

УДК 576.893.19

**РАННИЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ TRYPANOSOMA ROTATORIUM  
(MAYER, 1843) ИЗ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ  
И ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ  
BUFO BUFO (L.) И RANA SP. (ANURA)**

© М. Н. Малышева

Зоологический институт РАН  
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034  
E-mail: malmarnik@yandex.ru  
Поступила 03.10.2014

Получены данные по фауне трипаносом бесхвостых амфибий Ленинградской обл. Впервые описаны ранние стадии развития *Trypanosoma rotatorium* в периферической крови и внутренних органах хозяев.

*Ключевые слова:* кровепаразиты, трипаносомы, жизненный цикл, *Trypanosoma rotatorium*, *Bufo bufo*, *Rana temporaria*, *Rana arvalis*.

В последнее время заметно возрос интерес к изучению кровепаразитов бесхвостых амфибий (Anura) и, в частности, трипаносом (Zickus, 2002; Miyata et al., 2005; Ferreira, 2007; Ferreira et al., 2007; Leal, 2007; Lemos et al., 2007; Leal et al., 2009; Sailasuta et al., 2011, и др.). При этом большая часть современных работ посвящена фаунистическим и/или молекулярно-биологическим исследованиям трипаносом, в то время как биология этих кровепаразитов и в первую очередь их жизненные циклы по-прежнему остаются крайне слабо изученными. Пожалуй, только у трех морморфных видов трипаносом из Anura: *Trypanosoma pipientis* Diamond, 1950 (Diamond, 1958 цит. по: Bardsley, Harmsen, 1973), *T. andersoni* Reilly et Woo, 1982 и *T. grylli* Nigrelli, 1944 (Reilly, Woo, 1982b) жизненные циклы изучены относительно полно. Что же касается остальных представителей группы, то подавляющее большинство работ, посвященных их изучению, связано с исследованием развития трипаносом в переносчиках (Woo, 1969a; Dessler et al., 1973; Dessler, 1976; Ramos, Urdaneta-Morales, 1977; Martin, Dessler, 1991; Гусейнов, 2011). Данных о развитии трипаносом из Anura в позвоночных хозяевах мало, и в основном они получены в результате экспериментальных заражений взрослых амфибий кровью зараженных доноров или лабораторной культурой (Noller, 1913; Reilly, Woo

1982a, b; Martin, Desser, 1990). Очевидно, что результаты таких экспериментов могут отличаться от естественного развития трипаносом в природных условиях. Поэтому особый интерес представляют находки различных стадий развития трипаносом из природных популяций хозяев. Ранние стадии развития трипаносом при этом чаще удается обнаружить в крови и внутренних органах головастиков и молодых, недавно завершивших метаморфоз, амфибий (Nigrelli, 1945; Woo, 1969b; Miyata, 1976; Jones, Woo, 1986; Sánchez, 1997).

В настоящей работе представлены результаты обработки коллекции трипаносом Лаборатории протозоологии ЗИН РАН, препаратов крови головастиков и сеголетков бесхвостых амфибий, собранных в разное время на территории Ленинградской обл. Российской Федерации.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проводили в июне—сентябре 1984—1986 гг. в Выборгском р-не Ленинградской обл. в окрестностях пос. Кирпичное (60°47'14" с. ш., 29°36'16" в. д.) и во Всеволожском р-не Ленинградской обл. в окрестностях железнодорожной станции Мельничный ручей в трех разных биотопах: пожарный водоем в поселке (60°1'52" с. ш., 30°4'24" в. д.), пруд на территории поселка (60°2'2" с. ш., 30°39'4" в. д.) и лесное озеро (60°2'42" с. ш., 30°39'29" в. д.).

Всего было обследовано 38 недавно закончивших метаморфоз серых жаб *Bufo bufo*, 232 сеголетка и 10 головастиков бурых лягушек *Rana temporaria* (L.) и *R. arvalis* (Nilsson). Из них у 22 сеголетков бурой лягушки и 4 сеголетков жабы, собранных около лесного озера, кровь исследовали только на окрашенных препаратах, у остальных кровь исследовали как на прижизненных препаратах, так и на окрашенных мазках. Кровь брали, отрезая кончик пальца на передней ноге. Один лягушонок был вскрыт и помимо периферической крови у него была взята кровь из сердца, а также сделаны отпечатки костного мозга и печени. У головастиков кровь брали, отрезая кончик хвостового плавника.

Мазки крови, отпечатки костного мозга и печени высушивали на воздухе, фиксировали 96°-ным этанолом и окрашивали по Романовскому-Гимза (рН 6.8). Микрофотографии выполнены на микроскопе Leica DME с использованием видеоокуляра TourCam UCMOS 9 MP. Измерения проводили с использованием системы анализа изображений Image Toole v. 3.0 (UTHSCSA).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

В Выборгском р-не в окрестностях пос. Кирпичное было обследовано 34 сеголетка и 10 головастиков бурых лягушек. Во Всеволожском р-не около пожарного водоема и пруда было собрано соответственно 45 и 72 сеголетка бурых лягушек. Кровь была исследована в лаборатории на прижизненных препаратах и на окрашенных мазках. Ни в одном случае трипаносомы не были обнаружены.

Заражение было выявлено только у амфибий, собранных во Всеволожском р-не по берегам лесного озера. Всего в данном биотопе было обследовано 38 жаб и 81 бурая лягушка.

Три жабы и две недавно завершивших метаморфоз лягушки были заражены трипаносомами. Экстенсивность инвазии у жаб составила 7.9 %, у лягушек — 2.5 %.

У трех сеголетков жаб и одного сеголетка лягушки в крови присутствовали классические (зрелые) формы *Trypanosoma rotatorium*, для которых характерно: широкое листовидное тело с округлым задним и заостренным передним концами, с вытянутым веретеновидным ядром, кинетопластом, расположенным в задней части тела, и длинным свободным жгутиком (рис. 1, 1, см. вкл.). Морфометрические параметры представлены в таблице. У всех жаб интенсивность инвазии была очень высокой — от пятидесяти до нескольких сотен клеток на мазок. Интенсивность инвазии у сеголетка лягушки — низкая: на мазке было обнаружено только 2 клетки *T. rotatorium*.

В периферической крови второго недавно завершившего метаморфоз лягушонка были обнаружены мелкие трипо- и эпимастиготы. Лягушонок был вскрыт, после чего были сделаны мазки крови взятой из сердца, а также отпечатки костного мозга и печени.

На исследованных препаратах выделено несколько морфотипов жгутиконосцев: эпимастиготы, амастиготы, мелкие широкие трипомастиготы с заостренным задним концом и кинетопластом, расположенным рядом с ядром (тип 1), мелкие широкие трипомастиготы с округлым задним концом и кинетопластом, расположенным в задней части тела (тип 2), а также трипомастиготы, сходные с теми, которые описаны многими авторами из крови головастика и сеголетков некоторых видов бесхвостых амфибий (Machado, 1911; Nöller, 1913; Creemers, Jadin, 1966; Miyata, 1976), которых далее, вслед за Неллером (Nöller, 1913), мы будем называть — «головастиковые трипаносомы» (*Kaulquappentrypanosomen* — по: Nöller, 1913 : 186), или «головастиковые формы». Кроме того, было обнаружено большое количество делящихся клеток.

Эпимастиготы — небольшие узкие клетки с заостренными концами (рис. 1, 2). Ядро круглое, находится приблизительно посередине тела, кинетопласт расположен перед ядром или на одном с ним уровне, длина свободной части жгутика не превышает половины длины тела. Расстояние от кинетопласта до переднего конца тела варьирует от 6.7 до 11.3 мкм (среднее  $9.3 \pm 1.6$  мкм). Остальные параметры приведены в таблице. Эпимастиготы обнаружены только на мазках крови, взятой из сердца.

Амастиготы — округлые или слегка вытянутые клетки диаметром от 9.0 до 11.7 мкм (среднее  $10.4 \pm 1.2$  мкм), с расположенным в центре или несколько эксцентрично круглым ядром диаметром от 2.2 до 3.5 мкм (среднее  $2.8 \pm 0.5$  мкм) и лежащим рядом с ядром на расстоянии от 0.5 до 1.7 мкм (среднее  $1.0 \pm 0.5$  мкм) маленьким округлым кинетопластом диаметром от 0.8 до 1.0 мкм (среднее  $0.8 \pm 0.1$  мкм)  $n = 4$  (рис. 1, 3). Цитоплазма зернистая. Амастиготы были найдены на отпечатках печени и в крови, взятой из сердца.

Трипомастиготы 1-го типа обнаружены в периферической крови, крови из сердца и на отпечатках печени (рис. 1, 4). Это мелкие, но довольно ши-

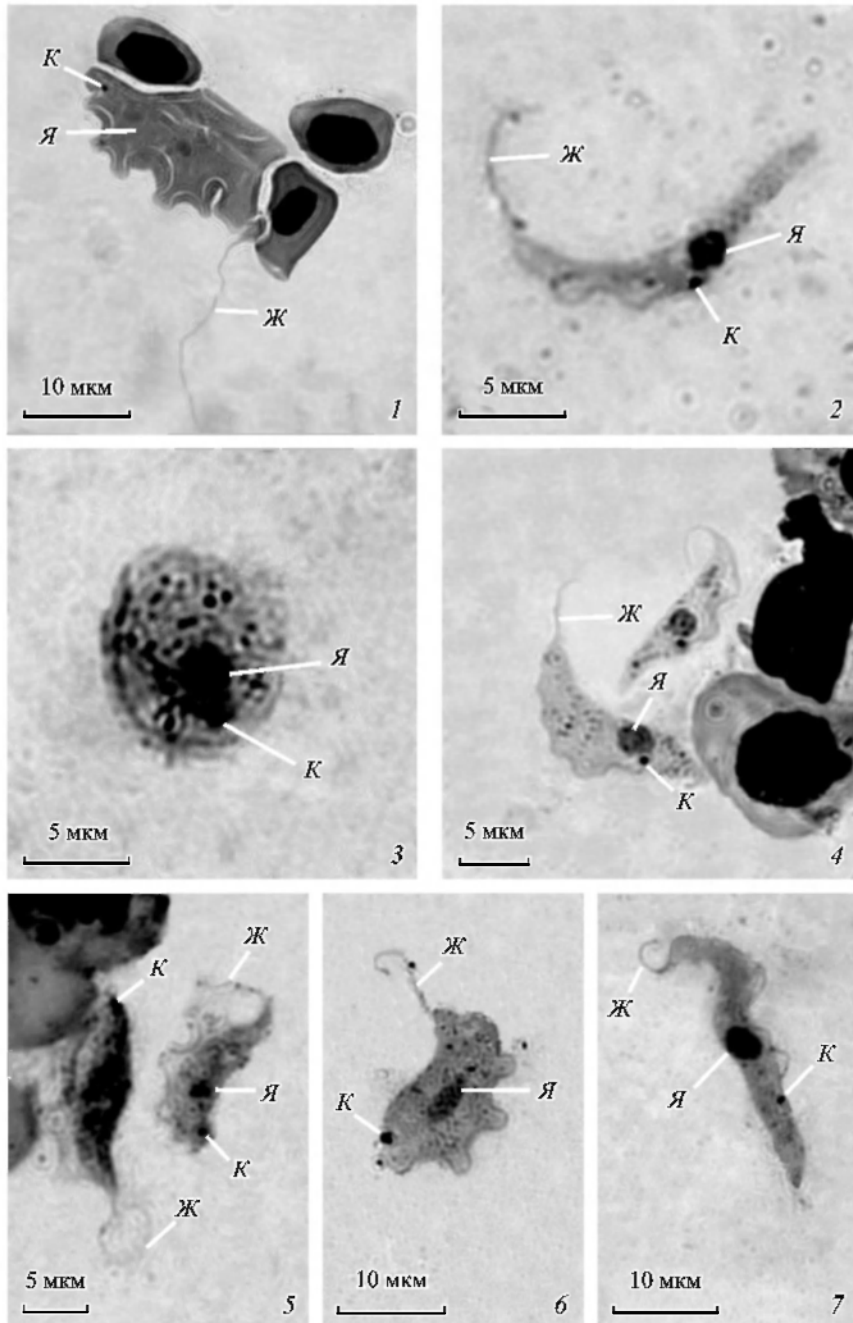


Рис. 1. Морфотипы *T. rotatorium*.

1 — классическая форма; 2 — эпимастигота; 3 — амастигота; 4 — трипомастиготы 1-го типа; 5, 6 — трипомастиготы 2-го типа; 7 — «головастиковая форма». ж — жгутик; к — кинетопласт; я — ядро.

Fig. 1. Morphotypes of *T. rotatorium*.

Морфометрические параметры трипо- и эпимастигот *T. rotatorium*

Morphometric parameters of trypo- and epimastigotes of *T. rotatorium*

Морфотип Измерение в мкм	Классическая форма, n = 27	Головастиковая форма, n = 30	Эпимастигота, n = 6	Трипомасти- гота 1-го типа, n = 22	Трипомасти- гота 2-го типа, n = 38
Пз	42.5 ± 5.7 (22.0—49.3)	28.4 ± 3.8 (21.3—36.4)	18.7 ± 3.8 (13.7—23.0)	18.7 ± 1.4 (16.5—21.1)	16.1 ± 1.9 (13.5—20.5)
Ш	13.7 ± 3.3 (9.4—19.0)	3.2 ± 0.9 (1.6—6.0)	2.3 ± 0.5 (1.8—3.1)	4.8 ± 0.9 (3.6—8.0)	6.7 ± 1.3 (3.9—9.9)
Зк	4.Ш.6 (1.9—7.9)	7.8 ± 2.1 (3.2—12.2)	—	6.0 ± 1.2 (4.2—8.3)	0.8 ± 0.2 (0.0—3.5)
Пя	28.7 ± 3.8 (21.2—34.9)	14.7 ± 2.7 (8.0—19.0)	11.0 ± 1.4 (9.2—12.6)	11.0 ± 1.5 (8.1—13.0)	9.7 ± 1.6 (6.3—12.7)
Зя	15.5 ± 2.5 (9.3—20.3)	13.7 ± 1.9 (9.7—17.8)	8.0 ± 2.3 (4.8—11.2)	7.3 ± 1.5 (5.1—9.9)	6.2 ± 1.3 (3.4—9.4)
Як	4.4 ± 0.9 (3.2—5.8)	4.0 ± 1.9 (3.2—12.2)	0.6 ± 0.3 (1.0—0.3)	0.6 ± 0.4 (0.0—1.8)	2.7 ± 1.0 (0.7—4.7)
Дя	13.2 ± 1.6 (10.4—16.8)	3.2 ± 0.6 (2.1—4.3)	2.0 ± 0.3 (1.9—2.5)	2.4 ± 0.4 (1.7—3.3)	4.2 ± 0.8 (3.2—6.1)
Шя	3.1 ± 0.5 (1.8—3.8)	—	—	—	2.4 ± 0.5 (1.7—3.3)
Дк	1.2 ± 0.2 (0.8—1.6)	0.9 ± 0.2 (0.5—1.2)	1.1 ± 0.1 (1.0—1.2)	1.0 ± 0.2 (0.5—1.3)	1.Ш.2 (0.8—1.6)
Ж	29.0 ± 4.1 (21.0—35.3)	5.7 ± 1.4 (4.1—8.8)	7.2 ± 1.2 (5.4—8.3)	6.0 ± 1.4 (2.9—9.0)	13.1 ± 3.2 (7.2—16.8)

Примечание. Пз — расстояние от переднего до заднего конца клетки, Ш — ширина клетки в области ядра, Зк — расстояние от заднего конца клетки до кинетопласта, Пя — расстояние от переднего конца клетки до центра ядра, Зя — расстояние от заднего конца клетки до центра ядра, Як — расстояние от края ядра до кинетопласта, Дя — длина ядра, Шя — ширина ядра, Дк — длина кинетопласта, Ж — длина свободной части жгутика.

рокие трипаносомы с зернистой цитоплазмой и заостренным задним концом тела. Интенсивно окрашенное ядро расположено в центре клетки или немного смещено к ее заднему концу. Кинетопласт расположен рядом с ядром или позади него. Ундулирующая мембрана широкая. Свободная часть жгутика короткая. Размерные характеристики представлены в таблице.

Трипомастиготы 2-го типа найдены в периферической крови, крови из сердца, в костном мозге и печени (рис. 1, 5, 6). Это некрупные трипаносомы с широким телом. Задний конец закруглен. Ядро обычно овальное или веретеновидное, слабо окрашенное, сдвинуто к заднему концу клетки. Кинетопласт расположен в каудальной области. Ундулирующая мембрана широкая. Свободная часть жгутика короткая. Морфометрические параметры приведены в таблице.

«Головастиковые формы» — длинные, тонкие и довольно крупные трипаносомы с заостренными передним и задним концами клетки (рис. 1, 7). Цитоплазма относительно гомогенная. Ядро округлое или слегка овальное, расположено в центре клетки. Кинетопласт находится приблизительно посередине между ядром и задним концом тела клетки. Свободная часть жгутика короткая (см. таблицу).

На мазках периферической крови и отпечатках костного мозга обнаружено порядка 15—20 клеток трипаносоматид, в печени — около ста клеток на предметное стекло. Наибольшее количество трипаносом — в крови из сердца (несколько сотен клеток на мазок).

В периферической крови, крови из сердца и печени были найдены трипаносомы на разных стадиях деления: с двумя кинетопластами (рис. 2, 2, см. вкл.); двумя ядрами (рис. 2, 1, 3, 4), удвоенным набором ядер и кинетопластов (рис. 2, 1, 4), удвоенными кинетопластами и жгутиками, удвоенным набором всех структур (рис. 2, 5). Были обнаружены и единичные случаи множественных делений жгутиковых форм (рис. 2, 6, 7), судя по наличию зернистости в цитоплазме, таким способом делятся трипомастиготы 1-го типа. Делящиеся формы отмечены у трипомастигот 1-го типа и у «головастиковых трипаносом». У всех делящихся жгутиконосцев кинетопласт тесно прилегает к ядру. Дочерние ядра чаще расположены друг за другом вдоль длинной оси тела (рис. 2, 1, 4), реже рядом друг с другом и ориентированы вдоль поперечной оси тела (рис. 2, 3). При множественном делении в клетках можно наблюдать по 3—4 ядра и кинетопласта (рис. 2, 6, 7), а также 2 ядра и 4 кинетопласта.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Отсутствие заражения амфибий в трех из четырех обследованных биотопах может быть связано с отсутствием или малочисленностью переносчика. Неллер (Nöller, 1913) показал, что переносчиком для *T. rotatorium* является хоботная пиявка *Hemiclepsis marginata* (O. F. Müller), которая обитает в постоянных стоячих, более или менее заросших водоемах (Лукин, 1976). По данным Неллера (Nöller, 1913), в пруду с малым количеством пиявок *Hemiclepsis marginata* было заражено 5—10 % головастиков *Phelophylax esculentus* (= *Rana esculenta*) (Linnaeus), в то время как в пруду с большим количеством пиявок процент заражения головастиков достигал 50 %. Кроме того, отсутствие заражения, а также низкая экстенсивность инвазии может объясняться несовершенством метода исследования. У части амфибий, как было отмечено выше, исследовали только окрашенные мазки крови. Еще Неллер отметил (Nöller, 1913), что при таком способе исследования при низкой интенсивности инвазии сложно обнаружить трипаносом, легче их обнаружить по движению на прижизненных препаратах крови. Наиболее эффективным способом обнаружения крупных трипаносом амфибий, в том числе *T. rotatorium*, по мнению Джонса и Ву (Jones, Woo, 1989), является метод отпечатков почек. Обилие трипаносом в почках лягушек впервые было отмечено в 1903 г. Берестневым (Berestneff, 1903). К сожалению, метод отпечатка почек в настоящей работе не применялся.

У 4 из 5 зараженных амфибий наблюдалась необычайно высокая для *T. rotatorium* интенсивность инвазии, в том числе и «зрелыми» формами трипаносом — от 50 до нескольких сотен клеток на мазок. В то время как некоторые авторы интенсивность инвазии, три и более клеток на 100 полей зрения при увеличении  $\times 400$ , оценивают как высокую (Zickus, 2002). Даже при развивающейся инфекции в головастиках и молодых лягушках

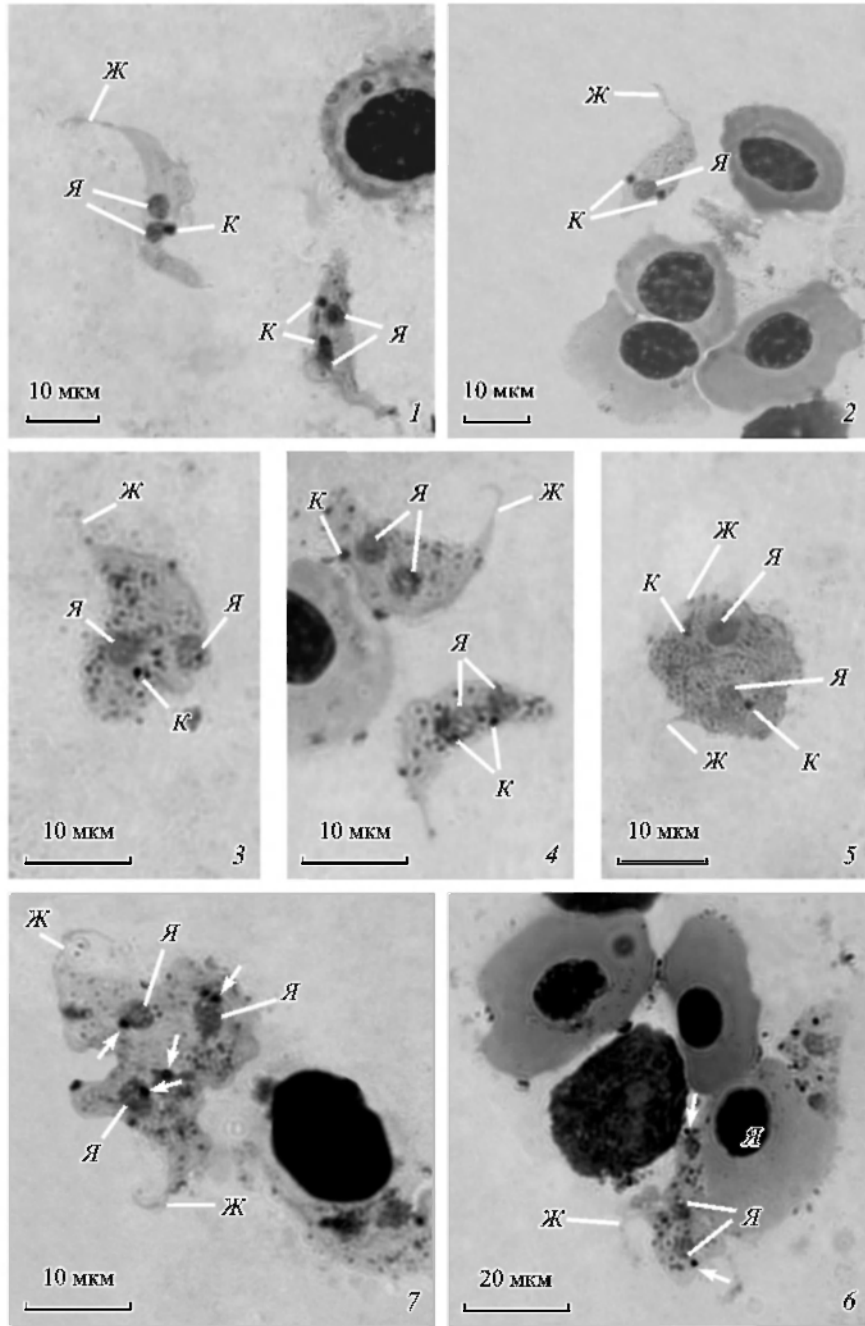


Рис. 2. Стадии деления *T. rotatorium*.

1, 2 — деление «головастиковых форм»; 3—5 — деление трипмастигот 1-го типа; 6, 7 — множественные деления трипмастигот 1-го типа. На рис. 6 и 7 стрелками обозначены кинетопласты. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. Stages of division of *T. rotatorium*.

обычно отмечают небольшое количество трипаносом от единичных клеток до 15 в капле крови под покровным стеклом 18×18 мм (Nöller, 1913; Creems, Jadin, 1966). Высокий уровень интенсивности инвазии ранее отмечался только у патогенного вида *T. inopinatum* Ed. et Et. Sergent, 1904, описанного из *P. esculentus*, при этом количество трипаносом в крови амфибий могло быть соизмеримо с количеством кровяных телец (Laveran, 2013). Объясняется ли такой высокий уровень инвазии какими-то благоприятными экологическими факторами или определенной фазой жизненного цикла, пока сказать трудно.

Присутствие в крови 3 жаб и 1 лягушонка зрелых форм *T. rotatorium*, позволяет предположить, что и во втором лягушонке мы имеем дело с развитием того же вида трипаносом. Описанное ранее развитие *T. rotatorium* в головастиках и молодых лягушках (Nöller, 1913; Creems, Jadin, 1966; Miyata, 1976) отличается от описания, приведенного в настоящей статье. Дело в том, что Неллер (Nöller, 1913) и вслед за ним многие другие авторы определяли как одну из форм *T. rotatorium* другой самостоятельный вид — *T. loricaum* (Grassi, 1881) Dutton et al., 1907. Креемс и Жадин (Creems, Jadin, 1966), судя по приведенным описаниям и рисункам, также описывают в своей статье развитие и ультраструктуру *T. loricaum*. На схеме жизненного цикла *T. rotatorium*, предложенного Мията (Miyata, 1976), присутствуют по крайней мере 2 вида: *T. rotatorium* и *T. loricaum*.

Ситуация с видом *T. rotatorium* довольно запутанная. Это объясняется тем, что многие авторы по традиции называли всякую находку трипаносом из бесхвостых амфибий этим именем. Первым, кто провел ревизию трипаносом Апуга, был Даймонд (Diamond, 1965 цит. по: Wener, Walewski, 1976). Он первый отметил, что настоящей *T. rotatorium* с характерным веретеновидным ядром, исходно описанной из Европы, в Новом Свете на самом деле нет. В дальнейшем это подтвердили другие исследователи и показали принципиальное различие фауны трипаносом бесхвостых амфибий Старого и Нового Света у Ranidae (Barta et al., 1989; Martin et al., 2002).

«Головастиковые формы». Все авторы, которые наблюдали трипаносом в головастиках и молодых лягушках отмечали, что в них преобладает особый тип трипаносом — это некрупные трипаносомы с тонким телом и заостренными концами, округлым ядром, сильно складчатой ундулирующей мембраной и длинной свободной частью жгутика (Machado, 1911; Nöller, 1913; Creems, Jadin, 1966; Miyata, 1976).

Обнаруженные нами «головастиковые трипаносомы» отличаются от описанных ранее форм (Nöller, 1913; Creems, Jadin, 1966; Miyata, 1976) положением кинетопласта и более коротким жгутиком. От форм, описанных Мачадо и Неллером, они отличаются отсутствием в ядре компактной кариосомы (Machado, 1911; Nöller, 1913).

Помимо «головастиковых форм» были обнаружены еще 2 типа мелких трипомастигот, обозначенные как трипомастиготы 1-го и 2-го типов, которые, по-видимому, представляют последовательные стадии развития *T. rotatorium* в крови позвоночного хозяина. Подобные формы описаны у трипаносом из амфибий впервые.

Обнаруженные нами в незначительном количестве эпимастиготы, возможно, попали в кровь хозяина при повторном заражении или представляют собой продукт неравного бинарного деления «головастиковых форм»,



в результате которого образуются трипо- и эпимастиготы (Miyata, 1977; Sánchez, 1997). Мията (Miyata 1977) описал такой тип деления у *T. ogawai* Miyata, 1977 из тритона *Triturus pyrrhogaster ensicauda* (Hallowell), а Санчез (Sánchez, 1997) у *Trypanosoma* sp. 2 из бесхвостой амфибии *Rana perezi* Seoane.

Амастиготы. Большинство авторов упоминает амастиготы как единственную стадию развития трипаносом Anura, на которой происходят множественные деления этих паразитов в позвоночном хозяине. Так, множественное деление амастигот описано у *T. parroti* (Buttner, 1966), *T. leptodactyli* (Carini, 1911), *T. rotatorium* (Ivanič, 1936) и некоторых других видов трипаносом. Напротив, нами не зафиксировано ни одного случая таких делений у амастигот. Множественные деления нами отмечались исключительно у жгутиковых форм, что ранее в литературе вообще не было описано.

По наблюдениям Бардслея и Хармсена (Bardsley, Harmsen, 1973), возможно сочетание в одном цикле множественного и бинарного делений, однако, по данным этих авторов, множественное деление происходит только на стадии амастиготы.

Таким образом, часть цикла развития *T. rotatorium*, которая протекает в позвоночном хозяине, можно представить следующим образом. Инвазионные стадии, вероятно, эпимастиготы, попадая из переносчика в кровь головастика или молодых амфибий, трансформируются в «головастиковые формы». В периферической крови, сердце, печени (возможно и в других органах) в результате деления «головастиковых форм» и/или их трансформации образуются трипомастиготы 1-го типа. Трипомастиготы 1-го типа делятся (в том числе множественно), а затем трансформируются в трипомастиготы 2-го типа. Последние постепенно преобразуются в «зрелые» (классические) формы *T. rotatorium*, которые постоянно присутствуют в крови взрослых амфибий. В процессе такого преобразования клетка увеличивается в размерах, обретая характерную листовидную форму, а ядро вытягивается и становится веретеновидным (рис. 1, 5, 6). Происходят ли деления у трипомастигот 2-го типа неизвестно. Открытым остается пока вопрос об амастиготах: их месте в жизненном цикле *T. rotatorium*.

#### Список литературы

- Гусейнов М. А. 2011. Изучение жизненного цикла *Trypanosoma neveulemaire* — паразита крови озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* в организме пиявки *Hemiclepsis marginata*. Вестн. Харьков. нац. ун-та им. В.Н. Каразина. Сер. биология. 971 (14) : 103—111.
- Лукин Е. И. 1976. Пиявки пресных и солоноватых водоемов. Фауна СССР. Пиявки. Т. I. Л.: Наука. 484 с.
- Bardsley J., Harmsen R. 1973. The Trypanosomes of Anura. Advances in Parasitology. 11 : 1—73.
- Barta J. R., Boulard Y., Desser S. S. 1989. Blood parasites of *Rana esculenta* from Corsica: comparison of its parasites with those of eastern north American ranids in context of host phylogeny. Transactions of the American Microscopical Society. 108 (1) : 6—20.
- Berestneff N. 1903. Über einen neuen Blutparasiten der indischen Frösche. Archiv für Protistenkunde. 2 : 342—348.
- Buttner A. 1966. Remarques sur le développement chez l'hôte vertébre de *Trypanosoma rotatorium* (Mayer, 1843), *T. inopinatum* Et. et Ed. Sergent, 1904 et *T. parroti* E. Brumpt, 1923. Proceedings First International Congress of Parasitology. 299—300.

- Carini A. 1911. Über Schizogonien bei Trypanosomen. Archiv für Protistenkunde. 24 : 80—83.
- Creemers J., Jadin J. 1966. Ultrastructure et biologie de *Trypanosoma rotatorium*, Mayer 1843. Acta Zoologica et Patologica Antverpiensia. 41 : 119—136.
- Desser S. 1976. The ultrastructure of the epimastigote stages of *Trypanosoma rotatorium* in the leech *Batrachobdella picta*. Canadian Journ. of Zoology. 54 : 1712—1723.
- Desser S., McIver S., Ryckman A. 1973. *Culex territans* as a potential vector of *Trypanosoma rotatorium*. I. Development of the flagellate in the mosquito. Journ. of Parasitol. 59 : 353—358.
- Ferreira R. 2007. Diversidade e Filogenia de Tripanossomas de Anuros. Doctoral Thesis. University of Sao Paulo. 94 p.
- Ferreira R., Campaner M., Viola L., Takata C., Takeda G., Teixeira M. 2007. Morphological and molecular diversity and phylogenetic relationships among anuran trypanosomes from the Amozonia, Atlantic Forest and Pantanal biomes in Brazil. Parasitology. 134 (11) : 1623—1638.
- Ivanic M. 1936. Structure du noyau au repos et sa division au debut de la division multiple (schizogonie) chez le *Trypanosoma rotatorium* Mayer. Cellule. 44 : 349—366.
- Jones S., Woo P. 1986. *Trypanosoma chattoni* Mathis et Leger, 1911 in *Rana pipiens* of southern Ontario: morphometrics and a description of the division process. Systematic Parasitology. 9 : 57—62.
- Jones S., Woo P. 1989. Use of kidney impressions for the detection of trypanosomes of Anura. Journ. of Wildlife Diseases. 25 (3) : 413—415.
- Laveran A. 2013. Trypanosomes and Trypanosomiases. Reprint. London: Forgotten Books. 572 p.
- Leal D. 2007. Ocorrência de hemoparasitas do Gênero *Trypanosoma* (Kinetoplastida: Trypanosomatidae) e hemogregarinas em Anuros dos Estados de Sao Paulo e Mato Grosso do Sul. Doctoral Thesis. Botucatu-Sp. 47 p.
- Leal D., O'Dwyer L., Ribeiro V., Silva R., Ferreira V., Rodrigues R. 2009. Hemoparasites of the genus *Trypanosoma* (Kinetoplastida: Trypanosomatidae) and hemogregarines in Anurans of the São Paulo and Mato Grosso do Sul States — Brazil. Annals of the Brazilian Academy of Science. 81 (2) : 199—206.
- Lemos M., Morais D., Carvalho V., Agosto M. 2007. First record of *Trypanosoma chattoni* in Brazil and occurrence of other *Trypanosoma* species in Brazilian frogs (Anura, Leptodactylidae). Journ. of Parasitol. 94 (1) : 148—151.
- Machado A. 1911. Zytologische Untersuchungen über *Trypanosoma rotatorium* Gruby. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz. 3 : 108—134.
- Martin D., Desser S. 1990. A light and electron microscopic study of *Trypanosoma fallisi* n. sp. in toad (*Bufo americanus*) from Algonquin Park, Ontario. Journ. of Parasitol. 37 (3) : 199—206.
- Martin D., Desser S. 1991. Development of *Trypanosoma fallisi* in the leech, *Desserobdella picta*, in toads (*Bufo americanus*), and in vitro. A light and electronic study. Parasitology Research. 77 : 18—26.
- Martin D., Wright A., Barta J., Desser S. 2002. Phylogenetic position of the giant Anuran trypanosomes *Trypanosoma chattoni*, *Trypanosoma fallisi*, *Trypanosoma mega*, *Trypanosoma neveulemairei* and *Trypanosoma ranarum* inferred from 18S RNA gene sequences. Journ. of Parasitol. 88 (3) : 566—571.
- Miyata A. 1976. Anuran Haemoprotozoa Found in the Vicinity of Nagasaki City I. *Trypanosoma rotatorium* (Mayer, 1843). Tropical Medicine. 18 (3) : 125—134.
- Miyata A. 1977. *Trypanosoma ogawai* n. sp. (Protozoa: Trypanosomatidae) detected from *Triturus pyrrhogaster ensicauda* (Hallowell, 1860) (Amphibia: Salamandridae) in Okinawa island. Tropical Medicine. 19 (2) : 113—122.
- Miyata A., Yong H., Hasegawa H. 2005. *Diamondtrypanum* new genus (Protozoa: Trypanosomatidae) with seven new species in the blood of Malaysian amphibians. Journ. of Science and Technology in the Tropics. 1 (1) : 3—18.
- Nigrelli R. 1945. Trypanosomes from North American amphibians with a description of *Trypanosoma grvlli* Nigrelli (1944) from *Acris grvllus* (LeConte). Zoologica. 30 : 47—56.

- Noller W. 1913. Die Blutprotozoen des Wasserfrosches und ihre Ubertragung. I. Teil. Archiv für Protistenkunde. 31 : 169—240.
- Ramos B., Urdaneta-Morales S. 1977. Hematophagous insects as vectors for frog trypanosomes. Revista de Biología Tropical. 25 (2) : 209—217.
- Reilly B., Woo P. 1982a. The biology of *Trypanosoma andersoni* n.sp. and *Trypanosoma grylli* Nigrelli, 1944 (Kinetoplastida) from *Hyla versicolor* LeConte, 1825 (Anura). Canadian Journ. of Zoology. 60 : 116—123.
- Reilly B., Woo P. 1982b. The in vivo and in vitro development of *Trypanosoma andersoni* Reilly and Woo, 1982 and *Trypanosoma grylli* Nigrelli, 1944 (Kinetoplastida). Canadian Journ. of Zoology. 60 : 124—133.
- Sailasuta A., Satetasit J., Chutmongkonkul M. 2011. Pathological Study of Blood Parasites in Rice Field Frogs, *Hoplobatrachus rugulosus* (Wiegmann, 1834). Veterinary Medicine International. 2011 : 1—5.
- Sanchez S. 1997. Contribución al conocimiento de la parasitofauna de *Rana perezii* Seoane, 1885 (Amphibia: Ranidae) de la provincia de Avila. Doctoral Thesis. Madrid. 304 p.
- Werner J., Walewski K. 1976. Amphibian trypanosomes from the McCormich forest, Michigan. Journ. of Parasitol. 62 : 20—25.
- Woo P. 1969a. The development of *Trypanosoma Canadensis* of *Rana pipiens* in *Placobdella* sp. Canadian Journ. of Zoology. 47 : 1257—1259.
- Woo P. 1969b. Trypanozomes in amphibians and reptiles in southern Ontario. Canadian Journ. of Zoology. 47 : 981—988.
- Žickus T. 2002. The first data on the fauna and distribution of blood parasites of amphibians in Lithuania. Acta Zoologica Lituonica/ 12 (2) : 197—202.

EARLY STAGES OF DEVELOPMENT OF TRYPANOSOMA ROTATORIUM  
(MAYER, 1843) FROM PERIPHERAL BLOOD AND INTERNAL ORGANS  
OF ANURANS BUFO BUFO (LINNAEUS) AND RANA SP. (ANURA)

M. N. Malysheva

*Key words:* haemoparasites, trypanosomes, life cycle, *Trypanosoma rotatorium*, *Bufo bufo*, *Rana temporaria*, *Rana arvalis*.

SUMMARY

The data on the fauna of trypanosomes of Anura of the Leningrad Province are given. The initial development stages of *Trypanosoma rotatorium* in peripheral blood and internal organs of the frog are described for the first time.