

Ю. И. ПОЛЯНСКИЙ и Е. М. ХЕЙСИН

НЕКОТОРЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ НАД РАЗВИТИЕМ *BABESIELLA BOVIS* В КЛЕЩЕ-ПЕРЕНОСЧИКЕ

Роль клещей в распространении пироплазмозов домашних животных была выяснена еще в конце прошлого столетия (Smith и. Kilbogne, 1893). В дальнейшем многими исследователями была установлена трансовариальная передача возбудителя и способность личинок, нимф и взрослых клещей в процессе кровососания заражать позвоночного хозяина. Но несмотря на усилия многих исследователей, цикл развития пироплазмид в организме клещей остается и до настоящего момента еще очень плохо изученным. Имеющиеся по данному вопросу исследования крайне противоречивы.

Первые работы по циклу развития *Babesia bigemina* в организме клещей *Margaropus australis*, *Rhipicephalus evertsi* и *Hyalomma aegyptium* принадлежат Р. Коху (Koch, 1906), который описал звездчатые и булабовидные формы паразитов в кишечнике клеща. В дальнейшем цикл развития *B. bigemina* в разных видах клещей исследовали Е. Деннис (Dennis, 1932), П. Регенданц (Regendanz, 1936) и другие. Они наблюдали разные стадии развития паразита в кишечнике и в яйцевых клетках самок *Margaropus annulatus* и *Boophilus microplus*, а также в разных тканях личинок, вышедших из яиц, отложенных зараженными самками.

С. Христоферс (Christophers, 1907), П. Регенданц и Е. Рейхенов (Regendanz и. Reichenow, 1932, 1933), Х. Шорт (Shortt, 1936), Э. Брумпт (Brumpt, 1937) и другие изучали развитие *Babesia canis* в клещах *Rhipicephalus sanguineus*, *Dermacentor reticulatus*.

Е. М. Марциновский и А. В. Белицер (1908), А. А. Цапрун (1940, 1941, 1952, 1954), К. М. Шепелев (1942), И. В. Абрамов (1955) с разной степенью подробности изучали цикл развития *Piroplasma caballi* в клещах *Dermacentor reticulatus*, *D. pictus*, *D. marginatus*, *Hyalomma plumbeum*.

И. В. Абрамов (1952), А. А. Цапрун (1954) исследовали развитие *Nuttalia* в клещах *Dermacentor marginatus*, *Hyalomma scupense*. А. А. Марков и В. И. Курчатов (1940), И. В. Абрамов и Н. И. Степанова (1952), А. А. Цапрун (1952, 1954) изучали цикл *Babesiella bovis* в клещах *Rhipicephalus bursa*. В. Г. Петров (1938, 1939, 1949) описывает разные стадии цикла развития *B. bovis* в клещах *Ixodes ricinus*. Он обнаружил овальные, округлые, амебовидные, грушевидные и булабовидные формы бабезиелл в кишечнике самок *I. ricinus*, которые пили кровь зараженных животных. В яйцах, отложенных такими самками, были найдены грушевидные тельца со жгутиками (?), крупные формы разной величины (споробласты) и булабовидные стадии. В слюнных

железах личинок и нимф В. Г. Петров нашел паразитов овальной и грушевидной формы.

Нет сомнения в том, что перечисленные выше исследователи видели в клещах отдельные стадии развития пироплазмид. Однако наряду с действительными паразитами некоторые авторы вероятно принимали за пироплазмид симбиотические бактерии и грибки, а также, возможно, свободные клеточные элементы из гемолимфы клеща. Описывая все эти образования, как стадии развития пироплазмид наряду с действительными паразитами, исследователи иногда довольно произвольно, исходя из предвзятого мнения о споровой природе паразита, представляли себе их жизненный цикл. Многие авторы старались найти и описывали в клещах шизогонию, микро- и макрогаметы, копуляцию гамет, образование зиготы и ооцисты и даже формирование спорозоитов в них (Деннис, 1932, Цапрун, 1941, 1942, и др.). Некоторые исследователи не принимали, однако, найденные ими стадии развития пироплазмид в клеще за отдельные этапы жизненного цикла споровика и усматривали у пироплазмид только агамное размножение (Регенданц и Рейхенов, 1932, и др.).

Таким образом, до сих пор нет еще единого мнения в отношении понимания отдельных стадий цикла пироплазмид. А между тем правильная трактовка разных стадий развития паразита в организме клещей, без предвзятого мнения о природе самих возбудителей, имеет первостепенное значение не только для расшифровки всего жизненного цикла пироплазмид, но и для решения вопроса о положении этих организмов в системе простейших.

В нашем исследовании цикла развития *Babesiella bovis* мы останавливаемся лишь на изучении стадий развития паразита в самках клещей *Ixodes ricinus*, сосавших кровь экспериментально зараженных коров, а также в яйцах, отложенных такими самками. Развитие паразита в личинках и нимфах нами не изучалось.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Взрослые клещи *I. ricinus* собирались в южной Карелии, в местностях, где бабезиеллез не наблюдался в течение ряда лет. Голодные самки клещей подсаживались на зараженных коров либо в тот же день, когда коровам вводилась кровь от больного животного, либо за один-два дня до заражения. Последний метод подсадки клещей на экспериментально зараженную корову имел то преимущество, что период наиболее интенсивного сосания клещей (с 6-го на 7-й день) совпадал с максимальным количеством бабезиелл в периферической крови. При одновременной подсадке клещей и заражении коровы максимальное количество паразитов в крови появлялось раньше, чем клещи достигали полного насыщения. У таких клещей мы обычно не находили паразитов, в то время как у другой группы бабезиеллы всегда обнаруживались, хотя и в незначительном количестве. Ненахождение бабезиелл у клещей, снятых с зараженного животного в первые 5—6 дней сосания, объясняется, вероятно, тем, что в первый период (до 6 дней) сосания крови у клещей происходит интенсивное пищеварение (Lies, 1952, Балашов, 1954, Хейсин и Лаврененко, 1956) и попавшие с кровью бабезиеллы в это время, по-видимому, полностью перевариваются. Во второй период сосания (в ночь с 6-го на 7-й день), когда клещи поглощают наибольшее количество крови и пищеварение протекает менее интенсивно, в кишечнике клеща создаются благоприятные условия для выживания части бабезиелл и их дальнейшего развития.

Всего на зараженных коровах была накормлена 121 самка *I. ricinus*. Во время кормления клещей больным коровам не вводилось никаких специфических лекарственных веществ. Сытые самки клещей, снятые с зараженных коров, вскрывались через 2—3, 24, 48, 72, 96, 120, 144, 160 часов. До вскрытия клещи находились в увлажненных пробирках при температуре 18—20°. Из какого-либо участка кишечника и из гемолимфы готовились сухие или влажные мазки. Первые фиксировались метиловым спиртом, вторые смесью Шаудинна. Мазки окрашивались по Романовскому-Гимза и азур-II-эозином по Нохт-Максиму. Для изучения паразитов на срезах мы фиксировали внутренние органы клещей смесью Нелли (Ценкер-формол), заливали их в целлоидин-парафин, готовили серии срезов в 5—7 μ толщиной и окрашивали их по Нохт-Максиму.

Коровы для экспериментального заражения были получены из Кемского района КАССР, где никогда не регистрировался бабезиеллез, так как этот район лежит значительно севернее границы распространения, как *I. ricinus*, так и *I. persulcatus*. Коровы заражались внутривенно или подкожно кровью, полученной от остро больного животного. Всего было заражено 6 коров, из них у трех в крови на 3—4-й день было обнаружено большое количество паразитов, численность которых к 6—7-му дню резко падала.

Часть самок клещей, накормленных на зараженных коровах, была оставлена для откладки яиц. Из отложенных яиц на 5-й, 12-й, 17-й и 31-й день были сделаны сухие и влажные мазки, фиксированные и окрашенные так же, как мазки из содержимого кишечника. В капле физиологического раствора раздавливались 10—15 яиц и из такой эмульсии на предметном стекле готовился мазок.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Через 2—3 часа после отпадения сытой самки *I. ricinus* от зараженной коровы в кишечнике клеща можно найти небольшое количество овальных, округлых или грушевидных телец, плазма которых окрашивается в голубой цвет, а ядра в фиолетово-красный (рис. 1). Размеры этих телец (1—2 $\times$ 0,5—0,8 μ), а также форма их полностью соответствуют различным формам бабезиелл из периферической крови рогатого скота. У грушевидных форм ядро всегда располагается у широкого конца, тогда как у овальных и округлых ядро может лежать в центре или у края клетки (рис. 1). Иногда нам встречались делящиеся формы (парно-грушевидные) наподобие того, как это наблюдается в периферической крови. Все эти тельца мы считаем возможным идентифицировать с *Babesiella bovis*.

Количество овальных, округлых и грушевидных бабезиелл в кишечнике клеща даже через 2—3 часа после снятия с зараженного животного оказывается во много раз меньше, чем в крови позвоночного хозяина в момент сосания клеща. Вероятно, значительное большинство бабезиелл в кишечнике клеща переваривается, и лишь немногие продолжают развитие. В просвете кишечника грушевидные и овальные стадии бабезиелл сохраняются до 72 часов.

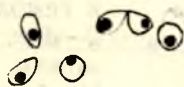


Рис. 1. Бабезиеллы из кишечника самки *Ixodes ricinus* через 2—3 часа после окончания кровососания. Об. имм. 90х, ок. 15х.

В последующие сроки в кишечнике никаких образований, которые можно было бы сравнить с эндоглобулярными стадиями бабезиелл, обнаружить не удастся.

На 2-й или 3-й день в гемолимфе встречаются внеклеточно овальные, округлые или грушевидные тельца (рис. 2), сходные с теми, которые обнаруживались нами в кишечнике. Среди них были как одно-, так и многоядерные формы. У грушевидных стадий нередко

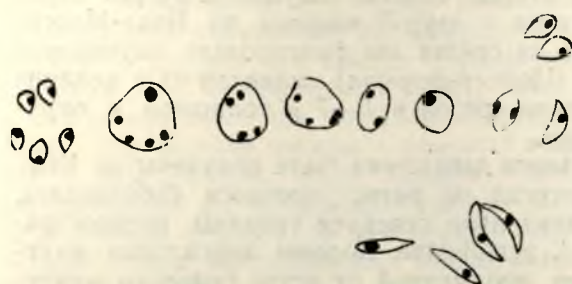


Рис. 2. Бабезиеллы из гемолимфы самки *Ixodes ricinus*. Овальные и грушевидные стадии и шизогония. Ув. как на рис. 1.

два ядра располагаются по бокам расширенной части паразита (рис. 2). Эти стадии можно признать за делящиеся формы. Боковое положение ядер и нахождение иногда двух одноядерных грушевидных форм рядом друг с другом позволяет предположить, что грушевидные тельца делятся продольно. Кроме продольного деления на две

клетки, мы наблюдали картины, которые можно расценивать, как шизогонию (рис. 2). Шизонты имеют круглую или овальную форму, диаметр их 2—3 μ . В них удается наблюдать от одного до шести ядер, расположенных ближе к периферии. Несколько раз мы видели на препаратах 5—6 рядом лежащих грушевидных одноядерных телец, размером около 1 μ (рис. 2). Положение и форма этих образований позволяет считать их за распавшийся шизонт. Такие стадии мы наблюдали в гемолимфе через 96—168 часов после снятия клещей с зараженной коровы.

Каких-либо стадий, которые можно было бы истолковать как половые процессы споровиков, мы не могли обнаружить ни на мазках, ни на срезах зараженных самок клещей.

В яйцах *I. ricinus*, инкубированных при комнатной температуре от 5 до 17 дней мы обнаружили округлые тельца, а также яйцевидные с расширением на одном полюсе, где расположено ядро (рис. 3). Последние с известным правом можно назвать также булавовидными или грушевидными. Все эти стадии развития бабезиелл в яйцах обнаруживают полное сходство как по размерам,

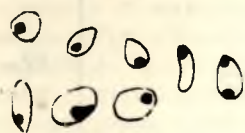


Рис. 3. Бабезиеллы из яиц *Ixodes ricinus*. Ув. как на рис. 1.

так и по форме со стадиями развития *B. bovis* в гемолимфе клеща. Размеры их не превышают 2—3 μ . В цитоплазме некоторых экземпляров можно было заметить небольшую вакуоль. Наибольшее количество таких телец, которые мы считаем возможным принять за стадии развития *B. bovis*, наблюдалось в яйцах на 6—12-й день после их откладки. На 30-й день развития яиц при температуре 16—18° соответствующих стадий развития нам найти не удалось.

Нахождение делящихся форм и стадий шизогонии в яйцах клещей свидетельствует о том, что бабезиеллы в этих условиях продолжают размножаться так же, как и в тканях взрослых клещей.

В мазках, сделанных из яиц, отложенных контрольными самками, т. е. такими, которые заведомо не были заражены бабезиеллами, мы

ни разу не обнаружили каких-либо телец, которые могли быть приняты за стадии развития паразита. Мы считаем тем не менее необходимым обратить внимание на некоторые образования, встречаемые в клещах, которые при не критическом подходе легко могут быть приняты за разные стадии развития пироплазмид. В различных насекомых (Buchner, 1930, Steinhaus, 1949), а также и в клещах (Mudrow, 1932) были описаны в качестве симбионтов некоторые бактерии и дрожжеподобные образования, размножающиеся во внутренних органах хозяина и передающиеся новым поколениям через яйца. В гемолимфе и в овочитах клещей, так же как и в мазках из отложенных яиц, мы находили иногда в значительном количестве полудунные образования различной величины, представляющие собою оидии каких-то грибов; в некоторых случаях можно было видеть даже мицелии от проросших оидиев. В центре такого оидия всегда заметно крупное ядро и по краям две вакуоли. На периферии ясно выделяется оболочка (рис. 4).

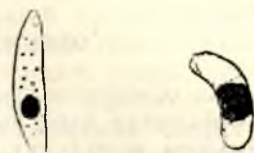


Рис. 4. Дрожжеподобные образования из гемолимфы клеща, которые могут быть приняты за бабезиеллы. Ув. как на рис. 1.

Размеры таких оидий достигают 5—7 μ . По Романовскому-Гимза ядро у них красится в темно-фиолетовый цвет, а цитоплазма в светло-голубой. Эти формы нетрудно отличить от бабезиелл. Однако на мазках из яиц, отложенных тремя самками клещей (из них одна контрольная), мы встречали также тельца веретенообразной формы, длиною от 2 до 8 μ и шириною 1—2 μ , с центрально расположенным крупным ядром (рис. 5). Нередко встречались вытянутые тельца, закругленные на обоих концах (рис. 5). Цитоплазма их красится в сине-фиолетовый цвет, а ядра в красный цвет. Эти формы очень похожи на веретеновидные, булавовидные и ланцетовидные формы пироплазмид, отмеченные многими авторами, в том числе и В. Г. Петровым (1949) для *B. bovis*, как стадии развития паразита. Особенно в большом количестве мы встречали эти образования на мазках там, где обнаруживался мицелий (рис. 5). Можно было видеть картины распада мицелия на веретеновидные или ланцетовидные тельца, содержащие одно или два ядра. Однако несмотря на чрезвычайно большое сходство некоторых из таких телец с бабезиеллами, мы не считали возможным их идентифицировать, так как происхождение таких телец из мицелия с определенностью говорит за их непROTOZOЙНУЮ природу.

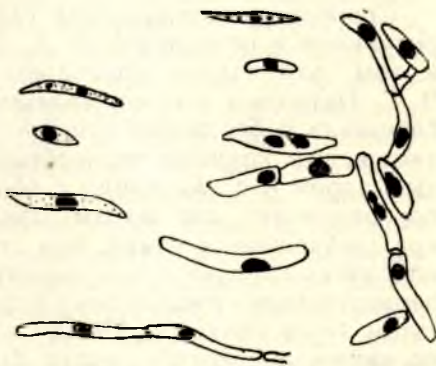


Рис. 5. Дрожжеподобные образования из яиц клеща. Ув. как на рис. 1.

В некоторых клещах встречались очень мелкие (до 1 μ) грушевидные образования без ядра, напоминающие соответствующие формы бабезиелл. Среди них мы находим даже парногрушевидные стадии, внешне похожие на бабезиелл. Эти тельца представляют собою либо бактерии, либо дрожжеподобные симбионты, описанные у некоторых насекомых (Buchner, 1930), с которыми эти тельца имеют наибольшее сходство. Вероятно, аналогичные дрожжеподобные организмы были

приняты Е. Деннисом (1932) за некоторые стадии развития *B. bigemina* (см. его рисунок 51).

В гемолимфе клещей, помимо симбионтов, встречаются круглые клетки диаметром около 5 μ с несколькими мелкими ядрами. Эти клетки легко могут быть приняты за шизонтов бабезиелл, но отличаются от последних значительной базофилией протоплазмы, большой вариабельностью размеров и нахождением в гемолимфе не только зараженных, но и контрольных клещей.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

На основании проведенных нами наблюдений над развитием *B. bovis* в организме взрослых клещей и в яйцах, отложенных зараженными самками, начальную часть жизненного цикла бабезиелл в переносчике мы представляем себе следующим образом.

Грушевидные, овальные, округлые и амебовидные стадии развития бабезиелл из крови позвоночного хозяина в кишечнике самки клеща освобождаются из эритроцита и проникают через эпителий кишечника сначала в гемолимфу, а затем часть из них попадает в овоциты, а часть, вероятно, в различные другие ткани клеща. Во внутренних органах клеща бабезиеллы претерпевают размножение либо делением на два, либо путем шизогонии с образованием небольшого числа ядер (по нашим наблюдениям не более шести) в зрелом шизонте. Делящиеся стадии паразита сохраняют овальную, округлую или грушевидную форму, в общем сходную с эндоглобулярными стадиями паразита, тогда как шизонты становятся округлыми и достигают 3—4 μ в диаметре. Такие стадии в крови позвоночного не встречаются. В гемолимфе стадии размножения паразита располагаются внеклеточно. В овоцитах бабезиеллы продолжают бесполое размножение обоими способами. Этот процесс осуществляется также и в отложенных яйцах клеща.

Сравнивая виденные нами стадии развития бабезиелл с некоторыми рисунками и описаниями В. Г. Петрова (1939, 1949), мы убеждаемся в том, что стадии продольного деления и шизогонии, отмеченные В. Г. Петровым и нами, являются наиболее характерными в развитии бабезиелл и бесспорно существующими. В то же время нам представляется, что крупные червеобразные формы (6—8 μ) с темно-фиолетовым ядром и с вакуолями с обеих сторон от ядра, которые В. Г. Петров описывает, как зиготы, представляют собою скорее оидии грибов (найденные и нами), чем стадии развития бабезиелл. В. Г. Петров описывает слияние грушевидных форм (гаметоцитов) в зиготу, считая парнолежащие грушевидные формы и округлые с двумя ядрами результатом этого процесса. Между тем эти стадии, как мы могли судить по нашим препаратам, могут быть истолкованы правильнее как стадии продольного деления и как начальный процесс шизогонии.

Никаких образований, которые можно было бы с достоверностью принять за оокинету, или неподвижную зиготу, или ооцисту, как это имеет место у различных споровиков, у бабезиелл мы не наблюдали. Судя по рисункам В. Г. Петрова этот автор также не наблюдал половые процессы у бабезиелл. Нам кажется совершенно не доказанным и мало вероятным предполагаемый В. Г. Петровым цикл развития бабезиелл с копуляцией изогамет в кишечнике клеща, образованием червеобразной (булавовидной или серповидной) зиготы размером 6—8 μ , проникающей в яйца клеща и в дальнейшем округляющейся и претерпевающей множественные деления ядра (Петров, 1949, стр. 101).

Действительно, если только в кишечнике клеща происходит копуляция гамет, а зигота проходит через его стенку и проникает в яйцевые клетки, то что же представляют собою найденные В. Г. Петровым в яйцах грушевидные, ланцетовидные (1—2 μ), парноланцетовидные (2—3 μ) и округлые (1—2 μ) формы паразита? Несомненно, это стадии бесполого размножения бабезиелл, тогда как „зигота“ (как называет ее В. Г. Петров) скорее всего представляет собою образование, не имеющее отношения к паразиту. В какое место цикла следует вставить найденные В. Г. Петровым в яйцах клещей грушевидные формы со жгутиками (?) остается совершенно неясным. Таким образом, наиболее правильно, как нам кажется, рассматривать разные стадии бабезиелл в организме клеща, как стадии агамного размножения без всякого полового процесса. Только агамное размножение свойственно, вероятно, и *B. canis* (Регенданц, 1936; Регенданц и Рейхенов, 1932, 1933; Шорт, 1936).

Е. Рейхенов (1935) сомневается в правильности наблюдаемых Е. Деннисом (1933) картин полового процесса у *B. bigemina*.

По исследованиям И. В. Абрамова (1955) *Piroplasma caballi* размножается в организме клеща только путем „поперечного и продольного деления особей, почкованием, множественным делением одного шизонта на большое количество округлых, угловатых форм или 2—4 (реже большее количество) особей сигароподобных форм“. О половом процессе этот автор не пишет. В то же время А. А. Цапрун (1952, 1954) следующим образом описывает половой процесс в цикле развития *P. caballi*. В кишечник клеща с кровью поступают микромерозоиты, большая часть которых погибает, а оставшиеся проникают в эпителиальные клетки кишечника, округляются и превращаются в крупных шизонтов, которые формируют макромерозоитов. Такой процесс шизогонии в эпителии кишечника может повторяться. „Некоторые из макромерозоитов перед половым процессом временно соединяются попарно“. Из них в дальнейшем, „по-видимому, образуются макро- и микрогаметоциты“. Микрогаметоцит образует на поверхности микрогаметы, „по-видимому“ снабженные двумя жгутами. Макрогаметоцит округлой формы с „шариками запасного материала“ в цитоплазме. После оплодотворения образуется ооциста, в которой формируется два спорозоиота. Не проследив дальнейшую судьбу спорозоитов, Цапрун предполагает, что спорозоиты внедряются в эпителиальные клетки кишечника, превращаются в шизонтов и образуют макромерозоиты, которые проникают в яйцевые клетки. Они вновь образуют шизонты, которые распадаются на мелкие мерозоиты, увеличивающиеся в размерах и „по-видимому“ инцистирующиеся. Дальнейшее „полноценное развитие происходит в слюнных железах взрослых клещей...“ После начала сосания крови из цист начинают выходить макромерозоиты, которые снова превращаются в крупно- и мелкоядерных шизонтов. Крупноядерные дают начало новым шизонтам, а мелкоядерные — грушевидным микромерозоитам, представляющим собою заражающую стадию.

Такой цикл развития не укладывается и даже не приближается ни к одной из известных форм жизненных циклов споровиков или других простейших. Он представляется нам не только сомнительным и недоказанным, но и мало правдоподобным, тем более, что автор не снабжает свои работы по описанию цикла какими-либо иллюстрациями, по которым можно было бы судить, что именно он принимает за ту или иную стадию пироплазмы. Все данные Цапруна требуют самой тщательной проверки, и нам представляется мало вероятным, чтобы описанный им цикл развития *P. caballi* реально имел место.

Таким образом, наличие полового процесса не только у *Babesiella bovis*, но и у других видов пироплазмид, не может считаться доказанным. Во всяком случае половое размножение спорозойного типа с достоверностью ни одним из авторов не наблюдалось. Поэтому по меньшей мере преждевременно считать пироплазмид за гемоспоридий, с которыми они имеют лишь то сходство, что в позвоночном хозяине локализуются в эритроцитах (или на их поверхности). В то время как настоящие гемоспоридии (их агамонты) размножаются в крови позвоночного циклично путем шизогонии, пироплазмиды размножаются продольным делением, не обнаруживая при этом какой-либо цикличности в смене форм. Этот факт лишний раз свидетельствует о том, что пироплазмиды не являются споровиками. Продольное деление и шизогония, наблюдаемые у бабезиелл в клещах, также не свойственны споровикам, а являются скорее признаком жгутиконосцев или саркодовых. Аналогичный процесс размножения наблюдается у некоторых трипанозомид (*Trypanosoma cruzi* и другие). Точка зрения А. А. Цапуна (1954), предполагающая наличие „филогенетической связи с грегаринами“ у *Piroplasma caballi* на основании временного соединения „макромерозоитов“ попарно перед половым процессом, ничего общего не имеющей с соединением гамонтов и образованием гамонтоцисты у грегарин, — лишена каких-либо фактических и логических оснований.

Признание пироплазмид группой, примыкающей к жгутиконосцам, затрудняет их узкая специфичность в отношении развития системы паразит — хозяин, не свойственная обычно кровяным жгутиконосцам, а характерная для многих споровиков. Однако данная особенность могла возникнуть, как вторичное приспособление. Не доказано также наличие у пироплазмид кинетиды, что также говорит против их принадлежности к жгутиковым, хотя некоторые авторы (Деннис, 1932) описывали у них ризопласт, это отнюдь нельзя считать окончательно установленным.

Продольное деление пироплазмид в организме позвоночного и беспозвоночного хозяина, шизогония в организме клеща, отсутствие полового процесса, характерного для споровиков, отсутствие цикличности при агамном размножении паразита в крови позвоночного позволяют нам все же считать, что в системе пироплазмиды ближе всего стоят к классу жгутиконосцев или саркодовых. Этот вопрос, однако, еще не может считаться окончательно решенным.

ВЫВОДЫ

1. Размножение *Babesiella bovis* в тканях клеща происходит делением надвое или множественным (шизогония).

2. Стадий полового процесса и спорогонии не наблюдалось, это дает основание предполагать, что единственной формой размножения *B. bovis* в клеще является бесполое размножение.

3. В отложениях и развивающихся яйцах зараженных клещей обнаружены формы *B. bovis*, напоминающие таковые из тканей насосавшихся самок.

4. В строении и жизненном цикле *B. bovis* отсутствуют какие-либо признаки (кроме паразитизма в эритроцитах и узкой специфичности), которые позволили бы сближать их с гемоспоридиями или другими Sporozoa.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов И. В. и Степанова Н. И. 1952. Обнаружение гемоспоридий в яйцах клещей *Rhipicephalus bursa*. Труды Всесоюзного ин-та эксперим. ветеринарии. Т. 19. Вып. 2.
- Абрамов И. В. 1955. О длительности сохранения возбудителя пироплазмоза лошадей (*Piroplasma caballi*) в клещах *Hyalomma plumbeum* Panzer, 1795. „Ветеринария“, № 3.
- Балашов Ю. С. 1954. Особенности суточного ритма отпадения насосавшихся самок *Ixodes persulcatus* P. Sch. с коров. ДАН СССР. Т. 98 № 2.
- Марков А. А. и Курчатова В. И. 1940. Исследования по сохраняемости *Babesiella bovis* в клещах-переносчиках. „Сов. ветеринария“, № 1.
- Марциновский Е. М. и Белицер А. В. 1908. О развитии пироплазм лошади в теле клеща. „Вестник общ. ветеринарии“, № 10.
- Петров В. Г. 1938. Развитие *Babesiella bovis* в клещах *Ixodes ricinus* L. „Сов. ветеринария“, № 3.
- Петров В. Г. 1939. К вопросу о развитии *Babesiella bovis* в организме клеща *Ixodes ricinus* L. Труды Ленингр. пироплазмозной станции. Вып. 1.
- Петров В. Г. 1949. Развитие возбудителя бабезиеллеза (*Babesiella bovis* Babes, 1888) в клещах рода *Ixodes*. Канд. дисс. ЛГУ. Л.
- Хейсин Е. М. и Лаврененко Л. Е. 1956. Продолжительность сосания крови и суточный ритм отпадения самок *Ixodes ricinus* L. Зоол. журн. Т. 35. Вып. 3.
- Цапрун А. А. 1940. О формах развития *Piroplasma caballi* в клещах *Dermacentor*. Канд. дисс. ВИЭВ. М.
- Цапрун А. А. 1941. О формах развития *Piroplasma caballi* в клещах *Dermacentor*. „Ветеринария“, № 5.
- Цапрун А. А. 1952. Развитие возбудителей гемоспоридиозов лошадей в клещах-переносчиках. Труды Всесоюзного ин-та эксперим. ветеринарии. Т. 19. Вып. 2.
- Цапрун А. А. 1954. Клещи-иксодиды как среда обитания гемоспоридий и сопряженность развития отдельных стадий этих паразитов с метаморфозом клещей-хозяев. Сб. науч. работ Сиб. зон. науч.-исслед. вет. ин-та. V.
- Цапрун А. А. 1954. Результаты изучения развития возбудителя пироплазмоза лошадей в клещах-переносчиках. Там же, V.
- Шепелев К. М. 1942. О развитии *Piroplasma caballi* в организме клещей *Dermacentor marginatus*. „Ветеринария“, № 3.
- Briumpt E. 1937. Cycle évolutif de *Piroplasma canis* chez les Ixodines. C. R. Soc. Biol. Paris. 124.
- Buchner P. 1930. Tier und Pflanze in Symbiose, Borntraeger, Berlin.
- Christophers S. 1907. *Piroplasma canis* and its life cycle in the tick. Sci. Mem. by Officers of Med. and Sanit. Dep. Gov. of India, 29.
- Dennis E. 1932. The life-cycle of *Babesia bigemina* (Smith and Kilbourne) of Texas Cattle-Fever in the tick *Margaropus annulatus* (Say) with notes on the embryology of *Margaropus*. Univ. of Calif. Publ. in Zoology 36, 11.
- Koch R. 1906. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Piroplasmen. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. 54.
- Lees A. 1952. The role of cuticle growth in the feeding process of ticks. Pros. Zool. Soc. London. 121, IV.
- Mudrow E. 1932. Über die intracellulären Symbionten der Zecken. Zeitschr. f. Parasit.
- Regendanz P. 1936. Über den Entwicklungsgang von *Babesia bigemina* in der Zecke *Boophilus microplus*. Zbl. Bakter. I. Orig. 137.
- Regendanz P. u. Reichenow E. 1932. Beitrag zur Übertragungsweise von *Babesia canis* durch Zecken. Zbl. Bakter. I. Orig. 124.
- Regendanz P. u. Reichenow E. 1933. Die Entwicklung von *Babesia canis* in *Dermacentor reticulatus*. Arch. f. Protist 79. 1.
- Reichenow E. 1935. Übertragungsweise und Entwicklung der Piroplasmen. Zbl. Bakter. I. Orig. 135 1/3.
- Schorrt H. 1936. Life-history and morphology of *Babesia canis* in the dog-tick *Rhipicephalus sanguineus*. Indian L. med. Ras. 23.
- Smith T. a. Kilborne F. 1893. Investigations into the nature, causation and prevention of Texas or southern cattle fever. U. S. Dept. Agric. Bur. Anim. Indust. Bull. 1.
- Steinhaus E. 1949. Principles of Insect Pathology. N—J.