание, ни количественный ни качественный состав того сообщества, где микробы проявляют свои свойства [1, С. 43]. Особое место в таких микросимбиозах занимают простейшие, которые, в ходе длительного эволюционного развития, выбрали хищническую стратегию доминирующим типом взаимоотношений с бактериями. В системе «хищник-жертва» простейшие быстро «выедают» бактерии [2, С. 102], пока в бактериальной популяции не сформируются и не размножатся устойчивые к перевариванию клетки. В данном случае простейшие выступают как направляющий фактор естественного отбора, результатом которого является накопление и рекомбинация генов обеспечивающих адаптивное преимущество в конкретных условиях биотопа. Выживание бактерий внутри простейших обеспечивается разными механизмами, которые, в своей совокупности, меняют их вирулентность и приводят к формированию новых штаммов [3], [4]. И если подобная стратегия выживания наблюдается у патогенных видов, трудно представить, что подобный приём не используют и другие виды, не являющиеся патогенными. Результатами постоянного межмикробного взаимодействия оказываются полезные и/или вредные последствия для организма хозяина.

Бластоцистоз — это относительно недавно изученный протозооз, вызывающий у клинических специалистов неоднозначное мнение об их этиологической и патогенетической значимости для человека и животных. [5, С. 1043–1045], [6, С. 33]. Многочисленные данные, однозначно подтверждают тот факт, что нарушения микросимбиоза кишечника сопровождаются высокой выявляемостью простейших *Blastocystis hominis* [7, С. 51].

Одними из наиболее важных сочленов кишечного биотопа, имеющих ключевое значение в формировании патобиомов являются *Escherichia coli* и *Lactobacillus* spp. [8, С. 20–24]. С одной стороны они обеспечивают ряд функций для защиты хозяина, с другой — сами могут стать причиной эндогенных заболеваний (кариес, септицемия, ревматическое поражение сосудов и др.) [9, С. 89–96], [10], [11]. Причины такого изменения кроются в межмикробных взаимодействиях, в том числе с бластоцистами. Интенсивное изучение механизмов формирования новых генетических вариантов микроорганизмов при их ассоциативном взаимодействии, как части естественного отбора внутри микробных популяций, позволит объективно оценить значение различных микроорганизмов в поддержание гомеостаза, а также степень их вовлечения в патогенез заболеваний.

Методы и принципы исследования

Штаммы *Lactobacillus* spp., *Escherichia coli* и *B. hominis* получали от 118 пациентов в возрасте от 20 до 60 лет, проходящих обследование на кишечный дисбиоз в клинко-диагностической лаборатории Ульяновской областной клинической больницы, г. Ульяновск.

Идентификацию микроорганизмов проводили с использованием микроскопического, бактериологического и паразитологического методов. В качестве контрольных использовали эталонные штаммы лактобактерий NK1 и эшерихий K-12, депонированных в ВНИИ генетики и селекции промышленных микроорганизмов. Степень вирулентности простейших бластоцист определяли путем внутрибрюшинного введения белым мышам (массой 17.4 ± 1.5 г) 0.5 мл взвеси культуры изучаемых микроорганизмов, полученной на питательной среде Suresh [12, С. 456–460]. В работе использовали праймеры к генам, определяющим способность к образованию фимбрий 1-го типа (fimA), S (sfaA и sfaG), Р типа (papC и papH), бактериального адгезина интимина (eaeA), цитотоксического некротизирующего фактора-1 (cnf-1), энтерогемолизина (ehx), α -гемолизина (hlyB), шигаподобных токсинов 1 и 2 типов (stx1 и stx2). Праймеры синтезированы в НПФ «ДНК-технология» (Россия). Выделение бактериальной ДНК проводили по методу [13, С. 495–503]. Подбор праймеров и температуры отжига осуществляли при использовании пакета программ «Lasergene» (США). Регистрацию результатов ПЦР осуществляли путем электрофоретического разделения продуктов амплификации на окрашенном бромистым этидием агарозном геле. В ходе исследования применяли пакет программ Vector NTI Suite для подбора праймеров и оптимизации температурных режимов отжига при постановке полимеразной цепной реакции (ПЦР) и идентификации генетических детерминант патогенности в исследуемых штаммах на основе анализа электрофоретических профилей продуктов амплификации.

Полученные данные обработаны методами параметрической и непараметрической статистики, используемых для медико-биологических работ [14], [15].

Основные результаты

Из патобиоза обследованных пациентов выделены бластоцисты, которые в результате использования метода внутрибрюшинного заражения мышей были разделены на три группы — авирулентные (23 штамма), умеренно- (71 штамм) и высоковирулентные (24 штамма).

Результаты бактериологического анализа, подтвержденные линейным регрессионным анализом Пирсона, выявили статистически достоверные различия в количественном составе кишечного микробиоценоза между группами наблюдения (таблица 1).

Таблица 1 - Количественная характеристика микробиоценоза кишечника в группах с различной степенью вирулентности *B. hominis* и в контрольной группе

DOI: <https://doi.org/10.60797/IRJ.2026.171.97.1>

Микроорганизм	Контрольная группа (без <i>B.hominis</i>), КОЕ/г, lg	Авирулентные <i>B.hominis</i> (n=23), КОЕ/г, lg	Умеренновирulentные <i>B.hominis</i> (n=71), КОЕ/г, lg	Высоковирулентные <i>B.hominis</i> (n=24), КОЕ/г, lg
<i>Bifidobacterium</i> spp.	9,6 $\pm$ 0,4	9,4 $\pm$ 0,3	6,2 $\pm$ 0,4*	4,1 $\pm$ 0,3*
<i>Lactobacillus</i> spp.	9,8 $\pm$ 0,3	9,5 $\pm$ 0,4	5,8 $\pm$ 0,3*	3,1 $\pm$ 0,5*
<i>E. coli</i> (нормальная фермент. активность)	6,8 $\pm$ 0,3	6,7 $\pm$ 0,4	4,5 $\pm$ 0,2*	3,9 $\pm$ 0,1*
<i>E. coli</i> (лактозонегативные)	0	0	3,5 $\pm$ 0,2*	4,8 $\pm$ 0,3*
<i>E. coli</i> (гемолитические)	0	0	2,9 $\pm$ 0,3*	5,8 $\pm$ 0,31*
<i>Enterococcus</i> spp.	5,2 $\pm$ 0,3	5,4 $\pm$ 0,3	7,1 $\pm$ 0,2*	8,3 $\pm$ 0,2*
<i>Clostridium</i> spp.	3,8 $\pm$ 0,2	4,0 $\pm$ 0,3	5,9 $\pm$ 0,3*	7,2 $\pm$ 0,3*

Микроорганизм	Контрольная группа (без <i>B.hominis</i>), КОЕ/г, lg	Авирулентные <i>B.hominis</i> (n=23), КОЕ/г, lg	Умеренновирulentные <i>B.hominis</i> (n=71), КОЕ/г, lg	Высоковирulentные <i>B.hominis</i> (n=24), КОЕ/г, lg
<i>Staphylococcus</i> spp.	2,1±0,2	2,3±0,2	4,2±0,3*	5,8±0,2*
<i>Candida</i> spp.	1,8±0,2	2,0±0,2	3,8±0,3*	5,1±0,3*
<i>Proteus</i> spp.	1,5±0,2	1,6±0,2	3,2±0,2*	4,6±0,3*
<i>Klebsiella</i> spp.	2,0±0,2	2,1±0,2	3,9±0,2*	5,3±0,3*

Облигатная флора демонстрирует исключительно сильную обратную корреляцию. Для бактерий рода *Bifidobacterium*, снижение с lg 9,3±0,4 до lg 6,1±0,3 КОЕ/г при нарастании вирулентности, $r=-0,9$ ($p\leq 0,001$). У *Lactobacillus* падение с lg 9,8±0,3 до lg 3,1±0,5 КОЕ/г, $r=-0,8$ ($p\leq 0,001$). *E. coli* с нормальной ферментативной активностью $r=-0,9$ ($p\leq 0,001$).

Среди представителей условно-патогенной флоры выявлена сильная прямая корреляция. Рост с lg 3,8±0,2 до lg 9,2±0,1 КОЕ/г у *Clostridium*, $r=0,9$ ($p\leq 0,001$). Для *Staphylococcus* показатель корреляции составил $r=0,8$ ($p\leq 0,001$), *Candida* — $r=0,8$ ($p\leq 0,001$), *Enterococcus* — $r=0,7$ ($p\leq 0,001$). *Klebsiella* — $r=0,7$ ($p < 0,05$), *Proteus* — $r=0,5$ ($p < 0,05$).

Сила и направленность корреляций ($r \geq 0,7$ для большинства таксонов) указывают на то, что именно вирулентность blastocист, а не сам факт их присутствия, является определяющим фактором дисбиоза. Отсутствие сдвигов при авирулентных штаммах подтверждает специфичность эффекта.

Отмечены некоторые особенности отрицательной динамики количества бактерий *E.coli*. Снижение бактериальной обсемененности отмечено в отношении эшерихий с нормальной ферментативной активностью, обладающих высокой антагонистической способностью, с lg 6,8±0,3 до 3,9±0,1 КОЕ/г. Количество лактозонегативных и гемолитических форм *E.coli*, напротив, увеличилось с 0 до lg 3,5±0,2 и 5,8±0,31 КОЕ/г соответственно ($p=0,001$). Распределение фенотипических групп штаммов *E.coli*, изолированных из ассоциаций с blastocистами представлено в таблице 2.

Таблица 2 - Количественное распределение штаммов *Escherichia coli* в изолированных протозойно-бактериальных ассоциациях

DOI: <https://doi.org/10.60797/IRJ.2026.171.97.2>

№ п/п	Фенотипические группы <i>E.coli</i>	Фенотипические группы <i>Blastocystis hominis</i> по признаку вирулентности		
		Авирулентные (n=23), ед	Умеренновирulentные (n=71), ед	Высоковирulentные (n=24), ед
1	с нормальной ферментативной активностью	18	12	0
2	лактозонегативные	5	51	9
3	гемолитические	0	8	15

Молекулярно-генетический анализ показал, что в общем пуле эшерихий (18 штаммов) с нормальной ферментативной активностью, выделенных из микробоценоза кишечника совместно с авирулентными blastocистами только в 1 случае (5,5%) получены положительные сигналы при тестировании с ампликонами к фрагментам *parC*, *parH*, *sfaA*, *eaeA* и *cnf1* генов ($p=0,001$).

В группе неферментирующих *E.coli* (5 штаммов) в патобиозе с авирулентными простейшими, положительные сигналы были получены в 2 случаях (40%). Статистически достоверными при формировании генетических комбинаций в геноме лактозонегативных бактерий, являлись сочетания генов *parC*, *parH*, *sfaA*, *sfaG*, *eaeA*, *fimA*, *cnf1*, *ehx* ($p=0,001$) (рис. 1).

Среди 12 штаммов эшерихий с нормальной ферментативной активностью, изолированных совместно с умеренновирulentными простейшими, положительные результаты ПЦР анализа получены в 6 случаях (50%). В формировании генетических комбинаций в геноме таких бактерий отмечены фрагменты генов *parC*, *parH*, *sfaA*, *fimA*, *eaeA*, *cnf1*, *ehx* ($p=0,001$).

В группе неферментирующих бактерий *E.coli* в этой же ассоциации (51 штамм) количество положительных сигналов при проведении реакции составило 31 (60,8%). Комбинации генов были аналогичны предыдущей группе, изменилось только их количественное обнаружение.

В общем пуле гемолитических бактерий *E.coli* (8 штаммов), исследованных при ассоциативном взаимодействии с умеренновирulentными *B.hominis*, положительные сигналы были отмечены у 6 штаммов (75%). Статистически достоверными при формировании генетических комбинаций в геноме гемолитических бактерий оказались генетические детерминанты *parC*, *parH*, *sfaA*, *fimA*, *sfaG*, *eaeA*, *cnf1*, *ehx* и *hlyB* ($p=0,001$).

Результаты проведенного молекулярно-генетического анализа в микросимбиозе лактозонегативные *Escherichia coli* — высококовирulentные *Blastocystis hominis*, продемонстрировали, что среди всех 9 штаммов бактерий

(100%) получены положительные сигналы к фрагментам генов *papC*, *papH*, *sfaA*, *fimA*, *sfaG*, *eaeA*, *cnf1*, *ehx*, *hlyB*, *stx1* и *stx2* ($p=0,001$).

В пуле гемолитических эшерихий (15 штаммов), изолированных из патобиоза совместно с высоковирулентными бластоцистами положительная реакция на выявление искомым фрагментов генов патогенности отмечена также в 100% случаев ($p=0,001$). У всех испытуемых штаммов этой группы выявлены нуклеотидные последовательности генов *papC*, *papH*, *sfaA*, *fimA*, *sfaG*, *eaeA*, *cnf1*, *ehx*, *hlyB*, *stx1* и *stx2*.

В группе эталонных штаммов *E.coli* K12 ни в одном случае не выявлены генетические детерминанты искомым генов.

По итогам тестирования штаммов *Lactobacillus* spp., выделенных из ассоциации с авирулентными бластоцистами, оказалось, что искомые ампликоны выявлялись только при использовании праймеров к *fimA*-гену. Частота встречаемости данного ампликона составила 13,1% (3 штамма).

У бактерий *Lactobacillus* spp., выделенных из ассоциации с умеренновирулентными бластоцистами в общем пуле (71 штамм) регистрировали наличие ампликонов генетических детерминант, обеспечивающие синтез фимбрий 1-, S-типов и альфа гемолизина (*fimA*, *sfaA*, *sfaG*, *hlyB*) в 39,4% случаев (28 штаммов).

При ассоциативном взаимодействии *in vivo* лактобактерий с высоковирулентными бластоцистами выявлены ампликоны фрагментов генов *fimA*, *sfaA*, *sfaG*, *papC*, *papH*, *eaeA* и *hlyB* в 45,8% случаев (11 штаммов).

В группе эталонных штаммов *Lactobacillus* spp. NK1 ни в одном случае не выявлены генетические детерминанты генов патогенности.

На рисунке 1 представлена динамика накопления генов патогенности в изученных разновидных протозойно-бактериальных ассоциациях.

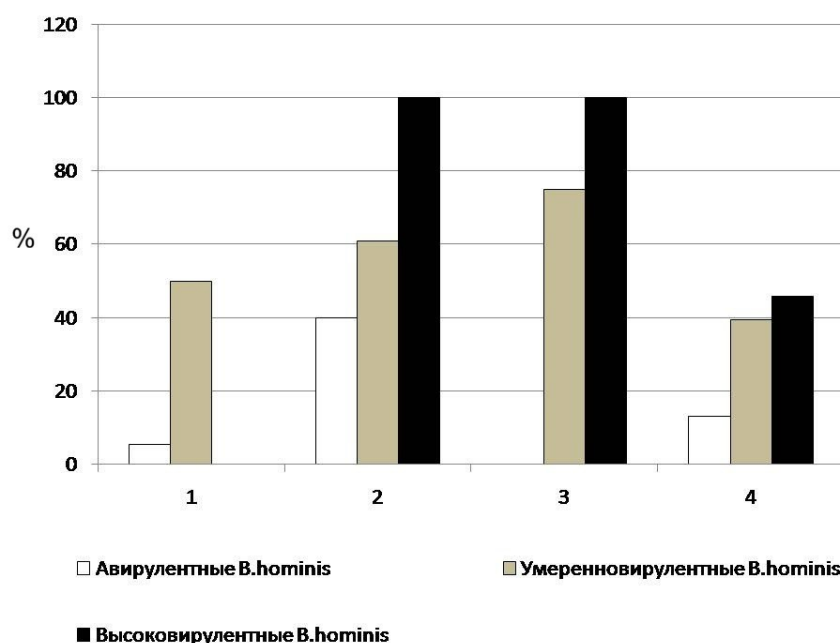


Рисунок 1 - Частота встречаемости генов патогенности в различных протозойно-бактериальных ассоциациях:
1 — *E.coli* с нормальной ферментативной активностью, 2 — лактозонегативные *E.coli*, 3 — гемолитические *E.coli*,
4 — бактерии *Lactobacillus* spp.

DOI: <https://doi.org/10.60797/IRJ.2026.171.97.3>

Заключение

Полученные данные демонстрируют статистически достоверное увеличение встречаемости изучаемых генов, индуцированное усилением вирулентности симбионтов *B.hominis*. Это свидетельствует о том, что простейшие не только подавляют нормофлору, но и активно индуцируют горизонтальный перенос генов и селекцию поливирулентных клонов, что клинически проявляется как рост условно-патогенной флоры с приобретёнными факторами патогенности.

На основании совокупности представленных данных можно утверждать, что *Blastocystis hominis* (особенно его высоковирулентные штаммы) выступают как активный модулятор кишечного микробиоценоза, а не пассивный комменсал [16], [17]. Причинно-следственная цепь включает:

1. Прямое селективное давление через фагоцитоз и переваривание чувствительных облигатных анаэробов (корреляция $r=-0,9$).

2. Индукцию горизонтального переноса генов в пищеварительных вакуолях, ведущую к накоплению детерминант патогенности у выживших бактерий (100% поливирулентных *E.coli* и 45,8% у *Lactobacillus* spp при высоковирулентных бластоцистах).



3. Формирование экологической ниши, благоприятной для доминирования условно-патогенных таксонов (*Clostridium*, *Candida*, *Proteus*), которые не только замещают нормофлору, но и усиливают собственную вирулентность.

4. Дозозависимость всех эффектов (отсутствие сдвигов при авирулентных штаммах и прогрессирующее нарастание дисбиоза при переходе к умеренно- и высоковирулентным) исключает альтернативные объяснения (например, влияющие сопутствующей патологии или антибиотиков).

Таким образом, именно *B.hominis*, благодаря своей биологии (хищничество, способность индуцировать стрессовые ответы бактерий), является этиологическим фактором трансформации нормобиоценоза в патобиоз, что имеет прямое клиническое значение для диагностики, прогнозирования и терапии дисбиотических состояний.

Конфликт интересов

Не указан.

Рецензия

Терлецкий В.П., Ленинградский государственный университет имени А. С. Пушкина, Пушкин Российская Федерация
DOI: <https://doi.org/10.60797/IRJ.2026.171.97.4>

Conflict of Interest

None declared.

Review

Terletskiy V.P., Pushkin Leningrad State University, Pushkin Russian Federation
DOI: <https://doi.org/10.60797/IRJ.2026.171.97.4>

Список литературы / References

1. Грицюк О.В. Об актуальности определения *Blastocystis* spp. в объектах окружающей среды как потенциальных факторов риска возникновения протозойной инфекции человека / О.В. Грицюк, К.Ю. Кузнецова, А.В. Загайнова // Гигиена и санитария. — 2018. — Т. 97, № 11. — С. 1043–1045.
2. Егорова Т.П. Протозойно-бактериальные ассоциации кишечника у макаков резусов / Т.П. Егорова, И.М. Аршба, А.В. Демерчян // Ветеринария. — 2021. — № 1. — С. 33–35. — DOI: 10.30896/0042-4846.2021.24.1.33-36.
3. Красноперова Ю.Ю. Изменение состава микрофлоры кишечника при дисбиозе, вызванном инвазией простейшими *Blastocystis hominis* / Ю.Ю. Красноперова, Н.С. Глебова, А.М. Лазарев [и др.] // Материалы I конференции молодых ученых медико-биологической секции Поволжской ассоциации государственных университетов. — Ульяновск, 2007. — С. 51–52.
4. Красноперова Ю.Ю. Адаптивные процессы в микропопуляциях *Lactobacillus* spp при ассоциативном взаимодействии с простейшими *Blastocystis hominis* in vivo / Ю.Ю. Красноперова, С.Ш. Мехманова, Е.А. Хуснатдинова [и др.] // Наставничество и экология : сборник научных трудов Международной научно-практической конференции студентов, аспирантов, молодых учёных, преподавателей, приуроченной к IX Ежегодному молодежному фестивалю в области устойчивого развития ВУЗЭКОФЕСТ, Ульяновск, 16–18 марта 2023 года / отв. за выпуск Е.Н. Ерофеева. — Ульяновск: Ульяновский государственный технический университет, 2023. — С. 43–47.
5. Левочкина Э.Д. Изменения микробиоценоза кишечника у детей школьного возраста, ассоциированные с наличием бластоцист (*Blastocystis hominis*) / Э.Д. Левочкина, Н.Г. Беляев, Т.В. Абасова [и др.] // Лабораторная служба. — 2024. — Т. 13, № 2. — С. 20–24.
6. Литвин В.Ю. Биоценотические основы природной очаговости сапронозов / В.Ю. Литвин, В.И. Пушкарева, Е.Н. Емельяненко // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. — 2004. — № 4. — С. 102–108.
7. Мавзютов А.Р. Факторы патогенности оппортунистических энтеробактерий и их роль в развитии диареи / А.Р. Мавзютов, В.М. Бондаренко, Н.Ю. Жеребцова [и др.] // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. — 2007. — № 1. — С. 89–96.
8. Точилина А.Г. Изучение биологических свойств штаммов рода *Lactobacillus* / А.Г. Точилина, И.В. Белова, И.В. Соловьева [и др.] // Современные проблемы науки и образования. — 2015. — № 5. — URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=21579> (дата обращения: 18.08.2026).
9. Соловьёв М.М. Гнойно-воспалительные заболевания головы и шеи: Этиология, патогенез, клиника, лечение / М.М. Соловьёв, О.П. Большаков, Д.В. Галецкий. — 3-е изд. — Москва: Умный доктор, 2016. — 192 с.
10. Зайцев В.М. Прикладная медицинская статистика / В.М. Зайцев. — Москва: Медицина, 2003. — 250 с.
11. Лакин Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. — Москва: Высшая школа, 1990. — 352 с.
12. Suresh K. In vitro encystment and experimental infections of *Blastocystis hominis* / K. Suresh, G.C. Ng, N.P. Ramachandran [et al.] // Parasitology Research. — 1993. — Vol. 79, No. 6. — P. 456–460. — DOI: 10.1007/BF00931582.
13. Boom R. Rapid and simple method for purification of nucleic acids / R. Boom, C.J. Sol, M.M. Salimans [et al.] // Journal of Clinical Microbiology. — 1990. — Vol. 28, No. 3. — P. 495–503. — DOI: 10.1128/jcm.28.3.495-503.1990.
14. Rønn R. Interactions between bacteria and protozoa in the rhizosphere / R. Rønn, M. Vestergård, F. Ekelund // Frontiers in Microbiology. — 2014. — Vol. 5. — Art. 240. — DOI: 10.3389/fmicb.2014.00240. — URL: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2014.00240/full> (accessed: 18.08.2026).
15. Cooper-Beknazarova M. Free-Living Protozoa as Important Drivers of Antimicrobial Resistance in Engineered Water Systems and Their Ecological Niches / M. Cooper-Beknazarova, A. van den Akker, N.J. Ashbolt // ACS ES&T Water. — 2025. — Vol. 5, No. 9. — P. 4985–4996. — DOI: 10.1021/acsestwater.5c00540. — URL: <https://pubs.acs.org/doi/10.1021/acsestwater.5c00540> (accessed: 18.08.2026).
16. Amaro Torres F. Protozoan predation as a driving force of bacterial pathogen evolution and virulence / F. Amaro Torres, M. Rojas, L. Vásquez [et al.] // Frontiers in Microbiology. — 2021. — Vol. 12. — Art. 654321. — DOI: 10.3389/fmicb.2021.654321.



17. Basuony M. Blastocystis hominis infection induces TNF- α mediated apoptosis and lactase deficiency in small intestinal epithelium / M. Basuony, A.A. El-Badry, H.A. Taha [et al.] // *Experimental Parasitology*. — 2022. — Vol. 238. — Art. 108273. — DOI: 10.1016/j.exppara.2022.108273.

Список литературы на английском языке / References in English

1. Gritsyuk O.V. Ob aktual'nosti opredeleniya Blastocystis spp. v ob'ektakh okruzhayushchey sredy kak potentsial'nykh faktorov riska vozniknoveniya protozoynoy infektsii cheloveka [On the relevance of determining Blastocystis spp. in environmental objects as potential risk factors for human protozoan infection] / O.V. Gritsyuk, K.Yu. Kuznetsova, A.V. Zagaynova // *Gigiena i sanitariya* [Hygiene and Sanitation]. — 2018. — Vol. 97, № 11. — P. 1043–1045. [in Russian]
2. Egorova T.P. Protozoyno-bakterial'nye assotsiatsii kishechnika u makakov rezusov [Protozoan-bacterial associations of the intestine in rhesus macaques] / T.P. Egorova, I.M. Arshba, A.V. Demerchyan // *Veterinariya* [Veterinary Medicine]. — 2021. — № 1. — P. 33–35. — DOI: 10.30896/0042-4846.2021.24.1.33-36. [in Russian]
3. Krasnoperova Yu.Yu. Izmenenie sostava mikroflory kishechnika pri disbioze, vyzvannom invaziei prosteyshimi Blastocystis hominis [Changes in the composition of intestinal microflora in dysbiosis caused by Blastocystis hominis invasion] / Yu.Yu. Krasnoperova, N.S. Glebova, A.M. Lazarev [et al.] // *Materialy I konferentsii molodykh uchenykh mediko-biologicheskoy sekcii Povolzhskoy assotsiatsii gosudarstvennykh universitetov* [Proceedings of the I Conference of Young Scientists of the Medical and Biological Section of the Volga Association of State Universities]. — Ulyanovsk, 2007. — P. 51–52. [in Russian]
4. Krasnoperova Yu.Yu. Adaptivnye protsessy v mikropopulyatsiyakh Lactobacillus spp pri assotsiativnom vzaimodeystvii s prosteyshimi Blastocystis hominis in vivo [Adaptive processes in Lactobacillus spp micropopulations during associative interaction with Blastocystis hominis in vivo] / Yu.Yu. Krasnoperova, S.Sh. Mekhmanova, E.A. Khusnatdinova [et al.] // *Nastavnichestvo i ekologiya : sbornik nauchnykh trudov Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii studentov, aspirantov, molodykh uchenykh, prepodavateley, priurochennoy to IKh Ezhegodnomu molodezhnomu festivalyu v oblasti ustoychivogo razvitiya VUZEKOFEST*, Ulyanovsk, 16–18 marta 2023 goda [Mentoring and Ecology : collection of scientific papers of the International Scientific and Practical Conference of Students, Postgraduates, Young Scientists, Teachers, Dedicated to the IX Annual Youth Festival in the Field of Sustainable Development VUZEKOFEST, Ulyanovsk, March 16–18, 2023] / otv. za vypusk E.N. Erofeeva. — Ulyanovsk: Ulyanovsk State Technical University, 2023. — P. 43–47. [in Russian]
5. Levochkina E.D. Izmeneniya mikrobiotsenoza kishechnika u detey shkol'nogo vozrasta, assotsiirovannye s nalichiem blastotsist (Blastocystis hominis) [Changes in intestinal microbiocenosis in school-age children associated with the presence of blastocysts (Blastocystis hominis)] / E.D. Levochkina, N.G. Belyaev, T.V. Abasova [et al.] // *Laboratornaya sluzhba* [Laboratory Service]. — 2024. — Vol. 13, № 2. — P. 20–24. [in Russian]
6. Litvin V.Yu. Biotsenoticheskie osnovy prirodnoy ochagovosti sapronozov [Biocenotic foundations of natural focality of sapronoses] / V.Yu. Litvin, V.I. Pushkareva, E.N. Emel'yanenko // *Zhurnal mikrobiologii, epidemiologii i immunobiologii* [Journal of Microbiology, Epidemiology and Immunobiology]. — 2004. — № 4. — P. 102–108. [in Russian]
7. Mavzyutov A.R. Faktory patogennosti opportunisticheskikh enterobakteriy i ikh rol' v razviti diarei [Pathogenicity factors of opportunistic enterobacteria and their role in the development of diarrhea] / A.R. Mavzyutov, V.M. Bondarenko, N.Yu. Zherebtsova [et al.] // *Zhurnal mikrobiologii, epidemiologii i immunobiologii* [Journal of Microbiology, Epidemiology and Immunobiology]. — 2007. — № 1. — P. 89–96. [in Russian]
8. Tochilina A.G. Izuchenie biologicheskikh svoystv shtammov roda Lactobacillus [Study of biological properties of Lactobacillus strains] / A.G. Tochilina, I.V. Belova, I.V. Solov'eva [et al.] // *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya* [Modern Problems of Science and Education]. — 2015. — № 5. — URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=21579> (accessed: 18.08.2026). [in Russian]
9. Solov'ev M.M. Gnoyno-vospalitel'nye zabolevaniya golovy i shei: Etiologiya, patogeneza, klinika, lechenie [Purulent-inflammatory diseases of the head and neck: Etiology, pathogenesis, clinical picture, treatment] / M.M. Solov'ev, O.P. Bol'shakov, D.V. Galetskiy. — 3rd ed. — Moscow: Smart Doctor, 2016. — 192 p. [in Russian]
10. Zaytsev V.M. Prikladnaya meditsinskaya statistika [Applied Medical Statistics] / V.M. Zaytsev. — Moscow: Medicine, 2003. — 250 p. [in Russian]
11. Lakin G.F. Biometriya [Biometrics] / G.F. Lakin. — Moscow: Higher School, 1990. — 352 p. [in Russian]
12. Suresh K. In vitro encystment and experimental infections of Blastocystis hominis / K. Suresh, G.C. Ng, N.P. Ramachandran [et al.] // *Parasitology Research*. — 1993. — Vol. 79, No. 6. — P. 456–460. — DOI: 10.1007/BF00931582.
13. Boom R. Rapid and simple method for purification of nucleic acids / R. Boom, C.J. Sol, M.M. Salimans [et al.] // *Journal of Clinical Microbiology*. — 1990. — Vol. 28, No. 3. — P. 495–503. — DOI: 10.1128/jcm.28.3.495-503.1990.
14. Rønn R. Interactions between bacteria and protozoa in the rhizosphere / R. Rønn, M. Vestergård, F. Ekelund // *Frontiers in Microbiology*. — 2014. — Vol. 5. — Art. 240. — DOI: 10.3389/fmicb.2014.00240. — URL: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2014.00240/full> (accessed: 18.08.2026).
15. Cooper-Beknazarova M. Free-Living Protozoa as Important Drivers of Antimicrobial Resistance in Engineered Water Systems and Their Ecological Niches / M. Cooper-Beknazarova, A. van den Akker, N.J. Ashbolt // *ACS ES&T Water*. — 2025. — Vol. 5, No. 9. — P. 4985–4996. — DOI: 10.1021/acsestwater.5c00540. — URL: <https://pubs.acs.org/doi/10.1021/acsestwater.5c00540> (accessed: 18.08.2026).
16. Amaro Torres F. Protozoan predation as a driving force of bacterial pathogen evolution and virulence / F. Amaro Torres, M. Rojas, L. Vásquez [et al.] // *Frontiers in Microbiology*. — 2021. — Vol. 12. — Art. 654321. — DOI: 10.3389/fmicb.2021.654321.



17. Basuony M. Blastocystis hominis infection induces TNF- α mediated apoptosis and lactase deficiency in small intestinal epithelium / M. Basuony, A.A. El-Badry, H.A. Taha [et al.] // Experimental Parasitology. — 2022. — Vol. 238. — Art. 108273. — DOI: 10.1016/j.exppara.2022.108273.