

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЗООГЕОГРАФИИ
И ФИЛОГЕНИИ PIROPLASMIDA

М. В. Крылов

Всесоюзный научно-исследовательский институт по болезням птиц, Ленинград

На основе материалов по мировой фауне пироплазмид проведен количественный и качественный анализ расселения этих паразитов по различным таксономическим группам хозяев и зоогеографическим областям. Наиболее многочисленная и разнообразная фауна пироплазмид обнаружена у парнокопытных, грызунов и плацентарных хищных. Больше число видов описано из Палеарктической и Эфиопской областей. В статье также разобраны вопросы, связанные с расшифровкой природы пироплазмид и происхождением кровепаразитизма у этой группы одноклеточных.

При изучении распространения пироплазмид, попытках отыскания основных закономерностей их расселения, равно как и при расшифровке происхождения этой группы одноклеточных животных встречается ряд трудностей, из которых, на наш взгляд, основными являются следующие. Частое несовпадение ареала пироплазмид и их позвоночных и беспозвоночных хозяев, что зависит от климатических условий и специфичности паразитов. Изменение ареала пироплазмид под влиянием деятельности человека, связанной с интродукцией животных и проведением противопироплазмидозных мероприятий (уничтожение клещей-переносчиков, иммунизация, химиофилактика позвоночных хозяев и т. д.).

Особенно серьезным тормозом в изучении рассматриваемых вопросов является крайняя скудость наших знаний о фауне пироплазмид и в качественном и в количественном отношении. Например, у млекопитающих, которых в настоящее время насчитывается около 3500 видов, описано лишь 214 видов пироплазмид. Можно думать, что их фауна у млекопитающих значительно богаче, так как пироплазмиды обладают достаточно строгой специфичностью. Если же учесть, что у одного вида млекопитающих может паразитировать не один вид пироплазмид, а несколько, то предполагаемое количество существующих, но не описанных до сих пор видов паразитов значительно увеличится.

Означает ли это, что попытка рассмотрения имеющихся материалов по расселению пироплазмид и их филогении преждевременна? На наш взгляд, нет. За 88 лет у позвоночных животных описано около 250 видов пироплазмид,¹ маловероятно, что в ближайшие 10—20 лет фауна этих одноклеточных будет изучена достаточно полно, и ждать этого по меньшей мере бессмысленно.

Очевидно, на ряд вопросов в настоящее время ответить невозможно. Нам представляется целесообразным показать хотя бы распределение известных видов пироплазмид по зоогеографическим областям и различным группам хозяев, а также, опираясь на имеющиеся знания, высказать некоторые соображения по их филогении.

¹ Широко распространенное мнение о том, что впервые паразит из отряда *Piroplasmida* *Babesia bovis* (= *Haematococcus bovis*) был обнаружен у крупного рогатого скота Бабешем (Babes, 1888), неверно, так как ранее Ланкестер (Lankester, 1882) из лягушки описал *Dactylosoma ranarum* (= *Drepanidium ranarum*).

Очевидно также, что рассмотрение интересующих нас вопросов следует проводить на пироплазмидах, паразитирующих у млекопитающих, так как из 250 известных видов пироплазмид 214 описаны у представителей этого класса позвоночных. Из 17 известных родов пироплазмид только три — *Babesia* (90 видов), *Nuttallia* (51) и *Theileria* (74) достаточно хорошо изучены, что также служит основанием для использования главным образом этих родов с целью анализа закономерностей расселения и происхождения паразитов из отряда *Piroplasmida*.

Фауну пироплазмид у большинства отрядов млекопитающих изучали примерно с одинаковой интенсивностью, что дает возможность проведения количественной и качественной оценки распространения пироплазмид между различными отрядами в пределах класса млекопитающих. При обсуждении этого вопроса мы будем рассматривать различные таксономические группы животных как среду обитания пироплазмид, среду обитания первого порядка в понимании Е. Н. Павловского (1934).

Количественный анализ фауны пироплазмид у различных отрядов млекопитающих показывает, что наибольшее число видов паразитов встречается у парнокопытных (89) и у грызунов (53). Оба этих отряда являются доминирующими в классе млекопитающих (Дарлингтон, 1966). На третьем месте по количеству обнаруженных видов пироплазмид стоит отряд плацентарных хищных (33). У других отрядов млекопитающих, имеющих относительно меньший удельный вес в количественном и фаунистическом отношении, найдены единичные виды пироплазмид: у насекомоядных — 5, у приматов — 4, у зайцеобразных — 4, у непарнокопытных — 3, у яйцекладущих млекопитающих — 3, у хоботных — 2, у сумчатых — 2, у даманов — 1, у трубказубых — 1 и у неполнозубых — 1 (табл. 1).

Рассмотренный материал иллюстрирует определенную, известную в паразитологии закономерность — чем богаче в количественном и качественном отношении группа хозяев, тем богаче у нее фауна паразитов, иными словами, паразитические организмы процветают вместе со своими хозяевами.

Т а б л и ц а 1
Фауна пироплазмид млекопитающих

Отряд млекопитающих	Количество описанных видов пироплазмид			
	<i>Babesia</i>	<i>Nuttallia</i>	<i>Theileria</i>	всего
<i>Monotremata</i>	1	0	2	3
<i>Marsupialia</i>	1	1	0	2
<i>Insectivora</i>	1	4	0	5
<i>Edentata</i>	0	0	1	1
<i>Lagomorpha</i>	2	1	1	4
<i>Rodentia</i>	24	23	6	53
<i>Carnivora</i>	19	10	4	33
<i>Hyracoidea</i>	1	0	0	1
<i>Proboscidea</i>	1	1	0	2
<i>Perissodactyla</i>	2	1	0	3
<i>Artiodactyla</i>	30	0	59	89
<i>Tubulidentata</i>	0	0	1	1
<i>Primates</i>	3	0	1	4

Если рассматривать хозяев различных таксономических групп как ареалы паразитов, то можно предположить, что группы хозяев, у которых встречается наибольшее количество видов и форм паразитов, являются самыми древними их хозяевами. В данном случае раннюю связь в пределах класса млекопитающих пироплазмиды, вероятно, имели с отрядами *Artiodactyla*, *Rodentia* и *Carnivora*, а в границах подтипа *Cranialia* — с классом *Mammalia*. У представителей других классов под-

типа *Craniata* описано очень небольшое количество видов пироплазмид: *Pisces* — 6, *Amphibia* — 7, *Reptilia* — 11, *Aves* — 12 (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

Фауна пироплазмид позвоночных хозяев

Классы позвоночных хозяев	Количество описанных видов пироплазмид														всего			
	<i>Achromaticus</i>	<i>Aegyptianella</i>	<i>Babesia</i>	<i>Echinozoon</i>	<i>Elleipsisoma</i>	<i>Eritropolyoides</i>	<i>Immanoplasma</i>	<i>Nuttallia</i>	<i>Pythemoscyton</i>	<i>Sauroplasma</i>	<i>Sogitaranella</i>	<i>Tunetella</i>	<i>Luhisia</i>	<i>Anthemiosoma</i>		<i>Babesiosoma</i>	<i>Dactylosoma</i>	<i>Theileria</i>
Рыбы	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	3	2	—	6
Земноводные	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	5	—	7
Рептилии . .	—	1	—	—	—	—	—	1	3	2	—	2	—	—	—	—	—	21
Птицы	—	1	2	—	—	—	—	8	—	—	1	—	—	—	—	—	—	12
Млекопитающие	3	—	88	1	1	1	—	42	—	—	—	—	3	1	—	—	74	214
Всего видов пироплазмид	3	2	90	1	1	1	1	51	3	2	1	2	3	1	5	9	74	250

Качественный анализ фауны пироплазмид у хозяев из класса млекопитающих позволил выявить очень любопытную особенность. Оказывается, что у представителей отрядов *Artiodactyla*, *Tubulidentata*, *Primates*, *Hyrocoidea*, *Edentata*, *Monotremata* не обнаружено нутталлий,² а у позвоночных из отрядов *Marsupialia*, *Insectivora*, *Hyracoidea*, *Proboscidea*, *Perissodactyla* пока не найдено тейлерий. Этот факт, с одной стороны, еще раз подтверждает, что *Nuttallia* и *Theileria* хорошо очерченные самостоятельные роды, а с другой, — что формирование фауны пироплазмид у отдельных отрядов млекопитающих, вероятно, в известной степени произошло самостоятельно.

Интересно также, что различные таксономические группы беспозвоночных хозяев имеют, как и теплокровные хозяева, неодинаковую в количественном и качественном отношении фауну пироплазмид. Больше всего видов пироплазмид обнаружено у клещей родов *Rhipicephalus* (21), *Hyalomma* (13), *Haemaphysalis* (12) и *Dermacentor* (12), меньше у *Amblyomma* (6) и *Ixodes* (5). У клещей рода *Boophilus* не найдено нутталлий, что хорошо объясняется особенностями жизненных циклов этих членистоногих и одноклеточных (табл. 3).

Т а б л и ц а 3

Фауна пироплазмид у надсемейства *Ixodoidea*

Роды клещей	Количество описанных видов пироплазмид			
	<i>Babesia</i>	<i>Nuttallia</i>	<i>Theileria</i>	всего
<i>Amblyomma</i>	3	2	1	6
<i>Boophilus</i>	3	0	1	4
<i>Dermacentor</i>	6	4	2	12
<i>Haemaphysalis</i>	8	1	3	12
<i>Hyalomma</i>	3	3	7	13
<i>Ixodes</i>	4	0	1	5
<i>Rhipicephalus</i>	11	4	6	21
<i>Argas</i>	0	0	0	0
<i>Ornithodoros</i>	1	0	1	2

² Единственное описание *Nuttallia aristotelis* Denier, 1907 из *Cervus unicolor* следует считать ошибочным, так как за прошедшие с момента описания 63 года никто не смог подтвердить данных Денье. Скорее всего, описанный им паразит относится к роду *Theileria*.

В проблеме филогении пироплазмид до сих пор остается нерешенным вопрос о происхождении кровепаразитизма у этой группы организмов.

Одни исследователи склонны считать, что кровепаразиты первоначально паразитировали исключительно в кишечнике беспозвоночных животных, затем вторично приспособились к обитанию в кровяном русле позвоночных. Другие исследователи полагают, что кровепаразиты вначале обитали в кишечнике позвоночных, затем адаптировались к жизни в кровяном русле этих хозяев и лишь впоследствии перешли к паразитированию в организме беспозвоночных.

В. А. Догель (1962) считает, что обе гипотезы правильны, но разные группы кровепаразитических простейших имеют различное происхождение. Жгутиконосцы, паразитирующие в крови позвоночных животных, вероятнее всего, первоначально обитали в кишечнике различных беспозвоночных животных. Достаточно веским аргументом в пользу этой мысли является обнаружение в настоящее время жгутиконосцев, прodelьвающих свой жизненный цикл в кишечнике различных членистоногих без участия позвоночных хозяев.

Возникновение кровепаразитизма у споровиков имело, вероятно, другой путь, и это достаточно наглядно иллюстрируется наличием паразитов, отдельные стадии жизненных циклов которых протекают в эпителии кишечника, в эндотелии кровеносных сосудов и в клетках крови позвоночного хозяина.

Каков же путь возникновения кровепаразитизма у пироплазмид? Спорное положение пироплазмид в системе, обусловленное недостаточностью наших знаний об их природе, делает решение этого вопроса чрезвычайно трудным. Поэтому прежде чем сделать попытку ответить на поставленный вопрос, необходимо рассмотреть, какую связь имеют пироплазмиды с существующими группами одноклеточных. Совершенно очевидно, что пироплазмид нельзя сблизать ни с *Ciliata*, ни с *Cnidosporidia*. Отсутствие кинетиды у различных стадий развития пироплазмид, что убедительно было показано путем применения окраски по Унна и реакций Фельгена (Ray, 1938; Ray and Sengupta, 1956; Хейсин, 1968), является препятствием для включения их в класс *Flagellata*. Следовательно, остается три возможности: либо выделить пироплазмид в отдельный класс, либо включить в подкласс *Rhizopoda*, либо в класс *Sporozoa*.

Выделение пироплазмид в самостоятельный класс по сути дела не добавляет ничего нового в расшифровку их природы, а только повышает ранг этой группы. Последние две точки зрения на природу пироплазмид наиболее аргументированы, хотя и они пока встречают некоторые возражения.

Хейсин (1963) полагает, что пироплазмиды произошли от кишечных амёб и перешли к кровепаразитизму так же, как и группа кровяных споровиков, но в отличие от гемогрегаринов и гемоспоридий, у которых осталось много общих черт с кишечными кокцидиями, утратили большую часть анцестральных признаков.

Основным возражением против этого мнения является то, что пироплазмиды (в отличие от амёб) способны инвазировать позвоночных хозяев только определенными стадиями, которые для своего созревания требуют определенных условий (Regendanz und Reichenow, 1933; Абрамов и др., 1952; Марков, 1952; Крылов, 1964, 1965; Крылов и Крылова, 1967). Ни одна из существующих паразитических амёб этими особенностями не обладает. Паразитические амёбы могут инвазировать своих хозяев в любой стадии (цисты или вегетативной). Трудно объяснить, почему в процессе филогенеза пироплазмиды утратили выгодные для сохранения вида признаки (способность инвазировать хозяина всеми стадиями развития), сближающие их с современными амёбами, сохранив или выработав в отличие от паразитических амёб признаки, затрудняющие в известной мере инвазию позвоночных хозяев (необходимость длительного созревания в клеще ряда морфологически и физиологически различных стадий).

Исследования, выполненные с применением электронного микроскопа (Снигиревская, 1969; Garnham, 1969; Vivier, 1969; Dennig und Hebel, 1969; MacMillan, Brocklesby, Irvin, 1969; Senaud, Cerna, 1969; Friedhoff, Scholtyseck and Weber, 1969; Scholtyseck and Mehlhorn, 1970), позволили подметить, что у паразитических простейших, положение которых в системе неясно (пироплазмид, саркоспоридий, беноитий, М-организмов, токсоплазм), и у одноклеточных, относящихся к классу споровиков, имеется много сходных черт в ультратонком строении (микропоры, токсономы, парная органелла). Наряду с этим у различных групп паразитической одноклеточных отмечается значительная модификация морфологической организации. Например, у *Piroplasmida* и *Plasmodium* в отличие от *Toxoplasma*, *Sarcocystis*, *Besnoitia*, М-организмов и кокцидий не найдено типичного коноида. По мнению Вивье (Vivier, 1969), это различие связано с направлением эволюции каждой группы простейших и их образом жизни.

Обнаружение сходных черт в ультратонком строении у различных групп *Protozoa* послужило основанием для возникновения предположения о наличии филогенетического родства между пироплазмами, токсоплазмами, саркоспоридиями, беноитиями, М-организмами и споровиками. Последние исследования по расшифровке жизненного цикла токсоплазм (Frenkel and al., 1970; Hutchison and al., 1970; Overdulve, 1970), показавшие, что эти организмы относятся к споровикам, значительно усиливают идею о сближении пироплазмид со *Sporozoa* и оставляют мало надежд на то, что возникновение сходства в тонкой организации у этих групп животных возникло конвергентным путем.

Если считать, что имеющиеся экспериментальные материалы все же не дают возможности окончательно решить вопрос, к какой группе одноклеточных (амебам или споровикам) пироплазмиды стоят ближе, то ответ на вопрос о первичности хозяев у пироплазмид может быть более категоричным.

Независимо от того, как будет решен вопрос, кто были предки пироплазмид — кишечные амебы или кишечные споровики, в любом случае можно думать, что путь пироплазмид к кровепаразитизму начался в кишечнике позвоночных хозяев, а не клещей.

Анализ расселения пироплазмид по различным классам животных в подтипе *Craniata* также позволяет высказаться в пользу этой точки зрения (табл. 2). Наличие пироплазмид у рыб, где передача паразитов иксодовыми клещами невозможна, говорит о том, что жизненный цикл у пироплазмид может осуществляться без участия клещей-переносчиков.

Средой обитания второго порядка для пироплазмид является ареал хозяев. Существование пироплазмид в той или иной местности обусловлено не только климатическими и географическими факторами, но и непрерывным присутствием специфических хозяев. Таким образом, паразит, как справедливо подметил В. А. Догель (1947), характеризует определенные биотопы значительно больше, чем его хозяин, ибо он требует для своего существования комплекса животных, без которых его наличие в биотопе становится невозможным.

Наши знания в распространении пироплазмид по земному шару не дают возможности в настоящее время выявить основные особенности и закономерности распространения этой группы животных по зоогеографическим областям. Однако рассмотрение имеющихся материалов по обнаружению пироплазмид в пределах той или иной территории все же интересно хотя бы для представления о степени изученности этого вопроса.

Больше всего видов пироплазмид описано в Палеарктической (115) и Эфиопской (94) областях, меньше — в Индо-Малайской (21), Неотропической (8) и Австралийской (8) (табл. 4).

Такое неравномерное обнаружение пироплазмид по зоогеографическим областям может быть объяснено в настоящее время только неодинаковой изученностью их фауны.

Т а б л и ц а 4

Фауна пироплазмид
различных зоогеографических областей

Зоогеографические области	Количество описанных видов пироплазмид			
	<i>Babesia</i>	<i>Nuttallia</i>	<i>Theileria</i>	всего
Палеарктическая	54	30	31	115
Неарктическая	8	3	3	14
Эфиопская	38	12	44	94
Индо-Малайская	14	4	3	21
Неотропическая	5	1	2	8
Австралийская	4	0	4	8

Во всех зоогеографических областях суши, кроме Австралийской, обнаружены пироплазмиды, относящиеся к трем родам: *Babesia*, *Nuttallia* и *Theileria*. В Австралийской области не найдены паразиты рода *Nuttallia*. Вероятно, это объясняется плохой изученностью фауны пироплазмид, так как в Австралийской области имеются клещи-переносчики (Fielding, 1926; Roberts, 1963, 1965), которые в других зоогеографических областях являются хозяевами нутталлий. Бедность фауны Австралийской области плацентарными млекопитающими также не может служить объяснением отсутствия в этой зоогеографической области нутталлий. Известно, что паразиты рода *Nuttallia* встречаются у сумчатых (*Marsupialia*) Неотропической области (Regendanz et Kikuth, 1928).

На первый взгляд трудно объяснить факт описания *Theileria tarandirangiferis* из северного оленя (*Rangifer tarandus*). Дело в том, что в местах обнаружения этого паразита отсутствуют его специфические клещи-переносчики, более того, между крайней северной границей распространения тейлерий и ареалом *Th. tarandirangiferis* имеется достаточно большой разрыв. При решении этого вопроса на помощь приходят палеозоогеографические данные. Известно, что границы ареала северного оленя перед вторым оледенением проходили значительно южнее, чем в настоящее время (Мензбир, 1934). Следовательно, было время, когда ареал позвоночного и беспозвоночного хозяев *Th. tarandirangiferis* совпадал. Затем северные олени отступили на север и унесли с собой тейлерий. Каким образом осуществляется передача *Th. tarandirangiferis* от оленя к оленю в настоящее время, неизвестно; можно предполагать, что в этом повинны какие-то виды кровососущих насекомых, достаточно широко распространенные в местах обитания северных оленей. Подобные случаи прерывистого ареала паразитов были описаны еще Догелем (1946), Полянским и Соловьевой (1959) для инфузорий семейства *Ophryoscolecidae*, паразитирующих в кишечнике северных оленей.

Несмотря на то что изложенные в статье взгляды на некоторые вопросы эволюции и расселения пироплазмид в известной мере носят дискуссионный характер, мы рискнули их опубликовать, и если эта работа хотя бы в малейшей мере стимулирует дальнейшие исследования по проблеме пироплазмидозов, мы будем считать, что наша цель достигнута.

Л и т е р а т у р а

- Абрамов И. В., Цапрун А. А., Степанова Н. И. и Лебедев Е. М. 1952. Значение количества клещей в заражении животных возбудителями гемоспоридиозов. Тр. Всесоюз. инст. exper. ветер., 19 (2) : 44—47.
- Догель В. А. 1946. Инфузории из желудка сайги. Изв. АН КазССР, 33, сер. паразитол., 4 : 46—49.
- Догель В. А. 1947. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов. Зоол. журн., 26 (6) : 481—491.
- Догель В. А. 1962. Общая паразитология. Изд. Ленингр. унив., Л. : 1—464.
- Крылов М. В. 1964. О развитии некоторых пироплазмид в организме позвоночных хозяев. Acta protozool., 2 (31) : 307—319.

- Крылов М. В. 1965. Развитие *Nuttallia tadhikistanica* Krylov et Zanina, 1963 в клеще *Hyalomma anatolicum*. Acta protozool., 3 (35) : 369—382.
- Крылов М. В. и Н. П. Крылова. 1967. Способность нутталлий инвазировать клещей в зависимости от сроков паразитирования в позвоночном хозяине. Паразитол., 1 (4) : 329—332.
- Марков А. А. 1952. Эпизоотологический анализ взаимосвязей возбудителей гемоспоридиозов и клещей-переносчиков. Тр. Всесоюзн. инст. exper. ветер., 19 (2) : 14—28.
- Мензбир М. А. 1934. Очерк истории фауны европейской части СССР (от начала третичной эры). Биомедгиз, М. : 1—223.
- Павловский Е. Н. 1934. Организм как среда обитания. Природа, 1 : 80—91.
- Полянский Ю. И. и Соловьева В. А. 1959. Паразитические инфузории из желудка горала. Вестн. Лен. гос. унив., 15, сер. биол., 3 : 134—137.
- Снигиревская Е. С. 1969. Изменения ультраструктуры ядра и кинетического аппарата в микрогаметогенезе кокцидий *Eimeria intestinalis* и *E. magna*. Усп. протозоол. III Межд. конгр. протозоол. Изд. «Наука», Л. : 79.
- Хейсин Е. М. 1963. О положении пироплазм в системе простейших. Тр. Всесоюзн. инст. exper. ветер., 28 : 40—50.
- Хейсин Е. М. 1968. Некоторые данные о строении *Piroplasma bigeminum* и *Piroplasma canis*. Паразитол., 2 (1) : 77—82.
- Vabes V. 1888. Sur l'hémogloburie bactérienne du Bœuf. C. R. Acad. Sci., 107 : 692—694.
- Дарлингтон Ф. 1966. Зоогеография. Пер. с англ. Изд. «Прогресс», М. : 1—519.
- Deuier D. 1907. Sur un Piroplasma du Cervus aristotelis de l'Annam. Ann. Inst. Past., 21 : 657—658.
- Denning H. K. and Hebel R. 1969. Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Ultrastruktur der Katzenbabesien. Progress in Protozoology. III Internat. Congr. Protozool. : 4—59.
- Fielding J. W. 1926. Australian ticks. Commonwealth of Australia. Service publication (tropical division), 9 : 1—114.
- Frenkel I. K., Dubey I. P. and Miller N. L. 1970. *Toxoplasma gondii* in Cats: Fecal Stages Identified as Coccidian Oocysts. Science, 167 : 893—896.
- Friedhoff K., Scholtyssek E. u. Weber G. 1969. Feinstrukturen von *Babesia ovis* und *Babesia bigemina* in Zeckengewebe. Progress in Protozoology. III Internat. Congr. Protozool. : 60—61.
- Garnham P. C. C. 1969. The significance of ultrastructure in the classification of the *Toxoplasma*. Progress in Protozoology. III Internat. Congr. Protozool. : 1—365.
- Hutchison W. M., Dunachie J. F., Siim J. Chr. and Work K. 1970. Coccidian-like Nature of *Toxoplasma gondii*. Brit. Med. J., 1 : 142—144.
- Lankester E. R. 1882. On *Drepanidium ranarum*, the cell-parasite of the frog's blood and spleen (Gaule's Würmchen). Quart. J. Microscop. Sci., 22 : 56—65.
- MacMillan W. G., Brocklesby D. W. and Irwin A. D. 1969. The fine structure of *Babesia microti*. Progress in Protozoology. III Internat. Congr. Protozool. : 65—66.
- Overdulse G. P. 1970. The identity of *Toxoplasma Nicolle et Manceaux* with *Isospora Schneider*, 1881. Proceedings of the Koninkl. Nederland. Acad. van Wet. Series c., 73 (1) : 129—151.
- Ray H. 1938. On the nuclear structure of *Babesia bigemina*. Ind. J. Vet. Sci. and Anim. Husb., 8 : 183—186.
- Ray H. and Sengupta P. C. 1956. Localisation of alkaline phosphatase in *Babesia bigemina*. Bull. Cal. Soc. Trop. Med., 4 (2) : 1—77.
- Regendanz P. et Kikuth W. 1928. Sur un parasite du sang des «Quica» (*Metachirus quica*) *Nuttallia brasiliensis* n. sp. et influence de la rate sur les infections latentes du sang. C. R. Soc. Biol. Paris, 98 : 1567—1569.
- Regendanz P. und Reichenow E. 1933. Die Entwicklung von *Babesia canis* in *D. reticulatus*. Arch. Protistenk. : 79 (1) : 50—72.
- Roberts F. H. S. 1963. A Systematic Study of the Australian Species of the Genus *Haemaphysalis* Koch (Acarina: Ixodidae). Australian J. Zool., 2 (1) : 35—80.
- Roberts F. H. S. 1965. The taxonomic status of the genera *Rhipicephalus* Koch and *Boophilus* Curtice (Acarina: Ixodidae) occurring in Australia. Australian J. Zool., 13 (3) : 351—381.
- Scholtyssek E. and Mehlhorn H. 1970. The Fine Structure of the Conoid of Sporozoa and Related Organisms. Z. Parasitenk., 34 : 68—94.
- Senaud J. et Cerna Z. 1969. Ultrastructure comparée des endodyocytes des *Toxoplasma* et des merozoites. Progress in Protozoology. III Internat. Congr. Protozool. : 72—73.
- Vivier E. 1969. L'ultrastructure des formes vegetatives des sporozoaires. Progress in Protozoology. III Internat. Congr. Protozool. : 47—49.

CERTAIN PROBLEMS OF ZOOGEOGRAPHY AND
PHYLOGENY OF PIROPLASMIDA

M. V. Krylov

S U M M A R Y

On the basis of materials on the world fauna of *Piroplasmida* the author gives quantitative and qualitative analysis of the spread of these parasites in various taxonomic groups of hosts and zoogeographic regions. Most numerous and diverse fauna of *Piroplasmida* was found in *Artiodactyla*, *Rodentia* and *Carnivora*. The greatest number of species was described from the Palaearctic and Ethiopian regions. The paper deals with problems associated with the nature of *Piroplasmida* and the origin of blood parasitism in this group of *Protozoa*.
