

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ  
В СИСТЕМАТИКЕ СПОРОВИКОВ****А. Е. Хованских**

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова АН СССР, Ленинград

Дается обзор литературных данных и собственных исследований автора по обмену пуринов и пиримидинов, нуклеотидному составу ДНК, фракционному составу рибосомных РНК, изоферментному спектру ряда окислительно-восстановительных ферментов и иммунохимическому анализу антигенов у различных групп споровиков (эймерий, токсоплазм и плазмодий). Приводятся примеры использования биохимических и иммунохимических данных в таксономии споровиков.

Вопрос о связи химического состава и биохимических особенностей организмов с их систематическим положением, филогенетическим происхождением и эволюцией уже давно привлекает внимание биологов различных специальностей. Решение его дало бы в руки биологов мощный объективный критерий, который позволил бы путем химических и биохимических исследований вскрыть родственные отношения между организмами и пути эволюции отдельных таксонов (тип, класс, род и вид). Естественно, что попытки установить связь систематики живых организмов с их химическими и биохимическими особенностями зависят в первую очередь от успехов изучения нуклеиновых кислот и белков, так как эти макромолекулы оказались веществами с резко выраженной специфичностью и тесно связаны с наследственностью организмов.

Впервые видовая специфичность ДНК была выявлена Чаргаффом (Chargaff, 1950) на основании сравнительного изучения микроорганизмов различных таксономических групп. Обширные исследования на бактериях, грибах, водорослях и растениях были проведены Белозерским (1964, 1971), Антоновым, Белозерским (1961, 1970), Петровым (1972), Зайцевой и Шаниной (1976). Они показали, что нуклеотидный состав ДНК может различаться величиной отношения Г+Ц : А+Т. Все изученные ДНК могут быть отнесены только к двум типам: ГЦ- или АТ-типу. У микроорганизмов, грибов, водорослей и простейших выявлена необычайная вариабельность состава ДНК в зависимости от их видовой принадлежности. Здесь можно встретить представителей как с ярко выраженным АТ-типом ДНК, так и с четким ГЦ-типом. У высших организмов вариации в составе ДНК несравненно уже и все ДНК высших форм относятся к АТ-типу.

Сведения о нуклеотидном составе ДНК одноклеточных эукариотических организмов крайне малочисленны. В большинстве работ изучались лишь отдельные представители (менее 100 видов) самых различных групп Protozoa, тогда как этот тип в настоящее время насчитывает около 50 000 видов (Corliss, 1967).

Для решения ряда таксономических задач в отношении простейших необходимо использовать не только физиологические и морфологические критерии, но и привлекать результаты биохимических исследований: нуклеотидной последовательности ДНК, аминокислотных последовательностей белков, изо-

Т а б л и ц а 1  
Нуклеотидный состав ДНК у некоторых споровиков

Объект исследования	Содержание Г + Ц (в %)	Источник
Паразиты грызунов		
<i>Plasmodium berghei</i>	24	Gutteridge e. a., 1971
<i>P. vinckei</i>	24	Тот же
Паразиты птиц		
<i>P. lophurae</i>	20	Walsh, Sherman, 1968
<i>P. gallinaceum</i>	18	Gutteridge e. a., 1971
Паразиты обезьян		
<i>P. knowlesi</i>	37	Тот же
Coccidiida		
<i>Eimeria tenella</i>	41	Wang, Stotich, 1975
<i>Toxoplasma gondii</i>	53—57	Neimark, Blacker, 1967

ферментных различий и иммунологических сходств антигенов различных групп животных.

Ниже мы приводим результаты биохимических исследований у некоторых споровиков (класс Sporozoa) с привлечением современных литературных и собственных данных.

**Нуклеотидный состав ДНК.** Нуклеотидный состав ДНК исследован у нескольких видов споровиков (табл. 1). При исследовании ДНК плазмодиев грызунов и птиц (*Plasmodium berghei*, *P. lophurae*, *P. gallinaceum*) Вальш и Шерман (Walsh, Sherman 1968), Гатридж с соавторами (Gutteridge e. a., 1971) установили, что их нуклеотидный состав соответствует 20—24% ГЦ-пар, т. е. они относятся к АТ-типу. В отличие от плазмодиев птиц и грызунов ДНК малярийных плазмодиев из приматов (*P. knowlesi*) содержит больше ГЦ-пар — 37% (Gutteridge e. a., 1971). Выявленная разница в нуклеотидном составе ядерной ДНК изученных малярийных паразитов птиц, грызунов, с одной стороны, и малярийных паразитов приматов — с другой, может быть обусловлена различиями их геномов. Возможно, что род *Plasmodium* объединяет в себе две четко различающиеся между собой группы видов.

Имеются лишь единичные сообщения о нуклеотидном составе ДНК у *Eimeria* и *Toxoplasma*. Ванг и Стотичь (Wang, Stotich, 1975) установили, что ДНК *E. tenella* содержит 41% ГЦ-пар. ДНК *T. gondii* — от 53 до 57% ГЦ-пар, причем эти значения оказались близки к соответствующим величинам, полученным для критидий и лейшманий (54% ГЦ-пар), но не для инфузорий (25—29% ГЦ-пар) или саркодовых (66% ГЦ-пар) (Neimark, Blacker, 1967). ДНК *E. tenella* по содержанию ГЦ-пар находится ближе к жгутиконосцам *Trypanosoma mega* (44% ГЦ-пар). Сравнительный анализ показывает, что *T. gondii* обладает ДНК с несколько более высоким содержанием ГЦ-пар, чем *Eimeria* и *Plasmodium*. Плазмодии обладают активно выраженным АТ-типом ДНК.

Исходя из важной роли нуклеиновых кислот в наследственности как специфических видовых маркеров, представляло также интерес изучить у разных представителей споровиков ассимиляцию метаболитов нуклеиновых кислот.

**Ассимиляция предшественников нуклеиновых кислот.** Результаты наших исследований (Хованских, 1977, 1978, 1979) показали (табл. 2), что эндогенные стадии развития *Eimeria tenella* для синтеза ДНК и РНК активно используют пуриновые и пиримидиновые основания: аденин, гуанин, цитозин, урацил и совершенно не усваивают тимин. Аналогичная ассимиляция *E. tenella* из организма хозяина установлена нами также и для нуклеозидов: аденозина, гуанозина, цитидина, уридина и тимидина.

Сходные результаты были получены по усвоению нуклеозидов *E. tenella* при культивировании их на культурах тканей и куриных эмбрионах (Ouellette e. a., 1973, 1974; Morgan, Canning, 1974). Авторы установили, что в ДНК и РНК шизонтов 2-й генерации *E. tenella* активно включаются аденозин, цитидин и уридин. Однако тимидин, как и в наших исследованиях, паразитом не усваивается. Робертс и соавторы (Roberts e. a., 1970) сообщили, что во время

Т а б л и ц а 2  
Ассимиляция некоторыми споровиками предшественников  
ДНК и РНК из клетки хозяина

Предшественники ДНК и РНК	Объект исследования		
	<i>P. knowlesi</i>	<i>E. tenella</i>	<i>T. gondii</i>
Пуриновые нуклеозиды			
Аденозин	++	++	++
Гуанозин	++	++	++
Пиримидиновые нуклеозиды			
Цитидин	—	+	+
Уридин	—	+	+
Тимидин	—	—	—
Оротовая кислота	+++	+++	+++

П р и м е ч а н и е. Один плюс — паразиты ассимилируют, два плюса — активно ассимилируют; три плюса — наиболее активно ассимилируют; минус — не ассимилируют тимин и тимидин. *Eimeria callospermophili* и *E. nieschulzi* не ассимилируют тимидин.

агамного развития *in vivo* *E. callospermophili* не используют тимидин. Аналогичные результаты были получены и для шизонтов 3-й генерации *E. nieschulzi* (Mayberry e. a., 1974). Хованских (1978, 1979) установлено, что шизонты 2-й генерации *E. tenella* активно утилизируют из клетки хозяина низший предшественник пиримидинов — оротовую кислоту, что дает основание предположить о наличии у внутриклеточных стадий развития паразита ферментативной системы синтеза тимидина *de novo*. Однако данные о путях синтеза тимидина у внутриклеточных паразитических простейших в литературе отсутствуют.

Перротто и соавторы (Perrotto e. a., 1971) показали, что эндозоиты *Toxoplasma gondii* активно утилизируют экзогенные пурины для синтеза своей ДНК и РНК. Однако пиримидиновые предшественники используются ими в 10 раз менее активно, чем аденозин. Подобно тому, что имеет место и у видов *Eimeria*, эндозоиты *T. gondii* не включают тимидин в ДНК ядер (Kishida, Kato, 1965). Гатридж и Триг (Gutteridge, Trigg, 1970) сообщили, что экзогенно внесенные радиоактивные пурины хорошо включаются в нуклеиновые кислоты *Plasmodium knowlesi*. Одним из наиболее быстро включающихся веществ является аденозин. Его отсутствие в культуральной среде приводит к снижению скорости размножения паразитов. Показано, что *P. knowlesi* не используют пиримидины для синтеза ДНК и РНК.

Таким образом, до сих пор никому из исследователей не удалось обнаружить признаков синтеза пуринов *de novo* у *E. tenella*, *P. knowlesi* и *T. gondii*. Полученные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что *Eimeria*, *Toxoplasma* и *Plasmodium* для синтеза ДНК и РНК нуждаются в пуринах клеток хозяина, а тимин они синтезируют *de novo* из низших предшественников.

Сравнительный анализ нуклеотидного состава ДНК и обменных процессов пуриновых, пиримидиновых оснований и нуклеозидов у споровиков показывает, что эймерии и токсоплазмы имеют большее между собой сходство в метаболизме нуклеиновых кислот, чем с *Plasmodium*.

Р и б о с о м ы. Ванг, Стотис (Wang, Stotish, 1975) обнаружили, что рибосомная РНК (рРНК *E. tenella* имеет константы седиментаций 23 S, 16 S и 5 S, а рРНК *P. berghei* — 25 и 14.9 S. При этом были выявлены большие различия в строении рРНК простейших и рРНК высших эукариотных клеток, имеющих коэффициенты седиментаций рибосомных РНК равные 28 S, 18 S и 5 S (табл. 3). Следует подчеркнуть и то, что обнаружена исключительная эволюционная стабильность генов для 5 S рРНК как у прокариотов, так и эукариотов. Более того, Пестка (Pestka, 1971) обнаружил подавление синтеза белка рибосом *E. tenella* прокариотным ингибитором хлорамфениколом, тогда как циклогексамид — специфический ингибитор белка рибосом дрожжей, простейших и млекопитающих не оказывал действия на рибосомы кокцидий.

Т а б л и ц а 3  
Фракционный состав рибосомной РНК прокариотов и эукариотов

Объект исследования	Константы седиментаций рРНК	Источник
Прокариоты Бактерии	23 S, 16 S, 5 S	Спирин, Гаврилова, 1971
Эукариоты Млекопитающие	28 S, 18 S, 5 S	Спирин, Гаврилова, 1971
Инфузории ( <i>Tetrahymena pyriformis</i> )	25 S, 17 S, 5 S	Leick, 1969; Leick e. a., 1976
Плазмодии ( <i>Plasmodium berghei</i> )	25 S, 15 S, 5 S	Wang, Stotish, 1975
Эймерии ( <i>E. tenella</i> )	23 S, 16 S, 5 S	Тот же

Таким образом, обнаруженное сходство как в строении РНК рибосом, так и в механизме функционирования рибосом свидетельствует о большом сходстве между рибосомами *E. tenella* и бактерий. Результаты этих исследований дают основание рассматривать *E. tenella* как представителей наиболее примитивных эукариотов.

Действие робинидина и химкокцида на эймерий и токсоплазм.<sup>1</sup> Рассмотрение этих двух препаратов представляет интерес потому, что по своему химическому строению они относятся к одному и тому же классу органических соединений — производным аминоксидина и являются высокоэффективными антикокцидийными препаратами. Близость химического строения препаратов обычно свидетельствует об одинаковом механизме их действия.

Так, Рид и соавторы (Reid e. a., 1969) установили, что робинидин подавляет развитие эндогенных стадий различных видов кокцидий кур, индеек, гусей, ягнят, овец и свиней. Бедрник и Мартинец (Bedrnik, Martinez, 1976) выявили высокую активность робинидина против кокцидий кроликов. Евплов, Назаров (1977), Евплов (1979) показали, что химкокцид обладает высокой активностью против кокцидий телят. Высокий лечебный эффект оказывает химкокцид при кокцидиозе нутрий, песцов и норок (Нукербаева, 1979, 1980). Колабский и соавторы (1980) обнаружили высокую антикокцидийную активность химкокцида при кокцидиозе телят. Крылов и соавторы (1973, 1975) установили, что химкокцид подавляет рост и развитие эндогенных стадий как эймерий, так и токсоплазм. Таким образом, подавление эндогенных стадий развития у различных видов эймерий и *Toxoplasma gondii* одним и тем же ингибитором свидетельствует о близости обменных процессов у этих паразитов, что дополнительно подтверждает кокцидийную природу токсоплазм.

Обнаруженная нами моноаминоксидазная активность у спорозитов *E. tenella* и данные Морозовой и соавторов (1976) об ингибировании химкокцидом моноаминоксидазной активности спорозитов *E. tenella* позволяют предположить, что механизм действия препарата, возможно, связан с ингибированием названного фермента окислительного дезаминирования биогенных аминов.

**И з о ф е р м е н т ы.** Перспективным направлением в целях систематики паразитических простейших является изучение изоферментов с применением электрофоретических методов и особенно микроэлектрофореза в полиакриламидном геле. Этот метод позволяет анализировать белки в количестве 6—10 мкг. В результате таких исследований у высших животных выявлены видовые различия в спектре ряда ферментов: лактатдегидрогеназы (ЛДГ), малатдегидрогеназы (МДГ) и других.

Электрофоретическое изучение ферментов кокцидий впервые провел Ширли (Shirley, 1975). Он исследовал лактатдегидрогеназу, глюкозофосфатизомеразу, 6-фосфоглюконатдегидрогеназу и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназу 11 штаммов 6 видов ооцист кокцидий кур рода *Eimeria*. Оказалось, что каждый из 6 видов

<sup>1</sup> Химкокцид — 1,3-бис-(парахлорбензилиденамино)гуанидин. Робинидин — солянокислая соль химкокцида.

*Eimeria* можно охарактеризовать по набору его энзимов. Так, изоэнзим-1 лактатдегидрогеназы имеется во всех штаммах *E. tenella* и у штамма *E. acervulina* var. *mivati*, адаптированного к эмбриону. Изоэнзим-2 характеризует *E. acervulina* и штамм *E. acervulina* var. *mivati* из цыпленка. Два штамма *E. acervulina* var. *mivati*, три штамма *E. tenella* и *E. acervulina* обладают глюкозофосфатизомеразой. Установленные различия в спектре этих ферментов у разных видов и штаммов *Eimeria* могут быть использованы как дополнительный признак при классификации кокцидий.

В результате сравнительных цитохимических исследований ряда окислительно-восстановительных ферментов различных стадий эндогенного развития установлено сходство в характере окислительного метаболизма эймерий и токсоплазм (Бейер, 1963; Бейер, Сидоренко, 1973; Бейер, 1979).

**Иммунохимические исследования.** В последние годы появились сообщения о наличии антигенной взаимосвязи у представителей паразитических простейших класса Sporozoa. Выявлены антигены, сходные между *Toxoplasma gondii* и видами рода *Besnoitia*: *B. darlingi*, *B. panamensis* (Suggs e. a., 1968), *B. besnoiti* (Красов и соавторы, 1979), между *T. gondii* и видами рода *Eimeria*: *E. scarba*, *E. nieschulzi*, между *T. gondii* и *Isospora felis* (Andrade, Weiland, 1974), а также между *Isospora hominis* и *Sarcocystis fusiformis* (Tadros e. a., 1974). Проведенные исследования по иммунохимическому изучению антигенов свидетельствует о том, что иммуносистематика может быть весьма полезной при решении ряда вопросов, связанных с проблемой таксономии паразитических простейших. Но на этом пути имеются большие трудности, так как для окончательного решения этой проблемы необходимо выделить в чистом виде и расшифровать молекулярную структуру видоспецифических и общегрупповых антигенов, найти в них активные группы (детерминанты) и раскрыть механизм связи этих антигенов с антителами.

Таким образом, проведенные сравнительно-биохимические и иммунохимические исследования свидетельствуют о несомненной их перспективности. Можно надеяться, что в будущем биохимические, цитохимические, радиоизотопные и электронно-микроскопические методы дадут возможность уточнить многие вопросы эволюции и систематики ряда паразитических простейших на уровне семейства, рода и вида.

#### Л и т е р а т у р а

- Антонов А. С., Белозерский А. Н. Сравнительное изучение нуклеотидного состава дезоксирибонуклеиновой кислоты некоторых позвоночных и беспозвоночных животных. — ДАН СССР, 1961, т. 138, вып. 5, с. 1216—1219.
- Антонов А. С., Белозерский А. Н. Нуклеотидный состав ДНК животных как таксономический признак. — В кн.: Функциональная биохимия клеточных структур. М., Наука, 1970, с. 72—86.
- Бейер Т. В. Цитохимическое исследование кишечных кокцидий кролика при разных условиях их существования в хозяине. — Автореф. канд. дис. Л., 1963. 18 с.
- Бейер Т. В., Сидоренко Н. В. Цитохимическое исследование гемогрегаринов из рептилий Армении. III. Активность дегидрогеназ у гемогрегаринов из периферической крови скальных ящериц и в зараженных эритроцитах. — Цитология, 1973, т. 15, вып. 5, с. 598—606.
- Бейер Т. В. Цитологическое исследование кокцидий, облигатных внутриклеточных паразитов. — Автореф. докт. дис. Л., 1979. 37 с.
- Белозерский А. Н. Состав нуклеиновых кислот и эволюционная систематика. — В кн.: Молекулярная биология. Проблемы и перспективы. М., Наука, 1964, с. 5—16.
- Белозерский А. Н. Нуклеиновые кислоты и их связь с эволюцией, филогенией и систематикой организмов. — Вест. АН СССР, 1971, т. 2, с. 37—49.
- Евплов Н. Н., Назаров В. Г. Химкокцид — эффективный препарат при кокцидиозе телят. — Ветеринария, 1977, вып. 8, с. 63—65.
- Евплов Н. Н. Кокцидиоз крупного рогатого скота на промышленном комплексе. — В кн.: Паразитарные болезни с.-х. животных и меры борьбы с ними. Алма-Ата, 1979, с. 117—118.
- Зайцева Г. Н., Шанина Н. А. Биохимия генетической системы ядер простейших. — В кн.: Кариология и генетика простейших. Л., 1976, Наука, с. 33—63.
- Колбский Н. А., Илющечкин Ю. П., Зайонц В. И., Исхаков М. Н. Испытание химкокцида при кокцидиозе ягнят. — Сб. науч. тр. Ленингр. вет. ин-та, 1980, в. 56, с. 53—57.

- Красов В. М., Омаров Ж. К., Халилаев А. Н. Антигенная структура *Toxoplasma gondii* и *Besnoitia besnoiti* и иммунологические особенности их взаимоотношений с хозяином. — В сб.: Токсоплазмиды. Л., Наука, 1979, с. 75—90.
- Крылов М. В., Кириллов А. И., Лоскот В. И., Токаев Т. И., Зайонц В. И., Захарова Н. А., Коровицкая Л. А., Волынская Г. С. Химкокцид — препарат для профилактики кокцидиозов птиц. — Профилактика болезней птиц в хозяйствах промышленного типа. Тез. Всесоюз. совещ., Куйбышев, 1973, с. 95—96.
- Крылов М. В., Соколов А. Н., Зайонц В. И., Коровицкая Л. А., Захарова Н. А., Волынская Г. С. Химкокцид для лечения и профилактики токсоплазмоза. — Ветеринария, 1975, вып. 11, с. 69—71.
- Морозова Т. И., Бейер Т. В., Шибалова Т. А. Изучение метаболических процессов и морфологии у *Eimeria tenella* под влиянием антикокцидийных препаратов. — Матер. 2-го Всесоюз. съезда протозоологов. Киев, 1976, т. 3, с. 69—70.
- Нукербаева К. К. Терапия и профилактика кокцидиозов ферменных пушных зверей. — В кн.: Кокцидиозы и перспективы их профилактики. Прага, 1979, с. 15.
- Нукербаева К. К., Сванбаев С. К. Испытание химкокцида при кокцидиозе нутрий. — Ветеринария, 1980, вып. 9, с. 43—44.
- Петров Н. Б. К вопросу о специфичности первичных структур ДНК беспозвоночных животных. — В кн.: Строение ДНК и положение организмов в системе. М., Изд-во МГУ, 1972, с. 211—236.
- Спирин А. С., Гаврилова Л. П. Рибосома. М., Наука, 1971. 215 с.
- Хованских А. Е. Радиоизотопные исследования метаболизма у кокцидий кур. — Метар. Всесоюз. конфер. Научные основы ветеринарно-профилактических мероприятий в промышленном птицеводстве. Кишинев, 1977, с. 152—156.
- Хованских А. Е., Тружников Т. М. (K h o v a n s k i k h A. E., T r u g n i k o v a T. M.). Utilization of <sup>3</sup>H-nitrous bases and orotic acid by schizonts of *E. tenella* from host cell. — 4th Intern. Congr. of Parasitol. Warszawa, 1978, p. 45—46.
- Хованских А. Е. Ассимиляция кокцидиями *Eimeria tenella* предшественников ДНК и РНК из клетки хозяина. — Паразитология, 1979, т. 13, вып. 1, с. 82—83.
- Andrager C., Weiland C. Serologische Untersuchungen zur Feststellung gemeinsamer Antigene von Toxoplasmen, Sarkosporidien und Kokzidien. — Berl. Munch. tierarztl. Wschr., 1971, Bd 84, S. 61—64.
- Bedrnik P., Martinez J. Uciniek zuznyck kokcidiostatik na strevni druhy kokcidic kraliku. — Veterinaria Spofa, 1976, Bd 4, S. 165—174.
- Chargaff E. Chemical specificity of nucleic acids and the mechanism of their enzymatic degradation. — Experimentia, 1950, vol. 6, p. 201—205.
- Corliss J. B. Systematics of the phylum Protozoa. — In: Chemical zoology, 1967, vol. 1, p. 1—20.
- Gutteridge W. E., Trigg P. I. Incorporation of radioactive precursors into the DNA and RNA of *Plasmodium knowlesi* in vitro. — J. Prot., 1970, vol. 17, p. 89—96.
- Gutteridge W. E., Trigg P. I., Williamson D. H. Properties of DNA from some malarial parasites. — Parasitology, 1971, vol. 62, p. 209—219.
- Kishida T., Kato S. Autoradiographic studies on intracytoplasmic multiplication of *Toxoplasma gondii* in FL cells. — Biken J., 1965, vol. 8, p. 107—103.
- Leick V. Formation of suribosomal parasites in the macronucleus of *Tetrahymena pyriformis*. — Europ. Journ. Biochem., 1969, vol. 8, p. 221—228.
- Leick V., Tonnesen T., Engberg J., Nilsson J. R. Nucleolar reorganization in *Tetrahymena pyriformis* GL during a nutritional shiftup; timing of ribosomal RNA transcription and ribosomal DNA replication. — In: Proc. 9th Congr. Nordic Soc. Cell Biol., Odense (Denmark), Odense Univ. Press, 1976, p. 205—211.
- Mayberry L. E., Marquardt W. C., Muller B. E. Quantitative autoradiography of RNA—DNA precursor incorporation by *Eimeria nieshulzi* and host cell. — Abstr. 3th Intern. Congr. Parasitol., Munich, 1974, p. 1465—1466.
- Morgan K. Nuclear Activity in Sporosoa. Doctoral thesis, Univ. of London, England, 1973, p. 35.
- Morgan K., Conning E. Incorporation of <sup>3</sup>H-thymidine and <sup>3</sup>H-adenosine by *Eimeria tenella* grown in chick embryos. — J. Parasit., 1974, vol. 60, N 2, p. 364—367.
- Neimark H., Blaker R. G. DNA base Composition of *Toxoplasma gondii* grown in vitro. — Nature, 1967, p. 216—220.
- Quollette C. A., Strout R. C., Mc. Dougal L. R. Incorporation of radioactive pyrimidine nucleosides into DNA and RNA of *Eimeria tenella* (Coccidia) cultured in vitro. — J. Prot., 1973, vol. 20, p. 150—153.
- Pestka S. Inhibitors of ribosome functions. A. Rev. Biochem., 1971, vol. 40, p. 697—710.
- Perrotto J., Keister D. B., Celderman A. H. Incorporation of precursors into *Toxoplasma* DNA. — J. Prot. 1971, vol. 18, p. 470—473.
- Reid W. M. Efficacy studies on some new anticoccidial drugs. — Acta Veterinaria (Brno), 1970, vol. 38, N 137, p. 137—145.
- Roberts W. L., Elsner Y. Y., Shigematsu A., Hammond D. M. Lack of incorporation of <sup>3</sup>H-thymidine into *Eimeria callospermophili* in cell cultures. — J. Parasit., 1970, vol. 56, p. 833—834.
- Shirley M. W. Enzyme variations in *Eimeria* species of the chicken. — 1975, vol. 71, p. 369—376.
- Suggs M., Walls K. W., Kagan I. G. Comparative antigenic study of *Besnoitia*

- jellisoni, B. paramenis and five *Toxoplasma gondii* isolates. — J. Immunol., 1968, vol. 101, p. 166—175.
- T a d r o s W., L a a r m a n G. I., E i j k A. A. v a n d e n. The demonstration of antibodies to Sarcocystis antigen in sera of Isospora hominis carriers, using the indirect fluorescence technique. — Z. Parasitenk., 1974, vol. 43, p. 221—224.
- W a l s h C. J., S h e r m a n I. W. Isolation, Characterization and synthesis of DNA from a malaria parasite. — J. Protozool., 1968, vol. 15, p. 503—508.
- W a n g C. C., S t o t t i s h R. L. Changes of nucleic acids and proteins in the oocysts of *Eimeria tenella* during sporulation. — J. Protozool., 1975, vol. 22, N 3, p. 438—443.

---

## THE USE OF BIOCHEMICAL CHARACTERISTICS FOR TAXONOMY OF SPOROZOA

A. E. Khovanskikh

### S U M M A R Y

The paper presents a survey of literary and author's own data on metabolism of nitric bases, nucleosides and orotic acid in *Eimeria*, *Toxoplasma* and *Plasmodium*. Experimental data on nucleotide content of DNA, fractional content of ribosome RNA, isofermental spectrum of a number of oxidation-reduction enzymes and immunochemical analysis of antigens in various groups of Sporozoa (*Eimeria*, *Toxoplasma* and *Plasmodium*) are given. A possible use of biochemical and immunochemical data for the taxonomy of Sporozoa is suggested.

---