

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ

На правах рукописи

СМОГОРЖЕВСКАЯ ЛИДИЯ АЛЕКСЕЕВНА

СТРУКТУРНЫЙ АНАЛИЗ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ ВОДОСЛАВАЮЩИХ И
БОЛОТНЫХ ПТИЦ УКРАИНЫ

/специальность 03.00.20. - гельминтология/

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Алм.-Ата - 1980

Работа выполнена в Институте зоологии АН УССР

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор,
академик АН Молдавской ССР А.А.Сисокий,
доктор биологических наук, профессор,
член-корреспондент АН Киргизской ССР М.М.Токобаев,
доктор биологических наук И.Е.Быжовская-Павловская.

Ведущая организация - Ленинградский ордена Ленина и
ордена Трудового Красного Знамени Государственный университет
им. А.А.Жданова /Биологический факультет/.

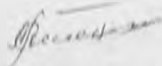
Защита диссертации состоится 24 октября
в 14 часов на заседании Специализированного совета
Д 008.17.01. по защите докторских диссертаций при Институте
зоологии АН КазССР.

Адрес института: 480032, Алма-Ата, Академгородок, Институт
зоологии АН КазССР.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института
зоологии АН КазССР.

Автореферат разослан 9 сентября.

Ученый секретарь
Специализированного совета
доктор биологических наук



С.М.Пак

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность. Основоположники отечественной паразитологии академик К.И.Скрябин, академик Е.Н.Павловский и чл.корр. В.А.Догель придавали большое значение изучению паразитофауны крупных групп животных отдельных регионов. Было выполнено большое число таких работ, имеются многочисленные публикации, среди которых целый ряд обобщающих монографий. Создание региональных сводок остается актуальным и в настоящее время, о чем свидетельствуют решения ряда всесоюзных гельминтологических конференций и координационных совещаний. Гельминтофаунистические сводки служат также фактическим материалом, необходимым для разработки вопросов гельминтогеографии, привлекающей все большее внимание специалистов.

Неотложность обобщений накопившихся гельминтологических материалов диктуется также возросшим в последнее время интересом к биоценологическим исследованиям, в комплексе которых важное место должны занимать паразитологические работы, в связи с актуальностью проблемы охраны и рационального использования природных ресурсов.

Осуществление широких мелиоративных работ /осушение заболоченных земель Полесья, орошение на юге республики, в частности строительство канала Дунай-Днепр для переброски дунайских вод в прилегающие районы Украины и Молдавии, создание крупных водохранилищ/ приводит к возникновению новых стадий, в которых складываются определенные биоценозы. В связи с этим неизбежно формирование новых очагов гельминтозов, связанных с водно-болотными птицами, и для прогнозирования изменений гельминтологической ситуации особое значение приобретает выяснение характера связей между гельминтами и их хозяевами, как компонентами водных и прибрежных биоценозов.

В условиях Украины водоплавающие и болотные птицы являются одной из наиболее массовых и богатых видами экологических групп позвоночных. Роль этих птиц в водных биоценозах весьма существенна, их многостороннее значение определило постоянный интерес гельминтологов к этой группе животных. Опубликовано свыше 400 работ, посвященных фауне, морфологии, экологии гельминтов водоплавающих и болотных птиц Украины. Зарегистрировано около 600 видов гельминтов. К настоящему времени накоплен большой фактический материал, значительная часть которого собрана автором. Необходимость обобщения и анализа имеющихся сведений очевидна.

Работа выполнена в плане традиционных для Института зоологии АН УССР эколого-фаунистических исследований, координируемых научным Советом по проблеме "Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира".

Цель и задачи исследования. Важность и актуальность перечисленных аспектов эколого-фаунистических исследований определили следующие основные задачи нашей работы: 1 - обобщение материалов по видовому составу, циклам развития и распространению гельминтов водно-болотных птиц Украины; 2 - определение степени приуроченности /специфичности/ гельминтов разных групп к окончательным хозяевам; 3 - установление характера связей между гельминтами и их окончательными, промежуточными и резервуарными хозяевами как компонентами водных и прибрежных биоценозов и на этой основе выявление основных закономерностей формирования фауны гельминтов птиц Украины; 4 - выяснение региональных особенностей гельминтофауны рассматриваемой экологической группы птиц; 5 - оценка роли водно-болотных птиц в резервации и распространении возбудителей гельминтозов домашних и некоторых промысловых животных, а также человека.

Научная новизна. Обобщены литературные сведения и данные многолетних собственных исследований по видовому составу, циклам развития и распространению гельминтов водно-болотных птиц Украины. При этом нами уточнен таксономический статус 12 видов гельминтов, проведена ревизия видового состава 3 родов, 1 род рассматривается как невалидный. Впервые зарегистрировано в фауне Украины 106 видов гельминтов, в фауне СССР-25 видов и 3 вида описаны как новые для науки. Структурный анализ гельминтофауны, проведенный путем выделения и сопоставления различных фаунистических комплексов паразитов, позволил впервые разносторонне охарактеризовать гельминтофауну водно-болотных птиц этой территории, выявить основные региональные особенности и факторы, определяющие ее формирование, а также предпринять попытку определения генезиса фауны гельминтов птиц данного региона.

Установлено, что в гельминтофауне водно-болотных птиц Украины большинство видов паразитов принадлежит к "пресноводному", "наземно-пресноводному", "морскому" и "эвригалинному" комплексам, что определяет характерные черты таксономической структуры гельминтофауны этих хозяев, выражающиеся в преобладании трематод и цестод.

Выяснено, что отличительной особенностью биологической струк-

тури гельминтофауны водно-болотных птиц Украины является то, что источником заражения дефицитивных хозяев служат преимущественно беспозвоночные животные, особенно ракообразные, тогда как роль позвоночных /рыб/ гораздо меньше, а доля видов паразитов, заражающих птиц без участия промежуточных или резервуарных хозяев весьма незначительна.

Отмечено преобладание комплекса местных видов гельминтов, заражение которыми происходит непосредственно на территории республики, и незначительное число видов, относящихся к приносным, найденным только у пролетных видов птиц во время миграций.

Показано, что для формирования гельминтофауны большинства "пресноводных" регионов Украины основное значение имеет состав фаунистических комплексов птиц - окончательных хозяев, особенно из числа фоновых, тогда как в "морском" регионе /Азово-Причерноморье/ значительная роль в этом процессе принадлежит промежуточным и резервуарным хозяевам.

Соотношение разных по специфичности групп гельминтов определенного таксона или иной группы хозяев рассматривается как гостальная структура гельминтофауны, выделено два комплекса /характерные и нехарактерные/, каждый с двумя группами видов паразитов, которые различаются по степени приуроченности к отдельным отрядам птиц; отмечено, что ядро фауны гельминтов водно-болотных птиц составляют преимущественно характерные виды.

Анализ путей обмена гельминтами между птицами разных отрядов показал, что центральное место в этом процессе на Украине занимают чайки - самая массовая группа водоплавающих птиц, отличающаяся экологической пластичностью, разнообразием пищевых связей и почти равным соотношением различных гостальных комплексов гельминтов, тогда как конкретные направления обмена в других регионах могут быть иными /на севере Палеарктики возрастает роль куликов/.

Ареалогический анализ гельминтофауны, основанный на общепринятых биогеографических принципах дал возможность выявить наиболее общие особенности современного распространения большинства обнаруженных у водно-болотных птиц Украины видов гельминтов и выделить 19 групп, 6 подгрупп, которые представляют 6 биогеографических комплексов /полирегиональный, трансголарктический, транспалеарктический, западнопалеарктический, европейский, древнесредиземноморский/, установленных ранее для других организмов. Показано, что

характерные черты региональной фауны определяют древнесредиземноморский, европейский и западнопалеарктический комплексы.

Анализ материалов, касающихся типов ареалов паразитов и типов фауны их хозяев, с учетом гостальности и данных о местах заражения позволил выделить в фауне Украины не менее 5 разных по происхождению групп гельминтов /древнесредиземноморская, европейская, северопалеарктическая, североголарктическая, палеотропическая/, что свидетельствует о гетерогенности ее состава.

Дана оценка реального и потенциального лоймологического значения большинства видов гельминтов диких водно-болотных птиц региона. Установлены наиболее опасные для домашних водоплавающих птиц, промысловых рыб и млекопитающих, а также человека виды гельминтов и виды птиц, играющие существенную роль в их распространении.

Практическая значимость работы заключается, прежде всего, в выяснении эпизоотологической и эпидемиологической роли диких водно-болотных птиц Украины. На основании данных литературы о патогенности паразитов составлен перечень гельминтов, имеющих лоймологическое значение для домашних водоплавающих птиц, промысловых рыб и млекопитающих, а также человека. Установлены пути циркуляции возбудителей гельминтозов и круг главных окончательных хозяев среди диких и домашних птиц.

Сведения по биологической, гостальной и ареалогической структуре гельминтофауны могут использоваться при разработке биологически обоснованных профилактических мероприятий, направленных на разрыв жизненных циклов гельминтов в тех или иных хозяйствах.

Обобщение сведений о распространении местных форм гельминтов, общих для диких и домашних птиц, в отдельных природно-географических регионах и экстраполяция этих данных на ландшафтно-географическую зону в целом, позволили составить прогноз обнаружения гельминтов - потенциальных возбудителей гельминтозов домашних уток и гусей в каждой из зон /Полесье, Лесостепь, Степь, Азово-Причерноморье/.

Наше непосредственное участие в выяснении гельминтологической ситуации в птицеводческих хозяйствах колхозов Вознесенского района позволило составить конкретные рекомендации по профилактике и химиопрофилактике наиболее опасных гельминтозов домашних птиц в этих хозяйствах. Они одобрены ВИГИС'ом и приняты в 1963 г. Главветупром МСХ УССР.

Апробация работы и публикации. Апробация диссертационной работы состоялась в Институте зоологии АН УССР /Киев, 1979 г./. Доклады по различным вопросам исследования были доложены на III - VII научных конференциях паразитологов УССР /1960, 1963, 1966, 1969, 1972/, IY экологической конференции /Киев, 1962/, научных конференциях ВОГ /Москва, 1962, 1963, 1966, 1968/, IY Всесоюзной орнитологической конференции /Алма-Ата, 1965/, III национальной конференции паразитологов ИФБ /Албена, 1977/ и представлены на IV Международный конгресс паразитологов /Варшава, 1978/.

Материалы диссертации опубликованы в 46 работах, в числе которых 2 монографии.

Объем работы. Диссертация состоит из введения, II разделов, заключения, выводов, изложена на 247 страницах машинописного текста, иллюстрирована 24 таблицами, 20 рисунками и одной картой. Библиографический список включает 610 названий, в том числе 45 на иностранных языках.

Работа сопровождается приложением, которое включает: I/ список видов гельминтов водоплавающих и болотных птиц Украины с указанием степени зараженности хозяев, распространения гельминтов на территории Украины, типов их ареалов, а также принадлежности гельминтов к отдельным категориям и комплексам и др.; 2/ видовой состав отдельных отрядов исследованных птиц и количество выявленных у них видов гельминтов; 3/ некоторые сведения по экологии водоплавающих и болотных птиц Украины; 4/ список видов гельминтов, развитие которых связано с рыбой; 5/ список видов гельминтов диких водоплавающих и болотных птиц Украины общих с домашними водоплавающими птицами; 6/ результаты изучения гельминтологической ситуации на птицефермах Вознесенского района Николаевской области и рекомендации по профилактике наиболее опасных гельминтозов /1960-1962 гг./; 7/ список гельминтов общих для водно-болотных птиц и млекопитающих.

Содержание работы
ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ГЕЛЬМИНТОВ ВОДОПЛАВАЮЩИХ
И БОЛОТНЫХ ПТИЦ НА УКРАИНЕ

Первые сведения о гельминтах водно-болотных птиц Украины приводят И.И.Мечников /1868/ и М.Штандель /1874/. Позже опубликован ряд работ М.Ковалевского /Kowalewski, 1895-1908/, К.И.Скрябина /1916, 1923/ и др. Начало систематическому изучению гельмин-

тофауны птиц положено Союзными гельминтологическими экспедициями /8, 25, 26, 45-й/. Однако только в послевоенные годы на Украине развернулись широкие исследования гельминтов птиц, главным образом в Киевском государственном университете им. Т.Г.Шевченко и в Институте зоологии АН УССР под руководством академика АН УССР А.П.Маркевича. Существенный вклад в эколого-фаунистическое изучение гельминтов диких водно-болотных птиц Украины внесли гельминтологи Института зоологии АН УССР, опубликовавшие по этому вопросу свыше 100 работ /Искова, 1964, 1967, 1972 и др., Корнжин, 1964, 1969, 1973 и др., Смогоржевская, 1954, 1964, 1976 и др./.

Много внимания изучению гельминтов птиц Украины уделили также В.А.Леонов /1965, 1957, 1963 и др./, Э.О.Саакова /1952, 1953/, М.И.Сергиенко /1962, 1966, 1970 и др./.

Значительный интерес представляют также работы И.М.Исайчикова /1923, 1927, 1932 и др./, М.Гонсовской /Gadowska, 1931/, М.М.Белопольской /1966/, Н.Н.Шевченко /1954, 1968 и др./, В.С.Губского /1956, 1960, 1965 и др./ и Н.И. Сребродольской /1959, 1969/.

Многочисленные сведения о гельминтах и гельминтозах домашних водоплавающих птиц имеются в работах А.А.Шевцова /1955, 1965, 1966, 1969 и др./, а также М.Д.Клесова /1956, 1958 и др., И.И.Коваленко /1960, 1965 и др./, И.И.Коваленко и А.А.Кальченко /1964, 1966 и др./, Н.Т.Литвишко /1937, 1959, 1963, 1967 и др./, Л.Ф.Пашенко /1951, 1952/, О.Н.Харченко /1956, 1960 и др./.

В 1976 г. вышла из печати подготовленная нами монография "Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны Украины", в которой обобщены сведения о 580 видах гельминтов, паразитирующих у 105 видов диких водно-болотных, а также домашних водоплавающих птиц Украины. В указанной работе имеются сведения, касающиеся хозяев гельминтов, экстенсивности и интенсивности их заражения, времени обнаружения и распространения каждого вида на Украине. Разработаны определительные таблицы гельминтов отдельных таксонов. Уточнен таксономический статус ряда гельминтов, проведена ревизия некоторых групп. Материал подвергнут эколого-фаунистическому анализу. Дана общая картина географического распространения. Освещена роль водоплавающих и болотных птиц как распространителей возбудителей основных гельминтозов промысловых рыб, домашних птиц, некоторых млекопитающих и человека. Составлена библиография по гельминтам водоплавающих и болотных птиц УССР. Эта монография является основой настоящей диссертации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На территории Украины разными авторами исследовано к настоящему времени 14873 особи птиц, в том числе 10664 домашних водоплавающих и 4209 диких водно-болотных. Последние принадлежат к 107 видам /из 131 вида водно-болотных птиц, известных в фауне Украины/ 11 отрядов. Не исследованы лишь 11 залетных, 8 редких пролетных и 5 малочисленных гнездящихся видов. Дикие птицы добывались в 82 пунктах, расположенных в Азово-Причерноморье, Низовье Дуная, Нижнем и Верхнем Приднестровье, Нижнем и Среднем Приднепровье, Северском Донце, Западном и Левобережном Полесье с Верхним Приднепровьем. Домашние птицы исследованы во всех природных зонах республики. Всего зарегистрировано 580 видов гельминтов. Коллекция гельминтов водно-болотных птиц, собранная нами и другими сотрудниками лаборатории фауны и систематики гельминтов Отдела гельминтологии Института зоологии АН УССР включает 443 вида. Этот материал получен при вскрытии 1234 особей диких птиц 91 вида, а также 277 домашних уток и гусей. Нами непосредственно изучены 240 видов гельминтов, собранных в долине Днепра, в Крыму и в северо-западном Причерноморье.

Разностороннее обобщение и анализ столь обширного гельминтофаунистического материала оказались возможными с помощью метода структурного анализа, представляющего собой синтез различных приемов экологической паразитологии, разработанных В.А.Догелем/1937, 1947, 1949, 1958 и др./, и получившей развитие в трудах многих советских гельминтологов /Дубинин, 1949, 1959; Спасский, 1949, 1951, 1962; Белопольская, 1953; Быховская-Павловская, 1953, 1962; Дубинина, 1953, 1966; Делямуре, 1955; Рыжиков, 1956, 1963; Курашвили, 1957; Гвоздев, 1958, 1967; Петроченко, 1958, 1978; Спасская, 1958, 1966; Судариков, 1959; Ошмарин, 1963; Сонин, 1966, 1971; Контримавичус, 1969; Боев, 1972, 1978, и др./.

Метод структурного анализа гельминтоценоза определенной популяции конкретного вида хозяев детально разработан М.Киселевской /Kisielewska, 1970/ и применен нами /Смогоржевская, 1978/. Для разносторонней характеристики региональной гельминтофауны млекопитающих этот метод использовал М.М.Токобаев /1976/. В настоящее время структурный анализ широко применяется не только в фаунистике, но и во флористике.

В гельминтологии метод структурного анализа предусматривает

выделение, сравнение и анализ таксономических, биологических, гостальных, ареалогических и других комплексов гельминтов. Преимущество этого метода заключается в том, что он позволяет выявить соотношение различных фаунистических комплексов в составе той или иной региональной фауны, полнее охарактеризовать ее, показать взаимозависимость различных факторов, влияющих на гельминтофауну определенной группы хозяев, а также дает возможность сравнить региональные комплексы гельминтов между собой по ряду параметров, выявить их сходство и различия.

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ ВОДОПЛАВАЮЩИХ И БОЛОТНЫХ ПТИЦ УКРАИНЫ

Большая работа, проведенная орнитогельминтологами республики по изучению видового состава гельминтов водно-болотных птиц, изучению морфологии и уточнению систематического положения отдельных видов гельминтов, позволяет составить достаточно полное представление о гельминтофауне птиц Украины. Описано в разное время и разными авторами несколько десятков новых для науки видов, из которых 56 сохранили валидность, в том числе три описанных нами - *Curtuteria haematopodis* Smogorjevskaja et Iskova, 1966; *Acuaria phalacrocoracis* (Smogorjevskaja, 1961); *Nemichinosoma ponticum* Petrotschenko et Smogorjevskaja, 1962. Для последнего из указанных видов нами обоснован новый род.

Детальное изучение морфологии отдельных видов гельминтов позволило внести ряд уточнений в систему некоторых групп паразитов. Проведена ревизия видового состава родов *Ignavia*, *Cosmoscephalus*, *Victorocara*. Восстановлена самостоятельность 5 видов трематод, 1 вида цестод, 1 вида нематод; два вида трематод - *Metagonimus minutus* Katzuta, 1932 и *Brijicola caballeroi* Pande, 1960 сведены в синонимы, ликвидирован род *Brijicola* как невалидный. Выявлена синонимика 2 видов трематод - *Saakotrema metatestis* /Saakova, 1952/ и *Echinocasmus* /E./ *mathevossianae* Schachtshinskaja, in Kurashvili, 1957. Установлено, что под названием *Squamofilaria macroovata* Serkova, 1948 ошибочно описана пятиустка *Reighardia sternaе* /Diesing/. Впервые отмечена естественная зараженность малой выпи половозрелыми трематодами *Codonoccephalus urnigerus*. Это подтвердило правильность эксперимента и выводов Т.А. Гинецкой /1949/ об узкой специфичности указанного паразита.

У диких водно-болотных птиц Украины зарегистрировано 557 видов гельминтов, в том числе 241 вид трематод, 208 - цестод, 92 - нематод, 16 - скребней. Этот материал послужил основой для анализа таксономической структуры гельминтофауны, которая характеризуется достаточно выраженной асимметричностью, заключающейся в преобладании трематод как по числу видов /43,3%/ , так и по количеству родов /46,9%/ и семейств /47,4%/ /рис.1/. Цестоды несколько уступают по числу таксономических единиц /видов - 37,3%, родов - 32,9%/.

Таксономическая структура гельминтофауны водно-болотных птиц Украины и других регионов /процентные соотношения подсчитаны нами по опубликованным данным/ в общих чертах совпадают. Так, в гельминтофауне диких и домашних водоплавающих птиц Прибалтики трематоды составляют 38,5%, цестоды - 35% видов. Доля трематод в гельминтофауне диких гусиных Казахстана равна 36,7%, цестод - 37,9%; у водных птиц Северной Киргизии трематод - 36,5%, цестод - 40,1%. Для гельминтофауны водно-болотных птиц Якутии характерно незначительное преобладание цестод /39,6%/. Трематоды несколько уступают им /36%/, но при этом доля последних меньше, чем на Украине /43,3%/. Процент видов нематод у птиц Якутии /18,3%/ и Украины /16,5%/ почти совпадает, тогда как скребней значительно больше в первом регионе /6,1%/, чем во втором /2,9%/. Асимметричность таксономической структуры гельминтофауны водно-болотных птиц Азербайджана, заключающаяся в преобладании трематод /56,9%/, выражена еще резче, чем на Украине.

Такое преобладание трематод и, отчасти, цестод определяется особенностями жизненных циклов, которые у плоских червей - биогельминтов связаны преимущественно с водными животными, тогда как среди нематод и скребней значительную часть составляют виды, развивающиеся с участием сухопутных животных; кроме того, многие нематоды являются геогельминтами. Это подтверждает проведенный нами анализ имеющихся в литературе сведений по различным группам сухопутных птиц, который показал, что в их гельминтофауне нематоды составляют не менее 1/3 общего состава и нередко становятся доминирующей по числу видов группой. Аналогичный характер имеет таксономическая структура гельминтофауны млекопитающих различных регионов /Токобаев, 1976/.

Интересно отметить, что в целом гельминтофауна птиц СССР

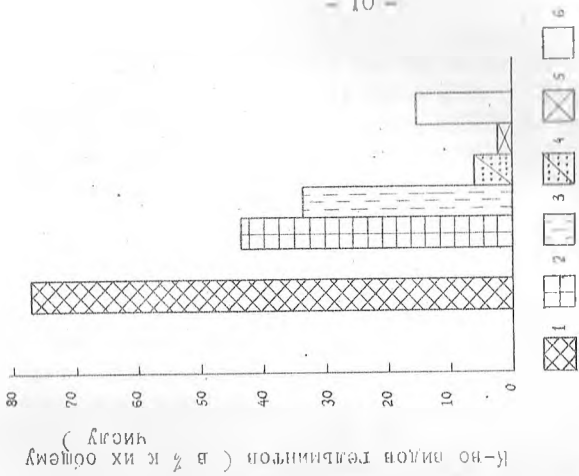


Рис. 2. Остальная структура гельминтофауны комплексов гельминтов: 1 - характерные; 2 - специфичные; 3 - основные; 4 - неспецифичные; 5 - факультативные из числа второстепенных; 6 - комплекс не установленных.

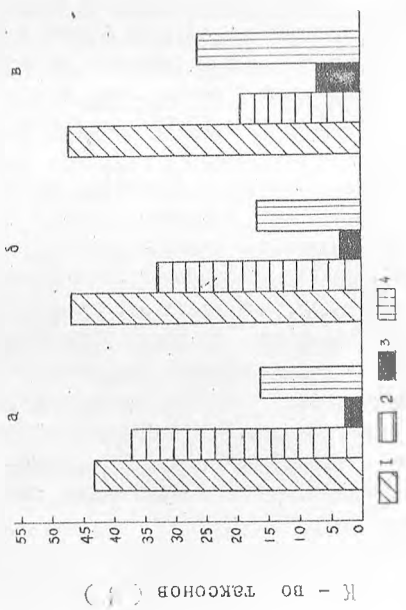


Рис. 1. Таксономическая структура гельминтофауны: а - виды; б - роды; в - семейства гельминтов; 1 - трематоды; 2 - цестоды; 3 - скребни; 4 - нематоды.

включает 1556 видов /Рыжиков, 1975/ и отличается значительно меньшей асимметричностью: трематод - 36,8%; цестод - 35%; нематод - 25,2%; скребней - 3%. В этом случае выравнивание показателей происходит за счет гельминтов сухопутных птиц.

Таксономическая структура гельминтофауны отдельных отрядов птиц Украины имеет значительные особенности. Так, трематоды преобладают в гельминтофауне всех отрядов, за исключением куликов. Особенно велик их удельный вес /61,1% - 67,3%/ у хищных, чаек, пастушков, отличающихся бедной фауной цестод /11,1% - 14,4%/. Последние преобладают у куликов /47,1%/. Доля скребней у всех птиц невелика /1,5% - 5,6%/. Нематоды занимают значительное место в фауне гельминтов большинства тех отрядов птиц, в составе которых преобладают ихтиофаги /от 19,6% у голенастых до 31,3% у веслоногих/. В общем для стенофагов /голенастые, веслоногие, хищные, пастушки/ характерна выраженная асимметричность таксономической структуры гельминтофауны. У эврифагов /гусиные, поганки, кулики/ она менее заметна. Отмеченные особенности, характерные для таксономической структуры гельминтофауны каждого отряда птиц, определяются в первую очередь характером пищевых связей, сложившихся в ходе эволюции, а также особенностями биологии отдельных групп гельминтов.

Таксономическая структура разных классов гельминтов водно-болотных птиц Украины, как и других регионов характеризуется доминированием отдельных надвидовых таксонов /родов, семейств/, т.е. также обладает асимметричностью. Так, среди трематод насчитывается 7 семейств, представленных 10 и более видами, которые составляют 63,48% общего количества видов этого класса. Среди цестод доминируют 2 семейства /86,05%/. Четыре семейства нематод составляют 61,39%. В состав преобладающего семейства скребней входит 8 видов /50%/. Еще резче эта тенденция проступает при анализе таксономической структуры гельминтофауны отдельных отрядов птиц, достигая крайней выраженности в цестодофауне гусиных, у которых 90,5% видов принадлежат к одному семейству - *Numenolepididae*.

Первостепенное значение в формировании фауны гельминтов птиц Украины принадлежит 4 отрядам: куликам, гусиным, чайкам, голенастым, имеющим соответственно 36,7%; 28,9%; 23,7%; 17,4% видового состава гельминтов региона. Это составляет в целом 85,4% от общего числа видов.

Таким образом, анализ таксономической структуры показывает, что каждый отряд хозяев характеризуется преобладанием определенных таксономических групп гельминтов. Это свидетельствует о том, что таксономическая структура гельминтофауны отражает, прежде всего, филогенетические связи и исторически сложившуюся пищевую специализацию исследованной группы хозяев и меньше связана с региональными особенностями. Все это свидетельствует о том, что таксономическую структуру можно расценивать как одну из важнейших характеристик гельминтофауны определенной группы хозяев.

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ

Зависимость гельминтофауны от питания хозяев изучалась многими исследователями /Догель, 1937, 1947; Марков, 1938; Дубинина, 1940; Гинецинская, 1949; Суларикив, 1952; Дубинина, 1953; Быховская-Наимовская, 1953, 1962; Курашвили, 1957; Спасская, 1958; Леонов, 1958, 1961; Смогоржевская, 1959, 1976; Максимова, 1964, 1975; Фейзуллаев, 1965; Мозгина, 1965; Искова, 1967, 1970; Корнякин, 1967; Бондаренко, 1971, и др./, которые анализировали гельминтофауну отдельных, в том числе и трофических групп птиц. В дополнение к этому мы провели параллельно анализ источников заражения птиц гельминтами, что позволило выяснить не только таксономическую, но и биологическую структуру.

Проанализирована гельминтофауна трех трофических групп птиц: питающихся смешанной растительной и животной пищей /I/, животноводных, в питании которых преобладают беспозвоночные /II/, животноводных, в питании которых преобладают позвоночные, в основном рыбы /III/. Сравнение таксономической структуры гельминтофауны этих групп птиц показало, что наибольшим богатством и разнообразием видового состава гельминтов /328 видов/ характеризуется II группа птиц, основу питания которых составляют водные беспозвоночные. У этих хозяев преобладают цестоды /141 вид/, которых значительно больше, чем у птиц двух других групп. Несколько больше у них также нематод /53 вида/ и скребней /10 видов/. Наибольшее количество видов трематод отмечено у птиц III группы. Это объясняется потреблением ими наряду с беспозвоночными и позвоночных животных /рыб, амфибий, рептилий, птиц, мелких млекопитающих/, которые гораздо чаще служат промежуточными и резервуарными хозяевами трематод, чем нематод и особенно цестод. Наименьшим разнообразием видового состава

гельминтов характеризуются птицы I группы, что связано со значительной долей в их рационе растительной пищи.

Фауна каждой трофической группы птиц характеризуется определенным преобладанием представителей отдельных семейств и родов гельминтов. Так, у птиц I группы наибольшее количество трематод из доминирующего семейства *Echinostomatidae* относится к роду *Echinostoma* /9 из 20/, развитие которых связано только с моллюсками, в то время как у птиц II и III групп преобладают виды рода *Echinochasmus* /7 и 13 из 35, соответственно/, развивающиеся, кроме моллюсков, с участием рыб и амфибий. Многие трематоды этого рода являются массовыми у птиц III группы. К обычным гельминтам птиц I группы принадлежат трематоды семейств *Notocotylidae*, *Schistosomatidae*, а также нематоды семейств *Capillariidae* и *Amidostomatidae*, т.е. такие, развитие которых протекает без вторых промежуточных и резервуарных хозяев. В цестодофауне птиц I и II групп значительное место занимают цестоды семейства *Hymenolepididae* /59 и 63 вида, соответственно/, промежуточные хозяева которых преимущественно водные беспозвоночные. Однако большинство видов гименолепидид птиц I группы принадлежит к родам *Microsomacanthus* /11/ и *Diorchis* /7/, для которых промежуточными хозяевами служат ракообразные, вылавливаемые птицами при процеживании воды или заглатываемые вместе с растениями.

У птиц II группы, большинство которых - кулики, в отличие от гусиных - из первой группы, добывающие корм как в воде, так и на суше, среди гименолепидид преобладают виды рода *Aploparaksis* /15/, промежуточные хозяева которых олигохеты, обитающие в прибрежном грунте. Наряду с большим разнообразием гименолепидид /63 вида/ у них широко представлены также дилепидиды /59 видов/, промежуточными хозяевами которых являются преимущественно пресноводные или околородные беспозвоночные.

К числу массовых видов гельминтов птиц III группы относятся представители трематод семейств *Diplostomatidae* и *Strigeidae*, цестод семейств *Dilepididae* /подсем. *Gyroporynchinae* /, *Ligulidae*, *Tetrabothriidae* и нематод семейств *Anisakidae* и *Ascaridae*, развитие которых связано с рыбами.

В целом для таксономической структуры гельминтофауны птиц, в питании которых преобладают беспозвоночные /I и II группы/, характерно доминирование трематод /47,3% и 37,8%/ и цестод /35,7% и

43,0%, причем у преимущественно растительноядных птиц несколько богаче фауна трематод, а у преимущественно животнойядных - цестод. Это объясняется тем, что вместе с растениями птицы часто захватывают моллюсков, зараженных личинками трематод, а также адолескариев. Кроме того, личинки некоторых из этих гельминтов, в частности шистозоматид, активно заражают птиц. Гельминтофауне птиц, в питании которых преобладают позвоночные /в основном рыбы/, присущее господство трематод /57,9%, в то время как цестоды /17,7%/ уступают по числу видов также и нематодам /21,7%. Характер таксономической структуры гельминтофауны непосредственно связан с источниками заражения птиц, т.е. биологической структурой.

Резко различается биологическая структура гельминтофауны отдельных трофических групп птиц. Птицы I и II групп заражаются гельминтами /78,6% и 77,2%, соответственно/ в основном через беспозвоночных животных, среди которых преобладают ракообразные и моллюски. В гельминтофауне птиц, питающихся смешанной растительной и животной пищей /I группа/, около половины составляют виды, заражение которыми происходит при поедании ракообразных /44%/, главным образом мелких планктонных форм, и около четверти видов /23,1%/ связаны с моллюсками. У преимущественно животнойядных птиц II группы преобладание ракообразных, как источника заражения, выражено слабее /29,6%, среди них больше высших раков, достаточно крупных по размеру. Доля других групп беспозвоночных, в том числе насекомых, примерно равна - 13,7% - 17,7%. У птиц I группы несравненно чаще представлены виды, заражение которыми происходит при поедании растений, или таких, которые проникают в организм птиц активно /13,1%. Заражение гельминтами птиц III группы, наоборот, в подавляющем большинстве случаев осуществляется при участии позвоночных животных /65%/, в основном рыб. Среди беспозвоночных, служащих источником заражения птиц гельминтами, первое место занимают ракообразные /15,5%. Доля других беспозвоночных очень мала, 2,7% - 7,5%, а виды гельминтов, не имеющих вторых промежуточных хозяев, составляют всего 4%.

Таким образом, на основании проведенного сравнения гельминтофаун птиц трех трофических групп и анализа источников заражения их гельминтами подтверждена прямая зависимость разнообразия видового состава и степени зараженности их гельминтами от характера пищи. Чем более разнообразен видовой состав беспозвоночных в пище той или иной группы птиц, чем теснее связь птиц с водой, чем менее

строгими ихтиофагами они являются, тем более разнообразен у них видовой состав гельминтов. Такая тесная зависимость гельминтофауны водно-болотных птиц от характера животных кормов объясняет значительное преобладание в ее составе биогельминтов /97%/ над геогельминтами /3%/, что находится в соответствии с особенностью таксономической структуры гельминтофауны этой группы хозяев.

В целом биологическая структура гельминтофауны водоплавающих и болотных птиц Украины выглядит следующим образом. Через позвоночных осуществляется заражение 367 видами /65,9%/, что составляет две трети общего количества гельминтов. Большая часть этих видов попадает в организм окончательного хозяина с ракообразными - 165 видов /рис.4/. При поедании моллюсков птицы заражаются 82 видами, насекомых - 70 видами и аннелид - 50 видами. Доля наземных олигохет, моллюсков и насекомых незначительна. Позвоночные животные служат источником заражения птиц 160 видами гельминтов /28,7%/, причем подавляющее большинство, 151 вид, развивается с участием рыб. Только 30 видов гельминтов могут попадать в организм птиц без участия промежуточных или резервуарных хозяев, хотя 9 из них все же связаны с пищей, так как инцистируются на водных растениях. Личинки многих нематод - геогельминтов также концентрируются на растениях.

В последнее время опубликованы достаточно полные сводки по гельминтофауне птиц Якутии /Рыжиков и др., 1973, 1974/ и Азербайджана /Ваидова, 1978/, которые мы использовали для сравнения.

Биологическая структура гельминтофауны птиц Якутии оказалась близкой к таковой птиц Украины. Однако здесь еще большую, чем на Украине, роль играют ракообразные /33,8%/ и аннелиды /10,9%/, тогда как с моллюсками и особенно насекомыми гельминты попадают в окончательных хозяев реже /12,4% и 7,6%, соответственно/.

Совершенно иной характер имеет биологическая структура гельминтофауны птиц Азербайджана. Более половины видов /51,3%/ используют в качестве промежуточных или резервуарных хозяев позвоночных. Роль ракообразных /12,4%/ по сравнению с Украиной и Якутией очень невелика. Таким образом, биологическая структура гельминтофауны водно-болотных птиц различных регионов при наличии общих черт, отражающих тесную связь хозяев с водоемами, имеет и хорошо выраженные региональные особенности, в значительной степени обусловленные различным составом местной орнитофауны.

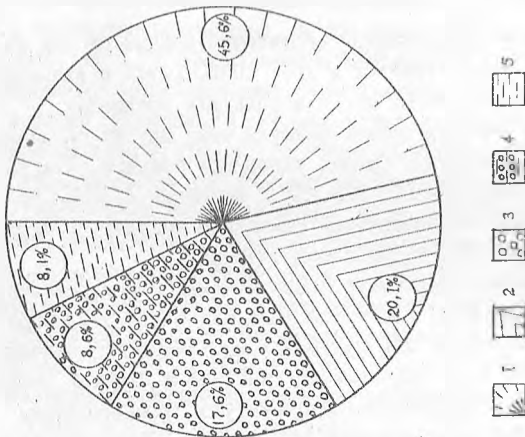


Рис. 3. Составление комплекса гельминтов, выделенных в зависимости от приуроченности их личинок к среде обитания: 1 - "пресноводные"; 2 "наземно-пресноводные"; 3 - "морские"; 4 - "эвригалинные"; 5 - "наземно-почвенные".

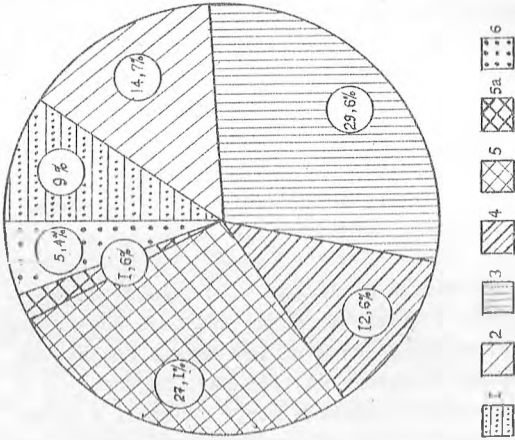


Рис. 4. Биологическая структура гельминтофауны. Источники инвазии птиц: 1 - аннелиды; 2 - моллюски; 3 - ракообразные; 4 - насекомые; 5 - рыбы; 5а - амфибии, рептилии и мелкие млекопитающие; 6 - без промежуточных хозяев/ адолескеры, цестоды, яйца и личинки гельминтов/.

У сухопутных птиц, судя по имеющимся в литературе сведениям по экологии хозяев и составе их гельминтофауны, биологическая структура совершенно иная.

Можно говорить об определенной приуроченности отдельных комплексов паразитов к среде обитания. Оказалось, что около половины видов гельминтов /254/ водно-болотных птиц Украины связано с пресноводной средой /рис.3/. Большая группа видов /112/ входит в состав наземно-пресноводного комплекса. В заражении гельминтами птиц всех трех трофических групп принимают участие также морские и эвригалинные организмы. Развитие гельминтов, связанных только с морскими животными, определяет принадлежность их к "морскому" комплексу /98 видов/. В развитии 48 видов гельминтов могут принимать участие как пресноводные, так и солоноватоводные и даже морские организмы. Такие гельминты отнесены нами к "эвригалинному" комплексу. Кроме того, имеется небольшая группа гельминтов, развитие которых связано с наземными и почвенными организмами. Они составляют "наземно-почвенный" комплекс /45 видов/.

Как отмечал В.А.Догель /1958/, нахождение паразитов у тех или иных животных может служить показателем характера его питания /паразитологическим индикатором питания/. В нашей работе, учитывая имеющиеся сведения о промежуточных и резервуарных хозяевах 78 видов гельминтов на территории Украины, а также особенности экологии птиц и степень их зараженности, мы попытались определить круг животных, которыми могут питаться, или которых могут заглатывать птицы вместе с кормом и водой. Эти данные существенно дополняют сведения орнитологической литературы /Фауна Украины, т. IУ и др./ о питании 40 видов водоплавающих и болотных птиц Украины. Они также свидетельствуют о том, что в пределах республики лучше всего выяснено значение рыб, моллюсков и ракообразных как промежуточных хозяев гельминтов птиц и менее изучена в этом отношении роль кольчатых червей и насекомых. Циклы развития ряда видов гельминтов еще не установлены, а из числа известных многие не уточнялись в условиях исследуемого региона.

Резюмируя материалы этого раздела следует отметить, что биологическая структура гельминтофауны водно-болотных птиц отражает трофические связи хозяев и определяется составом животных кормов /спектром их питания/.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ

Как известно, сезонные различия в гельминтофауне птиц проявляются в виде качественных и количественных изменений инвазии. Характер этих изменений различен у отдельных отрядов птиц и у разных классов гельминтов /трематод, цестод, нематод/. Изменения зависят от особенностей экологии птиц и, в первую очередь, от различий в составе пищи в отдельные сезоны года, а также от особенностей развития гельминтов /Догель, 1937, 1947; Гиневинская, 1949; Дубинина, 1953; Дубинин, 1954; Шигин, 1954; Быховская-Павловская, 1955, 1962, 1974; Курашвили, 1957; Спасская, 1958; Абласов, 1959; Голикова, 1961; Леонов, 1961; Фейзуллаев, 1962; Михельсон, 1965; Максимова, 1966; Искова, 1967; Корюшин, 1967; Смогоржевская, 1959; Мозгина и Марков, 1977, и др./.

Учитывая прямую зависимость сезонных особенностей гельминтофауны от изменений в питании хозяев и характера их пребывания в биотопах Украины /весенний и осенний пролеты, гнездовой период, зимовка/, мы сравнили и проанализировали видовой состав гельминтов диких водно-болотных птиц Украины не по таксонам /отрядам/, а по трофическим группам птиц. При этом выявлено, что у птиц I и III группы наибольшее количество гельминтов обнаружено летом, на гнездовье /105 и 152, соответственно/, по сравнению с весенним /76 и 111/ и осенним /84 и 100/ пролетами. Количество видов гельминтов на весеннем пролете, в гнездовой период и на осеннем пролете у птиц II группы отличается мало /173, 169, 172, соответственно/. В период пролетов гельминтофауна птиц III группы значительно богаче, а во время зимовки фауна гельминтов I группы оказалась гораздо богаче чем у остальных птиц.

Сезонные изменения таксономической структуры гельминтофауны также имеют свои особенности. Так, у птиц всех трех трофических групп во время зимовки резко уменьшается число видов цестод /6,7%, 15,6%, 21,4%, соответственно/, что соответствует уменьшению количества беспозвоночных в их пище. Но у птиц I и III группы в этот период значительное место принадлежит нематодам /28,8% - 33,3%, причем нематодофауна птиц I группы лишь немного беднее /13 видов/, чем на гнездовье /15 видов/. У птиц II группы соотношение нематод и цестод на зимовке уравнивается, но для нематод это число /21,4%/ еще значительно. В остальные сезоны года, особенно на осеннем пролете, удельный вес нематод низок /10,4% - 11%/ во всех группах

птиц. Зараженность цестодами у птиц I группы с весны до осени сохраняется почти на одном уровне, у II группы на гнездовье она несколько ниже, чем на весеннем и осеннем пролетах, а у III группы - осенью максимальна. Максимальная зараженность трематодами /59% - 63,8%, несколько изменяющаяся по сезонам, характерна для птиц III группы, питающихся круглый год рыбой. Видовое разнообразие трематод птиц I и II групп несколько повышается с весны к осени, с пиком в зимний период /55,6% и 57,2%, соответственно/, что связано с постепенным увеличением доли моллюсков в пище этих птиц и изменением видового состава хозяев во время зимовки, особенно резким во II группе птиц, основное ядро которых составляют кулики, зимующие за пределами Украины.

Характер сезонных изменений видового состава гельминтов птиц связан не только с соответствующими изменениями в питании хозяев, но и с особенностями жизненных циклов самих паразитов, а также с ареалами их промежуточных хозяев. Косвенно это в определенной степени выражается временем обнаружения тех или иных видов гельминтов у водно-болотных птиц Украины. Соответственно, в каждой трофической группе птиц нами выделены основные сезонные комплексы гельминтов: I - весенние, 2 - паразитирующие у птиц на протяжении трех сезонов /весна, лето, осень/, 3 - осенние, 4 - встречающиеся здесь у птиц круглогодично. Не отнесены к какой-либо сезонной группе недостаточно изученные гельминты, для которых сезон паразитирования не установлен. Доля весенних видов гельминтов велика во II /6,1%/ и III /9,7%/ группах, т.е. у птиц с далекими миграциями. Это в основном категория "южных" гельминтов. Осенних гельминтов сравнительно много у птиц II группы /7,6%, места гнездовий которых расположены далеко за пределами территории Украины и существенно отличаются физико-географическими условиями. У птиц I группы, к которым принадлежит большинство гусиных, зимующие на территории республики виды птиц, составляют 52,3%. В их гельминтофауне относительно мало осенних /0,9%, а круглогодичных гельминтов больше /22,5%, чем во II /4,3%/ и III /5,3%/ группах. Это определяется близкими зимовками, характерными для гусиных, и связано с наличием у них значительного количества общих с домашними птицами видов гельминтов. Большое количество трехсезонных гельминтов у всех групп птиц определяется большим видовым разнообразием их в теплый период года, когда создаются наиболее благоприятные условия для развития проме-

жуточных хозяев.

В целом сезонная структура гельминтофауны характеризуется значительной асимметричностью. Господствует комплекс трехсезонных гельминтов, насчитывающий 289 видов, что составляет немного больше половины видового состава /рис.5/. Остальные комплексы невелики.

Таким образом, анализ таксономической структуры гельминтофауны отдельных трофических групп птиц в различные периоды пребывания /весенний и осенний пролеты, зимовка, гнездовый период/ их на Украине подтвердил известную зависимость сезонных особенностей гельминтофауны от изменений в питании хозяев. Кроме того, показано, что существенное влияние на состав сезонных комплексов гельминтов оказывают изменения видового состава хозяев и характер их пребывания в биотопах Украины и тип миграций птиц.

МИГРАЦИИ ПТИЦ И СТРУКТУРА ИХ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ

Изменения в гельминтофауне водно-болотных птиц в связи с миграциями освещены в работах В.А.Догеля /1938, 1947/, а также его учеников и последователей /Дубинина, 1937; Дубинин, 1938; Гинецинская, 1949; Быховская-Павловская, 1952, 1955, 1962, 1974; Сударищев, 1952; Курашвили, 1955, 1957; Белопольская, 1956, 1957; Курочкин, 1957; Спасская, 1958, 1966; Абласов, 1959; Максимова, 1966; Ваидова, 1975, и др./.

Сведения, касающиеся зависимости фауны гельминтов Украины от перелетов птиц имеются в работах Л.А.Смогоржевской /1954, 1959/, В.А.Леонова /1958, 1961/, Н.И.Исковой /1967/, В.В.Корюшина /1967/ и др.

Нами проведен анализ соотношений отдельных категорий гельминтов водоплавающих и болотных птиц Украины в зависимости от миграций в целом по региону. Оказалось, что большинство зарегистрированных у водно-болотных птиц видов гельминтов принадлежит к местным формам /341 вид/, так как птицы заражаются ими на территории республики во время гнездования, на пролетах или зимовке /рис.6/. Среди местных форм большинство отнесены к категории "северных" /194 вида/. "Убиквисты" составляют среди них 146 видов. Только один вид, из числа местных форм, относится к "миграционным". Группа приносных форм гельминтов представлена меньшим числом видов /137/. Среди приносных форм гельминтов большинство видов принадлежит к категории "северных" /71/ и "южных" /57/, тогда как "убиквистов" насчитывается гораздо меньше /9/.

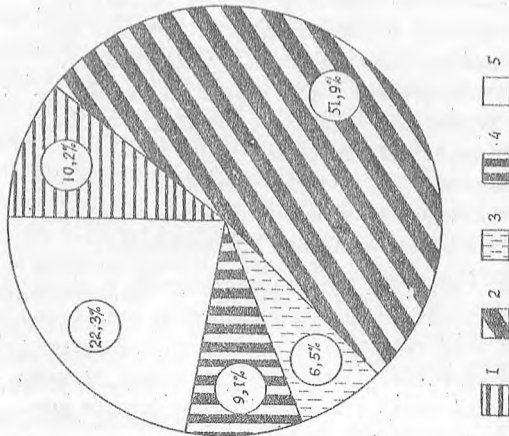


Рис. 5. Сезонная структура гельминтофауны. Комплекс гельминтов: 1 - зимний; 2 - трехсезонный; 3 - осенний; 4 - круглогодичный; 5 - комплекс не установлен.

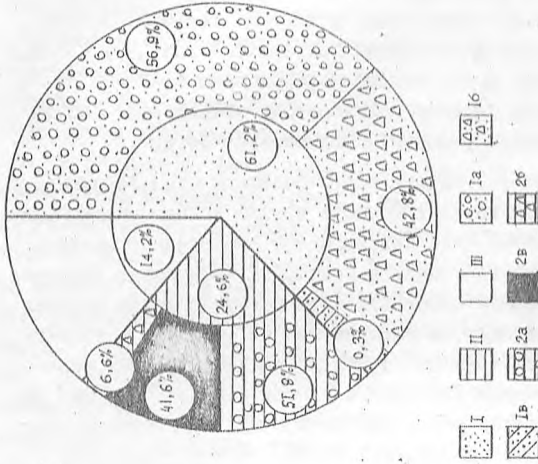


Рис. 6. Миграции хозяев и структура их гельминтофауны. Группы и категории гелиминтов: I - местные гелиминты; Ia - "сезонные"; Ib - "объекты"; Из - "миграционные"; II - тринесные гелиминты; 2a - "объекты"; 2b - "сезонные"; 2з - "жизне"; I - группы и категории не установлены.

Установлены некоторые различия в соотношении категорий гельминтов в зависимости от типа миграций /дальние, ближние/ хозяев. У птиц /кулики, гагары, голенастые и др./, далеко улетающих на зимовку, заметно преобладает категория "северных" гельминтов, составляющих 47,7%, на долю "убиквистов" приходится лишь 38,1%. Птицы /гусинные, чайки, потанки и др./, характеризующиеся ближними зимовками, обладают несколько большим количеством "убиквистов" /45,9%/ по сравнению с категорией "северных" гельминтов /44,4%/.

Фауна гельминтов /217 видов/ водно-болотных птиц Украины формируется в основном в гнездовой части ареала хозяев /категория "северных" составляет 39%/, что подтверждает аналогичную закономерность, установленную для трематод птиц СССР /Быховская-Павловская, 1962/. В формировании основного ядра гельминтофауны ведущая роль принадлежит гнездящимся на Украине птицам, так как у пролетных птиц отмечено всего 14 видов /2,5%/ из числа приносных гельминтов, не завершающих цикл развития в данном регионе. Многими видами гельминтов /203/ птицы могут заражаться как на гнездовье, так и на зимовках /"убиквисты" составляют 36,4%/. Фауна гельминтов региона заметно пополняется во время осенних /12,74%/ и весенних /10,2%/ пролетов за счет приносных видов. Последние включают категорию "южных" /57 видов/.

Полученные нами данные о соотношении категорий гельминтов у птиц, характеризующихся различным типом миграций, в основном согласуются с имеющимися в литературе сведениями по другим регионам. Однако сравнительно большое количество "убиквистов" в гельминтофауне водно-болотных птиц Украины по сравнению, например, с Сибирью /Дайя, 1967/ или Казахстаном /Жатканбаева, 1968/, возможно, объясняется не только накоплением в последние годы новых данных о гельминтофауне птиц в местах зимовок, но и расположением крупных зимовок водно-болотных птиц в северо-западном Причерноморье.

Таким образом, анализ структуры гельминтофауны птиц в связи с их миграциями подтвердил известную для трематодофауны птиц закономерность о преобладающей роли гнездящихся видов птиц в формировании фауны паразитов. Как известно, соотношение категорий гельминтов зависит и от типа миграций птиц. Это определяет некоторое преобладание "убиквистов" в гельминтофауне Украины.

ИЗМЕНЕНИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ В СВЯЗИ С ВОЗРАСТОМ ХОЗЯЕВ

К настоящему времени многие виды птиц исследованы методом возрастнo-сезонного анализа паразитофауны /Догель, 1947, 1962/. В частности, этим методом на Украине В.А.Леонов /1958, 1961/ исследовал серебристую чайку. Кроме того, ряд работ /Марков, 1937; Дубинин, 1938; Белопольская, 1952; Гинецинская, 1952; Судариков, 1952; Быховская-Павловская, 1953, 1962; Шигин, 1954; Спасская, 1958; Туремуратов, 1964; Михельсон, 1965; Толкачева, 1967; Жатканбаева, 1968; Бондаренко, 1975, и др./ содержат сведения о возрастных изменениях гельминтофауны, полученных при сравнении зараженности молодых и взрослых птиц в различных зонах СССР. Такие данные имеются также в работах, касающихся птиц Украины /Пашенко, 1951; Смогоржевская, 1954, 1959, 1962, 1969; Леонов, 1958, 1961; Шевцов, 1958, 1965; Губский, 1960; Искова, 1967, 1969; Корняшин, 1967, 1969; Сергиенко, 1968, и др./. Они показали, что изменения в гельминтофауне различных возрастных категорий хозяев по-разному проявляются у различных отрядов птиц при заражении их отдельными классами гельминтов.

Наши материалы по гельминтофауне птиц северо-западного Причерноморья, как и имеющиеся литературные сведения, показывают, что зараженность трематодами, цестодами, нематодами и скребнями по разному изменяется с возрастом хозяев. В связи с этим, изменяется с возрастом и таксономическая структура гельминтофауны определенной группы птиц. Характер различий гельминтофауны отдельных возрастных категорий птиц в первую очередь зависит от возрастных и сезонных особенностей питания хозяев. Так, у гусиных северо-западного Причерноморья /I группа/ с возрастом уменьшается относительное количество видов трематод и цестод, но возрастает доля нематод /с 7,8% до 15,7%/, что связано с увеличением растительной пищи в рационе взрослых птиц. У куликов, питающихся преимущественно беспозвоночными /II группа/, с возрастом заметно уменьшается доля видов трематод /с 36,1% до 29,6%/, цестоды остаются на том же уровне при одновременном увеличении доли нематод /с 14,5% до 18,4%/ и особенно скребней /с 1,2% до 4,0%/. Видимо, взрослые кулики чаще питаются наземными животными, в частности, жуками и прямокрылыми, известными в качестве промежуточных хозяев многих

скребней, нематод и некоторых цестод. У чаек /Ш группа/ питание рыбой в значительной степени определяет состав их гельминтофауны. Поэтому у них, как и у других птиц, с возрастом уменьшается доля трематод /с 45,4% до 40,9%/ при этом количество видов нематод остается на одном уровне, так как большинство из них попадает в организм хозяина с рыбой, а доля цестод несколько увеличивается /с 13,0% до 20,4%/.

У большинства водоплавающих птиц степень зараженности молодых выше, чем взрослых, а видовой состав более разнообразен у взрослых птиц. Эти данные согласуются с уточнением /Быховская, 1967/ первого правила /интенсивность и экстенсивность инвазии в общем увеличивается с возрастом хозяина/ экологической паразитологии, сформулированного В.А.Догелем /1947/. Водно-болотные птицы в первую очередь заражаются биогельминтами, требующими для своего развития смены хозяев. Это подтверждает выводы Ю.И.Полянского и С.С.Шульмана /1956/, Ю.И.Полянского /1958/, полученные на материале от морских рыб, дополняющие третье правило /раньше всего хозяин большей частью заражается такими паразитами, которые не имеют смены хозяев/ экологической паразитологии. По-видимому, раннее заражение геогельминтами свойственно выводковым сухопутным птицам, собирающим пищу на земле.

ОСОБЕННОСТИ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ ПТИЦ ОТДЕЛЬНЫХ ПРИРОДНО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ РЕГИОНОВ УКРАИНЫ

Гельминты водоплавающих и болотных птиц по характеру развития во внешней среде, кругу промежуточных и резервуарных хозяев являются обычными компонентами прибрежных и водных биоценозов различных природно-географических регионов, пружуроченных к крупным пресным и морским водоемам.

На основании гидробиологических и зоогеографических работ и в соответствии с характером изученности гельминтофауны водно-болотных птиц на территории Украины, мы провели сравнение по 9 различным регионам /Азово-Причерноморье, Низовье Дуная, Нижнее Приднепровье, Нижнее Приднепровье с дельтой, Верхнее Приднепровье, Среднее Приднепровье, бассейн Северского Донца, Западное Полесье, Левобережное Полесье с Верхним Приднепровьем/ различающихся природно-географическими особенностями. Кроме того, проанализированы обобщенные данные по ландшафтно-географическим зонам республики

/Азово-Причерноморье, Степь, Лесостепь, Полесье/.

Обычно ограничиваются характеристикой гельминтофауны типичных для данной местности /зоны/ хозяев /Садов, 1960 и др./. Для выяснения особенностей гельминтофауны отдельных природно-географических регионов и различных ландшафтно-географических зон республики мы использовали несколько приемов. Были установлены коэффициенты общности гельминтофауны и орнитофауны отдельных регионов по методу Соренсена / *Sørensen, 1948*/. Кроме того, сравнили доминантные виды гельминтов и фоновые виды птиц /из числа исследованных/ отдельных регионов, а также выяснили биологические, гостальные и ареалогические особенности фауны гельминтов, зарегистрированных исключительно в одном из отмеченных регионов. Это позволило сделать вывод о том, что сходство или отличия гельминтофауны отдельных регионов определяются природно-географическими условиями, характером водоемов, а также особенностями биоценотических связей паразитов с их окончательными и промежуточными хозяевами. Так, обобщенность и своеобразие гельминтофаунистического комплекса, присущего морскому региону - Азово-Причерноморью, обусловлены большим количеством "морских" и "эвригалинных" видов гельминтов /65/, в числе которых почти все доминантные для этого региона /26 из 27/. Отмечено, что типично "пресноводные" виды птиц /речная и черная крачки, малая чайка, серошекая и черношейная поганки, кряква, шилохвость, чирки, большой баклан, цапли и др./, питаются на морских побережьях в гнездовый период, на пролетах или зимовке заражаются здесь "морскими" гельминтами. Степень сходства гельминтофауны Азово-Причерноморья с другими регионами, характеризующимися наличием только пресных водоемов, невелика /минимум, 11% - Левобережное Полесье; максимум, 38% - Среднее Приднепровье//табл. I/.

Отличия гельминтофаунистических комплексов пресноводных регионов определяются главным образом составом фауны исследованных птиц, особенно из числа специфичных хозяев. В отдельных случаях это отражает ограниченность распространения отдельных видов птиц /каравайка, бакланы, авдотка и др./, либо редкость, спорадичность распространения как окончательных хозяев /скопа/, так и самих гельминтов / *Scaphanocerphalus expansus*, *Renicola undecima*, *Nematostrixa verpenis*, *Parascenogonimus ovatus*, *Sexanvosoga skrjabini*, *Pogroscaesum angusticolle*/. В других случаях различия в видовом составе вскрытых птиц зависели от случайных причин или

Таблица I
Показатели обшности фауны гелъмингов природно-географических регионов

Регионы	Количество обших видов гелъмингов									
	Азово-При-черноморье	Низовье Дуная	Нижнее При-днестровье	Нижнее При-днестровье с дельтой	Верхнее При-днестровье	Среднее При-днестровье	Севеpокий Донец	Западное Полесье	Л. Любеве с Верхним Придне-провьем	
Азово-Причерноморье	362x	87	40	70	79	92	89	46	27	
Низовье Дуная	52	128	38	50	48	51	30	38	14	
Нижнее Приднестровье	19	42	49	24	30	80	25	19	10	
Нижнее Приднестровье с дельтой	30	44	33	97	41	46	32	20	18	
Верхнее Приднестровье	33	39	36	88	117	57	31	34	19	
Среднее Приднестровье	38	40	35	42	47	123	36	28	28	
Северский Донец	18	33	50	48	37	41	51	18	11	
Западное Полесье	22	40	34	25	38	30	32	61	13	
Левобережное Полесье с В. Приднестровьем	11	17	24	12	25	35	25	27	35	

I - По диагонали приведено количество видов гелъмингов в каждом из регионов

Коэффициент обшности /%

сказалась большая разница в количестве исследованных особей того или иного вида хозяина. Поэтому нельзя выделить определенные виды, присущие только какому-либо одному из рассматриваемых регионов.

Выявлено, тем не менее, заметное сходство гельминтофаунистических комплексов низовий и дельт крупных рек - Дуная, Днепра и Днестра /коэффициент общности - 33%-44%. Это объясняется определенным сходством орнитофауны /28% - 45%/, в частности, наличием птиц, гнездящихся только в этих местах /большой баклан, каравайка/. Среди характерных видов гельминтов таких птиц следует отметить *Paruiphlostomum radiatum*, *Patagifer bilobus*, *Petasiger exaeretus*, *Galactosomum phalacrocoracis*, *Hysterothorpha triloba*, *Paradilepis scolecina*, *Eustrongylides exsisius*. Многие из них связаны в своем развитии исключительно с пресноводными организмами и поэтому они не отмечены в Азово-Причерноморье. Так, *P. scolecina*, обычный паразит большого баклана и рыб в дельтах рек отсутствует у длинноносого баклана в Крыму. Кроме того, в эти районы заносится относительно много гельминтов, имеющих морских промежуточных хозяев. Всего здесь отмечено 17 "морских" видов гельминтов, причем особенно много - 14 видов, найдено на Нижнем Приднепровье. Так, например, *G. phalacrocoracis* паразитирует не только у длинноносого баклана, гнездящегося в Крыму, но и у большого баклана в Нижнем Приднепровье. В Среднее Приднепровье таких видов заносится меньше /9/, а всего в Лесостепной полосе Украины их зарегистрировано 10 видов. Еще меньше морских форм - лишь 4 вида - обнаружено у птиц северных полесских регионов.

Высокую степень сходства проявляют гельминтофаунистические комплексы регионов, расположенных на одном пролетном пути птиц - Западное Полесье, Верхнее Приднестровье и Низовье Дуная /38% - 40%/, с одной стороны, и Левобережное Полесье с Верхним Приднепровьем, Среднее и Нижнее Приднепровье - с другой /12% - 42%. Эта зависимость обусловлена распространением инвазии перелетными птицами. Однако, из-за недостаточного широкого охвата гельминтологическими исследованиями водно-болотных птиц в некоторых из сравниваемых регионов указанная закономерность в ряде случаев проявляется недостаточно четко.

Сознавая, что имеющиеся к настоящему времени гельминтологические сведения по многим регионам Украины недостаточно полные, и учитывая, что по нашим данным все-таки сильнее выражено сходство гельминтофаунистических комплексов регионов, расположенных в одной

зоне, мы попытались проанализировать сводные данные по Азово-Причерноморью, Степи, Лесостепи и Полесью. Такое объединение материалов по более крупным регионам дало достаточно высокие показатели сходства /52% - 72%/ видового состава исследованных птиц для всех сравниваемых пар.

Сравнение гельминтофаунистических комплексов более крупных природно-географических регионов Украины еще более отчетливо выявило своеобразие Азово-Причерноморья и показало существенное влияние ландшафтно-климатических отличий на состав гельминтофауны птиц "пресноводных" регионов. Об этом свидетельствует значительное различие видового состава гельминтов птиц Азово-Причерноморья и Полесья /23%/ при существенно более высоких показателях общности для смежных зон /Азово-Причерноморье и Степь; Степь и Лесостепь; Лесостепь и Полесье/. Особенно велико сходство гельминтофаунистических комплексов Лесостепи и Степи /56%/, хотя сходство видового состава исследованных птиц в этом случае не самое большое /58%/. Это касается не только местных, но и принесенных видов гельминтов.

Для каждой из зон характерен свой комплекс доминантных видов гельминтов. Доминирование тех или иных видов в гельминтофауне птиц определенной зоны зависит в первую очередь от характера распространения фоновых видов хозяев. Для Азово-Причерноморья это некоторые виды куликов, для Степи - голенастые, для Лесостепи - пастушки и поганки, для Полесья - гусиные и кулики. Кроме того, большое значение имеет распространение промежуточных хозяев и климатические факторы. Так, *Cryptocotyle concavum* заносится в дельты рек рыбами, распространение *Ligula oolymbi* ограничено местами обитания Вьюновых. *Metagonimus yokogawai* и *Aporoballus muehlingi* связаны с распространением определенных видов моллюсков: *Cotylurus pileatus*, *Diplostomum commutatum*, *Posthodiplostomum cuticola*, а также *Parascaris tridentata* приурочены к южным районам республики, а *Thominx contorta*, *Echinostoma revolutum*, *Echinoparyphium recurvatum* доминируют только в Полесье.

Анализ особенностей фауны местных форм гельминтов диких водно-болотных птиц отдельных природно-географических регионов и экстраполяция данных о нахождении гельминтов, общих для диких и домашних птиц, в одном из регионов на всю ландшафтно-географическую зону позволили составить прогноз обнаружения ряда видов гельминтов у домашних водоплавающих птиц. Так, для всех регионов Украины уста-

новлено в общей сложности 25 видов потенциальных возбудителей гельминтозов домашних уток и гусей.

Большую опасность для домашних уток в Лесостепи, Степи и Азово-Причерноморье представляет гистрихоз и стрептокарроз. В Полесье возбудители этих гельминтозов *Hystrichis tricolor*, *Streptocara crassicauda* отсутствуют или не достигают массового развития. В приморских районах Азово-Причерноморья причиной массового заболевания может быть уже отмеченная у домашних уток *Cryptoscolyx concavum* - фоновая трематода этого региона.

Таким образом, основное значение для формирования гельминтофауны птиц отдельных природно-географических регионов республики имеет состав фаунистических комплексов окончательных хозяев. Однако характерные черты гельминтофауны птиц "морского" региона - Азово-Причерноморья в значительной степени определяются фауной промежуточных и резервуарных хозяев, видовой состав которых здесь существенно отличается от сравниваемых "пресноводных" регионов.

ГОСТАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ

Как известно, одни виды гельминтов проявляют узкую специфичность /приуроченность/ к определенным таксономическим группам хозяев, тогда как у других она выражена слабо /Догель, 1947/. Специфичность гельминта к хозяину - это его относительно стойкое свойство как вида. Имеющиеся в настоящее время сведения позволяют считать, что примерно 70% - 80% известных видов гельминтов паразитируют у позвоночных одного отряда /Контримавичус, 1969/. Исходя из этого мы проанализировали степень специфичности гельминтов птиц по отношению к отрядам хозяев.

В качестве названий групп и комплексов гельминтов с разной степенью специфичности нами выбраны из существующих терминов те, которые соответствуют, по нашему мнению, уровню изученности орнитогельминтофауны. К группе специфичных отнесены гельминты, у которых в числе известных хозяев числятся только представители одного отряда птиц. К группе неспецифичных - те гельминты, которые одинаково часто паразитируют у птиц нескольких /пяти и более/ отрядов. Гельминтов, которые регистрируются преимущественно у птиц одного /редко двух/ отрядов, мы рассматриваем как основных для этих отрядов и как второстепенных - для других отрядов птиц. В число второстепенных включены также факультативные паразиты птиц.

Последняя группа ограничена видами, основными хозяевами которых являются сухопутные птицы или рыбообразные млекопитающие. Специфичных и основных гельминтов мы объединили в комплекс характерных, так как они определенным образом характеризуют гельминтофауну своих хозяев, придают ей своеобразие и отличают от гельминтофауны других групп, таксонов хозяев. Тем самым часто встречающемуся определению "характерный паразит" придается терминологическая конкретность. Соответственно, неспецифичные и второстепенные виды объединяются в комплекс нехарактерных.

Соотношение разных по специфичности групп гельминтов в гельминтофауне определенного таксона или иной группы хозяев рассматривается нами как гостальная структура гельминтофауны.

Гостальная структура гельминтофауны каждого отряда птиц имеет свои особенности, обусловленные прежде всего филогенезом группы и соответствующим местом в биоценозе водоемов. Так, у гусят преобладают гельминты /63,4%/, для которых они являются характерными хозяевами. Чайки, в гельминтофауне которых соотношение всех гостальных групп почти равное /25,0%; 22,7%; 17,4%; 20,5%/, активно участвуют в обмене гельминтами. Это самая массовая группа водоплавающих птиц, отличающаяся высокой экологической пластичностью и разнообразием пищевых связей.

Высокий процент неспецифичных видов гельминтов, присущий отрядам гагар /46,1%/, веслоногих /40,9%/, трубконосых /28,6%/, и поганок /27,8%/, обусловлен ихтиофагией хозяев. Нехарактерные виды гельминтов особенно большое место занимают в гельминтофауне гагар /69,2%/, и трубконосых /57,2%/, зимующих или кочующих в данном регионе.

Гостальная структура гельминтофауны водно-болотных птиц Украины в целом характеризуется значительным преобладанием характерных /77,0%/, для того или иного отряда видов паразитов /рис.2/. Большинство из них встречается у птиц одного отряда /43,6%/. Основные виды гельминтов представлены меньшим числом и составляют 33,4% всех гельминтов.

В гельминтофауне птиц других регионов /Азербайджан, Якутия/ также подавляющее большинство видов относится к характерным /79% и 87%, соответственно/. Интересно отметить, что в условиях Якутии у птиц резко доминируют специфичные виды гельминтов /56,4%/, тогда как в гельминтофауне птиц Азербайджана доля основных /40,3%/, и

специфичных /38,7%/ почти равны. Отчасти это объясняется составом орнитофауны того или иного региона. На Украине особенно много специфичных гельминтов у куликов /38,3% от общего числа видов гельминтов этой категории/. Немало таких паразитов и у гусиных /19,8%/. Эти два отряда птиц особенно многочисленны в северных районах Палеарктики. Такое преобладание гельминтов специфичных по отношению к отрядам свидетельствует о сопряженности эволюции птиц и их паразитов.

Неспецифичных видов гельминтов, одинаково часто встречающихся у птиц нескольких отрядов, у водоплавающих и болотных птиц очень мало. На Украине их зарегистрировано лишь 33 /5,9%/, в Якутии - 29, в Азербайджане - 36. Это, в основном, одни и те же широко распространенные виды гельминтов, нередко вызывающие массовое заражение водно-болотных птиц.

Факультативных паразитов, основными хозяевами которых служат сухопутные птицы или млекопитающие, среди водно-болотных птиц мало. На Украине их найдено 11 видов /2%/, в Якутии их доля составляет 1,7%, в Азербайджане 2,7%.

Основное ядро гельминтофауны водно-болотных птиц в целом составляют характерные и неспецифичные виды. Таких видов в гельминтофауне водно-болотных птиц Украины не менее 82,7%.

На большом материале показаны существенные отличия в проявлении специфичности гельминтов разных классов и соответствующие различия в гостальной структуре трематодофауны, цестодофауны и нематодофауны водоплавающих и болотных птиц. Среди цестод, в частности, специфичных видов в 24 раза больше, чем неспецифичных, тогда как среди гельминтов других классов соотношение равно 2:1 и 5:1, соответственно. Цестоды составляют 50,2% специфичных видов.

Показано, что наряду с узкой специфичностью, существует широкий обмен неспецифичными видами гельминтов между птицами различных отрядов. Это обусловлено тем, что на одних и тех же водоемах, особенно во время гнездования, питается большое количество разнообразных птиц. Широкий спектр питания большинства птиц приводит к тому, что в их организм попадают одни и те же виды животных - промежуточных хозяев. Прежде всего, это массовые виды беспозвоночных, на питание которыми переключается большинство видов птиц. Пролетные птицы, временно останавливающиеся на водоемах, меньше связаны с биоценозами последних и роль их в обмене гельминтами

незначительна.

Обмен гельминтами происходит в основном между представителями наиболее крупных по числу видов и особей отрядов /чайки, кулики, гусиные, голенастые/. Ведущее место в этом процессе занимают чайки, доминирующие по численности на водоемах Украины, обладающие значительной экологической пластичностью и разнообразием пищевых связей. При этом они имеют больше общих видов с куликами /34/, чем с гусями /25/ и голенастыми /19/, в чем сказываются не только экологические связи, но и филогенетическая близость /рис.7/. Однако анализ потенциальных путей обмена, с учетом всех имеющихся в мировой литературе данных, показал, что при сохранении общего характера, относительное значение конкретных направлений обмена в других регионах может заметно отличаться, в частности возрастает в обмене гельминтами роль куликов.

Итак, анализ гостальной структуры гельминтофауны определенного региона не только характеризует фауну паразитов того или иного отряда птиц, но и отражает особенности гельминтофауны экологической группы хозяев в целом и особенности обмена гельминтами в определенных условиях, дает возможность сравнить разные регионы между собой.

АРЕАЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ ВОДОПЛАВАЮЩИХ И ВОДОТЯЖНЫХ ПТИЦ УКРАИНЫ

Гельминтогеография – сравнительно молодая отрасль знаний. Большое значение этому направлению придавали основоположники отечественной паразитологии К.И.Скрябин /1924/, Е.Н.Павловский /1946, 1954/, В.А.Догель /1947/.

Вопросы, связанные с зоогеографией отдельных таксономических групп гельминтов в объеме мировой фауны рассматриваются в работах А.А.Соболева /1947, 1957/, А.А.Спасского /1949, 1951/, А.А.Мозгового /1949, 1953/, Ю.Ф.Морозова /1952/, З.П.Поповой /1955/, В.И.Петроченко /1958/, Е.С.Артюха /1966/, Е.М.Матевосян /1969/ и др. В работах С.М.Делямуре /1956/, В.Л.Контримавичуса /1969/ и др. речь идет о зоогеографии гельминтов отдельных систематических групп позвоночных мировой фауны. В некоторых из них /Спасский, Делямуре, Петроченко, Контримавичус и др./ выделены виды гельминтов, характеризующие тип фауны той или иной зоогеографической области.

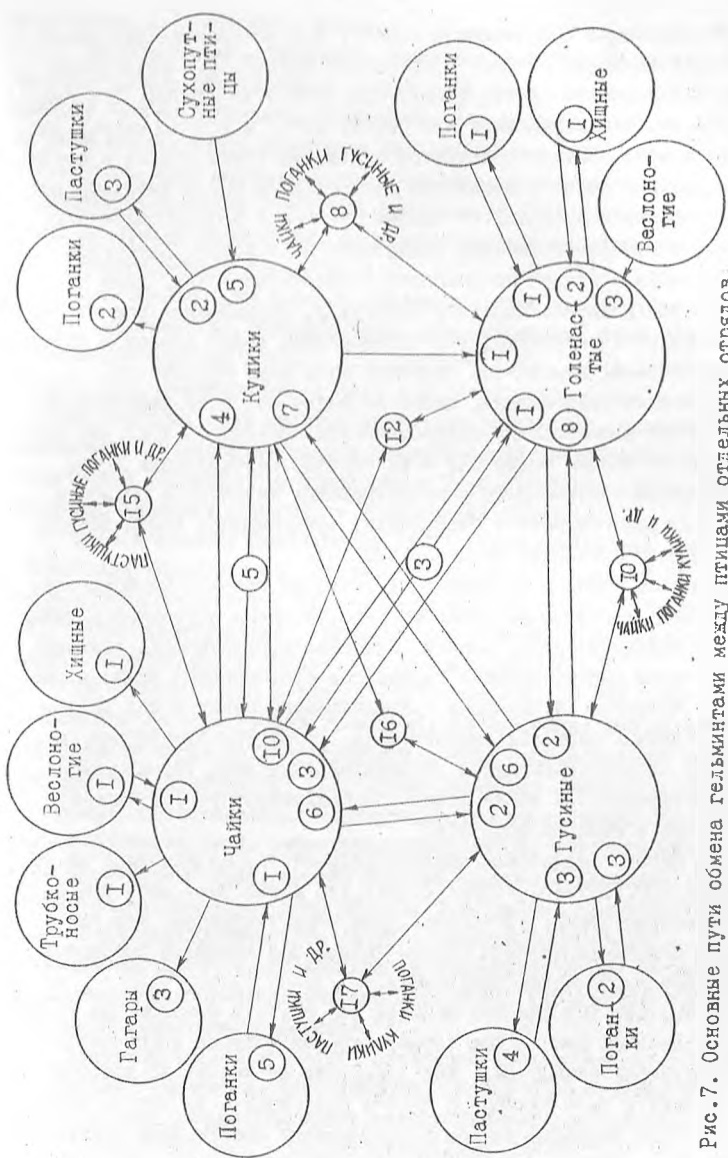


Рис. 7. Основные пути обмена гельминтами между птицами отдельных отрядов.

Исследования А.В.Федюцина /1948/, И.Е.Быхонской-Павловской /1962/, П.Г.Одмарина /1963/, В.П.Шарпило /1964/, О.И.Белогурова /1965/, И.Г.Хохловой /1967, 1968/, В.М.Алексеева /1970/, Е.В.Надточий /1970/, К.М.Рыжикова и др. /1973, 1974/ и др. посвящены зоогеографическому анализу гельминтов отдельных групп хозяев в составе региональных фаун. Большинство авторов этих работ анализируют распространение гельминтов по частям света или зоогеографическим областям. В отдельных работах /Быховская-Павловская, Белогуров, Асадов/ анализ проведен по природно-ландшафтным зонам. Лишь некоторые авторы /Хохлова, Шарпило, Белогуров, Трофименко/ при изучении региональной гельминтофауны определенных групп хозяев в составе фаунистических комплексов выделяли типы фаун гельминтов.

Ареалогический анализ, одной из задач которого является выяснение путей формирования фаунистических комплексов того или иного региона на основе выделения в их составе определенных типов фаун, с учетом современного распространения животных и общности центров их происхождения и расселения, представляет собой важный раздел биогеографических исследований.

Одной из причин, сдерживающих развитие ареалогического анализа в гельминтогеографии является недостаточная изученность гельминтофаун отдельных групп хозяев. Существенную трудность при биогеографической характеристике гельминтов представляет также неравномерность степени изученности гельминтофауны одних и тех же хозяев в различных регионах земного шара. Ощущается отсутствие региональных сводок, касающихся гельминтов отдельных территорий, стран, континентов, а также сводок по гельминтофауне различных видов хозяев в мировом масштабе.

При биогеографическом анализе гельминтов, мы исходили из высказывания В.Г.Гептнера /1936/ о том, что ареал вида есть основа всех зоогеографических построений. При этом учитывали, что выделенные на основании ареалов группы гельминтов являются составной частью биогеографических комплексов.

До сих пор нет единого мнения, что считать ареалом для гельминтов перелетных птиц - всю территорию, на которой встречается /регистрируется/ данный вид, или только ту ее часть, на которой может протекать весь жизненный цикл и происходить заражение птиц.

Наиболее подробно вопрос о соотношении ареала вида паразита и зоны заражения с ареалом хозяев - перелетных птиц рассмотрен в

монографии Л.П.Спасской /1966/.

Мы попытались установить ареал для каждого вида гельминта, сходные ареалы объединить в группы и на основании их наметить отдаленные биогеографические комплексы. Для биогеографического анализа нами использована картотека по трематодам, цестодам, скребням и нематодам птиц мировой фауны, созданная в лаборатории фауны и систематики гельминтов Института зоологии АН УССР на основании обработки не только монографий, но и многочисленных работ, опубликованных в периодических изданиях.

Для обозначения ареалов гельминтов птиц принята биогеографическая терминология, разработанная отечественными биологами А.П.Семеновым-Тяньшанским /1936/, Е.М.Лавренко /1950/, Н.А.Теленгой /1952/, О.П.Крыжановским /1965/, А.А.Петрусенко /1975/ и др. Согласно этим авторам, суша делится на четыре доминиона: Голарктический /Арктогея/ с Палеарктическим и Неарктическим субдоминионами; Палеотропический /Палеогея/ с Эфиопским и Индо-Малайским субдоминионами; Неотропический /Неогея/ и Нотогейский /Нотогея/.

Анализ ареалов большинства /478/ видов гельминтов водно-болотных птиц Украины позволил объединить их в 19 групп и 6 подгрупп, которые укладываются в 6 ареалогических комплексов: полирегиональный, трансголарктический, транспалеарктический, западнопалеарктический, европейский и древнесредиземноморский /рис.8/.

Преобладают виды с транспалеарктическим /23,4%/ и трансголарктическим /20,5%/ распространением, составляющие вместе 43,9%. Велико также число полирегиональных видов, ареалы которых выходят за пределы Голарктики /37,5%/. Среди последних немного космополитов /5,4%/, представленных преимущественно паразитами, общими для диких и домашних птиц. Среди полукосмополитов, составляющих 32,0%, резко преобладают виды, ареалы которых, помимо Голарктики, распространяются на Палеогею, реже Неогею, т.е. районы зимовок птиц. На долю западнопалеарктического /4,2%/, европейского /9,4%/ и древнесредиземноморского /5,0%/ комплексов приходится всего около 20% общего числа видов, но именно они определяют характерные черты, присущие гельминтофауне региона.

Таксономическая структура отдельных ареалогических комплексов заметно отличается. Так, например, среди космополитов мало цестод /19,2%/, тогда как среди трансголарктиков они оказались ведущей группой /46,9%/. В других комплексах преобладают трематоды.

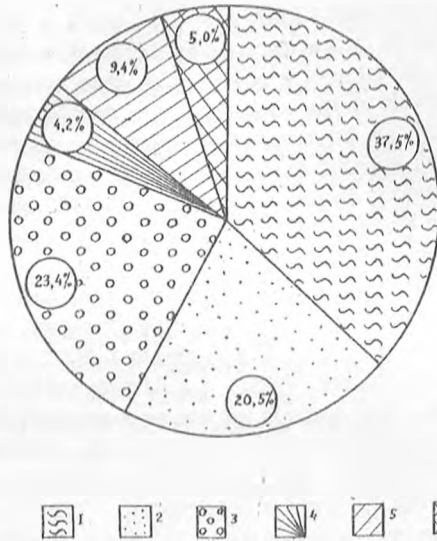


Рис.8. Ареалогическая структура гельминтофауны. Комплексы гельминтов: 1 - полирегиональный; 2 - трансголарктический; 3 - транспалеарктический; 4 - западнопалеарктический; 5 - европейский; 6 - древнесредиземноморский.

Ареалогическая структура трематодофауны, цестодофауны и нематодофауны различна. Так, трематоды представлены в основном полирегионалами /35,2%/ и транспалеарктами /27,8%. Трансголарктов среди них меньше /18,5%. Полирегионалы составляют примерно такую же часть среди цестод /31,9%. Около половины цестод, как и трематод, приходится на трансголарктов и транспалеарктов суммарно, но заметно преобладает первый комплекс /26,7% и 20,9%, соответственно/. Половина нематод, в отличие от предыдущих двух классов, представлена полирегионалами /51,9%/, на долю трансголарктов и транспалеарктов приходится 11,4% и 16,4%, соответственно. Различия в ареалогической структуре разных таксономических групп гельминтов в значительной степени зависят от гостальной структуры группы. Специфичные виды резко преобладают в комплексах, объединяющих гельминтов с узкими ареалами /западнопалеарктический, европейский,

древнесредиземноморский/. Это, несомненно, результат сопряженной эволюции паразитов и их хозяев.

Большинство местных форм гельминтов /84,2%/ обладают широкими ареалами /полирегионалы: космополиты, полукосмополиты; транс-голаркты и транспалеаркты/, тогда как небольшое число видов /15,8%/ составляют западнопалеарктический, европейский и древне-средиземноморский комплексы.

Анализ материалов, касающихся ареалов паразитов и зон заражения хозяев, с учетом типов фаун птиц, предложенных Б.К.Штегманом /1938/, а также гостальности и сведений о распространении видов гельминтов одного рода, позволил нам выделить 5 типов фауны, каждый из которых объединяет виды, характеризующиеся общностью происхождения. Так, с областью Древнего Средиземноморья связаны 24 вида гельминтов / *Echinostomum meleoccephalus*, *E.bursicola*, *Saakotrema metastestis*, *Anacetabulitrema samarae*, *Himantaurus minutus*, *Glaresolepis rosale* и др./, специфичными и основными хозяевами которых служат голенастые, являющиеся представителями средиземноморского типа фауны, а также некоторые кулики и пеганки - птицы общие для средиземноморского и монгольского типов фауны. Среди этих гельминтов 19 видов в настоящее время распространены значительно шире, включая транспалеарктов и космополитов.

Среди специфичных, реже основных, хозяев 8 видов гельминтов имеются птицы /коростель, малая выпь, белый аист, голубой зимород/, относящиеся к представителям европейского типа фауны. Это дает основание предположить паразитирование у них гельминтов /*Sodalis spatulatus*, *Galactosobothrum lacteum*, *Codonoccephalus urnigerus*, *Uvulifer denticulatus* и др./, являющихся представителями европейского типа фауны. Современные ареалы трех из них ограничены Европой, а остальные распространены значительно шире.

К северопалеарктическому комплексу гельминтов могут быть отнесены 28 видов /*Himantula leptosoma*, *Gyapophalus choledochus*, *Aplorarakis dimidiens*, *Eustrongylides tubifex* и др./, характерные хозяева которых /тулес, золотистая ржанка, зук-галстучник, кулик-воробей и др./, относятся к арктическому и сибирскому типам фауны. Среди этих гельминтов преобладают транспалеарктические бо-реальные элементы. Кроме того, с Палеарктикой в целом связаны 4 вида рода *Amidostomum*, которые в настоящее время причислены к полукосмополитам. Североголарктический тип фауны включает 7 видов

гельминтов /цестод рода *Aploporaxivis* /, которым свойственно циркулярное распространение. Большинство "южных" приносных форм гельминтов /53 вида/, очевидно, своим происхождением связаны с Палеотропиками – местами зимовок птиц. Таким образом, наши материалы позволяют судить о принадлежности к определенному типу фауны 124 видов гельминтов.

УЧАСТИЕ ДИКИХ ВОДОПЛАВАЮЩИХ И БОЛОТНЫХ ПТИЦ УКРАИНЫ В РЕЗЕРВАЦИИ И РАСПРОСТРАНЕНИИ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ГЕЛЬМИНТОЗОВ РЫБ, ДОМАШНИХ ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ, НЕКОТОРЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ЧЕЛОВЕКА

Среди гельминтов диких водно-болотных птиц Украины есть три группы видов, имеющих лоймологическое значение. Первая группа включает гельминтов /151 вид; 27,1%/, использующих рыб в качестве промежуточных хозяев; вторая – гельминтов /127 видов; 22,8%/, общих для диких и домашних птиц; третья – гельминтов /41 вид; 7,5%/, общих для птиц и млекопитающих. В числе последних имеется 9 видов гельминтов – случайных возбудителей заболеваний человека. На Украине отмечен лишь церкариоз, который вызывается личинками 2 видов трематод.

Таким образом, из общего числа видов гельминтов, обнаруженных у птиц Украины, 266 видов /47,7%/, как свидетельствуют данные гельминтологической литературы, могут паразитировать у рыб, домашних птиц, некоторых млекопитающих и человека. Около половины из них /123 вида; 22,1%/, уже зарегистрированы у указанных хозяев в пределах республики. Среди них наибольшее эпизоотологическое значение имеет 31 вид гельминтов, вызывающих заболевания промысловых рыб и домашних птиц. В их резервации и распространении принимают участие 11 видов диких птиц /обыкновенная и серебристая чайки, большая и серошекая поганки, серая и рыжая цапли, кваква, краквя, чирки – трескунок и свистунок, пеганка/. Потенциальными возбудителями гельминтозов являются еще 86 /15,4%/, видов из числа местных форм. Остальные 57 видов /приносные формы/ не могут играть на Украине существенной лоймологической роли.

Среди многих видов птиц – резервентов и распространителей возбудителей гельминтозов домашних водоплавающих птиц, промысловых рыб, некоторых млекопитающих и человека, выделены основные по каждой из лоймологических групп гельминтов, по каждому из отрядов

птиц, а также по каждому из наиболее опасных заболеваний. В общем установлено, что в распространении возбудителей гельминтозов домашних водоплавающих птиц и в поддержании численности гельминтов, общих для птиц и человека, наибольшее значение имеют птицы отряда гусиных /кряква, чирки - трескунки и свистунок, пеганка/, а для человека и домашние водоплавающие птицы. Чайкам /серебристой и обыкновенной/, веслоногим /большому баклану/, голенастым /серой и рыжей цаплям и квакве/ и серощекой поганке принадлежит ведущее значение в распространении возбудителей опасных заболеваний рыб и некоторых плотоядных млекопитающих.

Эти данные следует учитывать сельскохозяйственным и некоторым другим органам /МСХ УССР, Главптиццентр, Главрыбвод/ при планировании размещения крупных птицеводческих хозяйств, а также необходимо иметь в виду определенное эпизоотологическое значение птицеферм, расположенных вблизи заповедников, выростных и мальковых рыбоводных прудов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

Разнообразие природных условий, богатая фауна птиц Украины определяют характерные черты гельминтофауны водно-болотных птиц изучаемого региона и прежде всего богатство ее видового состава. Здесь зарегистрировано 580 видов гельминтов /в том числе 249 видов трематод, 216 - цестод, 99 - нематод и 16 скребней/, что составляет 37,3% от общего числа видов гельминтов /1556/, найденных у диких и домашних птиц Советского Союза.

Решающее значение для формирования региональной фауны гельминтов птиц имеет прежде всего состав и разнообразие фаунистических комплексов окончательных хозяев. На Украине основу гельминтофауны, не менее 77%, составляют виды, характерные для отдельных отрядов водно-болотных птиц. На долю неспецифичных видов гельминтов приходится только 5,9%. Такие виды характеризуют не отдельный отряд птиц, а всю экологическую группу хозяев в целом. Таким образом, подавляющее большинство видов гельминтов тесно связаны с водно-болотными птицами. Сухопутные птицы и млекопитающие играют незначительную роль в формировании гельминтофауны водно-болотных птиц Украины - лишь 2% видов гельминтов указанных животных относятся к числу характерных паразитов этих хозяев. Гостальная структура гельминтофауны птиц отдельных отрядов имеет определенные осо-

бенности.

Преобладание характерных видов гельминтов в составе гельминтофауны экологических групп или таксонов птиц – общее правило. Оно отмечено для птиц УССР и других регионов, с которыми мы сравнивали свои материалы. Однако соотношение двух групп характерных видов гельминтов /специфичных и основных/ в разных регионах может существенно различаться. В частности для гельминтофауны водно-болотных птиц Украины свойственно преобладание специфичных видов, паразитирующих только у представителей какого-либо одного отряда птиц /43,6%/.

Виды гельминтов, встречающиеся в основном у птиц одного определенного отряда составляют 33,4% от общего числа. Доля специфичных видов в Якутии – 56%, основные составляют 31%, тогда как в Азербайджане специфичных всего 38,7% /основных – 40,3%/.

Региональные особенности остальной структуры гельминтофауны самым тесным образом связаны с составом орнитофауны региона и характером обмена гельминтами между отдельными отрядами птиц. Среди наиболее обычных птиц четырех отрядов /чайки, кулики, гусиные, голенастые/, гельминтофауна которых объединяет подавляющее число видов /85,4%/, центральное место в биоценозах водоемов Украины занимают чайки, которые наиболее активно участвуют в обмене гельминтами /34 общих вида с куликами; 25 – с гусиными; 19 – с голенастыми/. Это связано с тем, что чайки по численности доминируют в пределах республики, обладают высокой экологической пластичностью и разнообразием пищевых связей, в их гельминтофауне соотношение всех гостальных комплексов почти равное. Анализ потенциальных путей обмена гельминтами показал, что при сохранении общего характера циркуляции гельминтов, относительное значение конкретных групп птиц в других регионах может быть иным. В частности, в северных районах Палеарктики заметно возрастает роль куликов как источника заражения гельминтами птиц других отрядов.

Среди гельминтов водно-болотных птиц Украины преобладают представители "пресноводного" /46%/, "наземно-пресноводного" /20%/ комплексов, тогда как число видов, не связанных с водоемами, естественно невелико, составляет всего 8,1%. В водных и прибрежных биоценозах Украины наибольшее значение имеют связи гельминтов с ракообразными /29,6%/ и рыбами /27,1%/. Значение моллюсков /14,7%/, насекомых /12,6%/ и аннелид /9%/ явно меньше. Удельный вес видов,

попадающих в организм птиц без участия промежуточных хозяев, незначителен /5,4%/.

Сравнение показало, что в Якутии гельминтов, связанных с рыбами мало /16,6%/, тогда как в Азербайджане виды, развивавшиеся с участием рыб и других позвоночных, доминируют /51,3%/. Здесь также больше, чем в других регионах, гельминтов, попадающих в организм птиц через наземных животных и без промежуточных хозяев /гельминтов/. Подобные региональные различия определяются прежде всего видовым составом, разнообразием и численностью отдельных групп птиц, в частности преобладанием в Якутии гусиных и куликов, а в Азербайджане - рыбоядных птиц¹. Региональные особенности фауны промежуточных хозяев, обуславливаемые ландшафтно-климатическими отличиями, сами по себе имеют подчиненное значение. Однако, в определенных условиях их роль может быть значительной. Так, своеобразие Азово-Причерноморья как "морского" региона определяют "морские" и "эвригалинные" виды гельминтов /65/. Они составляют большинство доминирующих здесь видов /26 из 27/.

Тесная связь с водной средой обуславливает основную особенность таксономической структуры гельминтофауны водно-болотных птиц - преобладание трематод или цестод, тогда как в гельминтофауне сухопутных птиц доминируют нематоды. Для гельминтофауны диких водно-болотных птиц Украины характерно доминирование трематод /241 вид; 43,3%/. Аналогичный характер имеет таксономическая структура гельминтофауны птиц Азербайджана, где трематоды составляют 56,9%. В Якутии доминирующей группой гельминтов у птиц являются цестоды /39,6%/. Нематоды во всех регионах составляют менее 1/5 от общего числа видов /16,5% - 19,4%/.

Гельминтофауна водно-болотных птиц Украины формируется в основном гнездящимися видами птиц. Пролетные птицы вносят в фауну только 2,5% видов, несмотря на то, что более половины видов исследованных птиц принадлежат к пролетным, среди которых 24,3% являются фоновыми. В связи с этим гельминтофауна птиц Украины состоит в основном из местных форм /61,2%/. У птиц, совершающих дальние миграции /кулики, гагары, голенастые и др./, фауна "северных" и "южных" категорий гельминтов относительно богаче, чем у птиц /гусиные и др./, имеющих близкие зимовки /47,7% и 11,2%: 44,4% и 9,5% соответственно/. "Убиквистов", наоборот, больше у птиц, совершающих близкие миграции /45,9%/, нежели у птиц, гнездящихся и зимовки

которых далеко удалены друг от друга /38,1%/. Одной из особенностей гельминтофауны региона является несколько большая доля "убиквистов" по сравнению, например, с Сибирью или Казахстаном, что связано с наличием крупных зимовок водно-болотных птиц в северо-западном Причерноморье и заражением птиц как в гнездовой период, так и на зимовках.

Характерные черты, присущие гельминтофауне птиц Украины, ее отличия от таковой птиц отдельных территорий, определяют биогеографические элементы западнопалеарктического, европейского и древнесредиземноморского комплексов, несмотря на то, что по численности они составляют всего 20% ее состава. Об автохтонности элементов перечисленных комплексов гельминтов может свидетельствовать преобладание в их составе специфичных видов. Цестодофауну рыб Украины также характеризуют автохтонные виды, относящиеся к понто-каспийско-аральскому комплексу, составляющему 50% от общего числа, палеарктических видов значительно меньше /Кулаковская, 1969/. Доминирование транспалеарктического /23,4% и трансголарктического /20,5% комплексов гельминтов птиц при наличии большой группы полирегиональных видов /37,5%/, ареалы которых выходят за пределы Голарктики, связано с большой подвижностью хозяев, прежде всего их сезонными миграциями. Этим объясняется преобладание полукосмополитов, ареалы которых распространяются, помимо Голарктики, на Палеогею, реже Неогею, в единичных случаях на Нотогею, т.е. места зимовок птиц. Среди космополитов, составляющих 5,4%, преобладают паразиты, общие для диких и домашних птиц, т.е. их всеветное распространение в большинстве случаев вторично, связано с хозяйственной деятельностью человека. Виды гельминтов с широкими ареалами доминируют также в гельминтофауне водно-болотных птиц Якутии и Азербайджана. Однако, если в Якутии полирегиональных видов заметно меньше, чем на Украине /20,7%/, то в Азербайджане - это самая многочисленная группа /45,0%/. Для гельминтофауны птиц Азербайджана, как и для Украины, характерно наличие древнесредиземноморских и европейских видов и, кроме того, группы видов, связанных с юго-востоком или востоком Палеарктики. Якутию характеризует крупный восточнопалеарктический комплекс гельминтов, а также элементы, связанные с Берингией, при полном отсутствии древнесредиземноморских видов.

Ареалогические данные свидетельствуют о гетерогенности гелъ-

минтофауны птиц и позволяют подойти к решению проблемы о ее становлении, в частности проанализировать вопрос о типах фаун гельминтов. Выделено 5 групп гельминтов /древнесредиземноморская, европейская, северопалеарктическая, североголарктическая, палеотропическая, каждая из которых объединяет виды, связанные общностью географического происхождения. Комплексы паразитов в основных чертах соответствуют типам фаун птиц Палеарктики Штегман, 1938; Воинственный, 1960; Долбик, 1971; Казаков, 1974, и др./.

Таким образом, основные закономерности, определяющие региональные особенности структуры гельминтофауны водно-болотных птиц, заключаются в следующем:

1. Видовой состав гельминтофаунистических комплексов зависит прежде всего от особенностей орнитофауны региона. Гостальная структура гельминтофауны отличается преобладанием характерных для того или иного отряда птиц видов гельминтов и незначительной долей видов гельминтов, в равной мере распространенных среди представителей нескольких отрядов одной экологической группы птиц. Ведущая роль в формировании гельминтофауны принадлежит гнездящимся в регионе видам птиц.

2. Обитание на одних и тех же водоемах птиц разных отрядов, при наличии у них общих пищевых объектов, обеспечивает возможность обмена неспецифичными видами гельминтов и теми гельминтами, которые, являясь "основными" паразитами птиц того или иного отряда, в качестве "второстепенных" способны паразитировать у других хозяев. Конкретное направление и интенсивность обмена гельминтами зависит от состава, численности и диапазона экологической пластичности отдельных групп хозяев.

3. Региональные особенности фауны беспозвоночных и позвоночных, которые могут служить промежуточными и резервуарными хозяевами, имеют подчиненное значение. Однако в определенных условиях они могут накладывать существенный отпечаток на фауну местных гельминтов, обуславливая, в частности, характерные черты, присущие гельминтофауне птиц "морских" регионов.

4. Таксономическая структура гельминтофауны птиц отдельных отрядов отражает филогенетические связи хозяев. Она определяется исторически сложившейся пищевой специализацией птиц и особенностями эволюции жизненных циклов гельминтов разных таксонов. В гельминтофауне водно-болотных птиц преобладают по числу видов трема-

тоды или цестоды.

5. Биологическая структура гельминтофауны птиц определяется исторически сложившимися пищевыми связями окончательных и промежуточных хозяев. Для водно-болотных птиц она характеризуется преобладанием биогельминтов, заражение которыми происходит через водных животных. Птицы, экология которых резко отличается от родственных видов, как ухвилло, отличаются обедненной гельминтофауной из-за разрыва пищевых связей, обеспечивающих заражение их характерными для этой группы хозяев гельминтами.

6. Существует тесная зависимость сезонных различий в структуре гельминтофауны от изменений состава пищи птиц в разные периоды их преживания в регионе /гнездование, пролет, зимовка/, о чем свидетельствуют особенности, характерные для птиц разных трофических групп. Существенное значение при этом имеет тип миграции птиц /ближние или дальние перелеты/ и сезонные изменения видового состава орнитофауны региона.

7. Широкое распространение большинства видов водно-болотных птиц, их сезонные миграции в сочетании с подчиненным значением физико-географических условий распространения промежуточных хозяев, обуславливают особенность ареалогической структуры гельминтофауны этих птиц, заключающуюся в доминировании полирегионального, трансголарктического и транспалеарктического комплексов. Характерные черты региональной гельминтофауны определяют виды с узкими ареалами, хотя их доля невелика.

8. Гельминтофауна птиц региона гетерогенна и состоит из видов, относящихся к разным типам фаун: древнесредиземноморскому, европейскому, северопалеарктическому, североголарктическому и палеотропическому. Эти группы в основных чертах соответствуют типам фаун птиц Палеарктики.

9. В состав гельминтофауны водно-болотных птиц входит три группы видов, имеющих лоймологическое значение: 1/ гельминты, развивающиеся с участием рыб; 2/ гельминты, общие для диких и домашних птиц; 3/ гельминты, общие для птиц и млекопитающих, включая человека. Существенное эпизоотологическое значение может принадлежать только местным видам гельминтов и роль птиц в их распространении зависит от конкретных региональных условий.

ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ

Конкретные рекомендации по профилактике и химиопрофилактике наиболее опасных гельминтозов домашних птиц, составленные автором для птицеводческих хозяйств колхозов Вознесенского района, переданы Институтом зоологии АН УССР в 1963 году в Главветупр МСХ УССР.

Фактические данные и теоретические положения диссертации войдут в соответствующие учебники и спецкурсы по гельминтологии и общей паразитологии для студентов биологических и ветеринарных факультетов вузов Украины.

Материалы и результаты данной работы используются Институтом зоологии АН УССР при написании отдельных выпусков из серии "Фауна Украины".

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Дигенетические трематоды рыбоядных птиц долины Днепра. - В кн.: Тез. докл. X науч. сессии. Секция биологии. К.: Изд-во КГУ, 1953, с. 54-55.
2. Материалы к фауне трематод рыбоядных птиц долины среднего Днепра. - Тр. биолого-почвенного фак-та КГУ, 1953, № 9, с. 159-172.
3. Гельминтофауна рыбоядных птиц долины Днепра. - В кн.: Тез. докл. 8-го совещ. по паразитологическим проблемам. М.: Изд-во АН СССР, 1955, с. 140-141.
4. Гельминтофауна рыбоядных птиц долины Днепра. - В кн.: Проблемы паразитологии: Тр. II Науч. конф. паразитологов УССР. К.: Изд-во АН УССР, 1956, с. 111-113.
5. Сосальщики рыбоядных птиц долины р. Днепра. - Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1956, т. 16, с. 244-263.
6. О *Reighardia sternaë* Dies. (*Pentastomida*), описанной как *Equamofilaria macroovata* Serkova (*Nematoda*) - Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1956, т. 16, с. 213-217 /соавтор М.Н. Дубинина/.
7. Гельминтофауна рыбоядных птиц Крымского полуострова. - Наук. щорічник біол. фак-ту КДУ за 1956 р., 1957, с. 740-741.
8. Экологическая характеристика гельминтов рыбоядных птиц долины Днепра. - В кн.: Вопр. экологии. К.: Изд-во КГУ, 1959, т. 3, с. 222-231.
9. Гельминтофауна сероцекой поганки *Colymbus griseigene* Bodd. /Крымской обл.- В кн.: Проблемы паразитологии: Тр. III науч. конф. паразитологов УССР. К.: Изд-во АН УССР, 1960, с. 68-69.

10. Методы прижизненной диагностики главнейших гельминтозов домашних птиц. - В кн.: Методы изучения паразитол. ситуации и борьба с паразитозами сельскохозяйственных животных. К.: Изд-во АН УССР, 1961, с.85-95.
11. Цестоди рибодільних птахів долини Дніпра. - Зб. праць Зоол. музею Ін-ту зоол. АН УРСР, 1961, № 30, с.52-66.
12. Гельмінтофауна довгоносого /хочлатого/ баклана *Phalacrocorax aristotelis* L., Крымской области.- В кн.: Проблемы паразитологии: Труды УРНОП. К.: Изд-во АН УССР, 1961, № 1, с.207-221.
13. К экологической характеристике гельминтофауны рибодільних птахів Крымской области.- В кн.: Вопр. экологии. К.: Изд-во КГУ, 1962; т.8, с.108-109.
14. Нематоди рибодільних птахів долини р.Дніпра. - В кн.: Матеріали до вивчення історії та природи району Капівського заповідника. К.: Вид-во КДУ, 1962, с.118-127.
15. Про синоніміку *Saakotrema metatestis* (Saakowa, 1952). - Доп. АН УРСР, 1962, № 4, с.547-550.
16. Степень изученности гельминтофауны птиц, связанных с водной средой /исключая куликов/ на территории УССР.- В кн.: Тез. докл. науч.конф. ВОГ. М.: 1962, ч.1, с.153-155.
17. Новый вид и род скребней *Hemischinosoma ponticum* sp.n., gen.n. (*Acanthocephala*) от баклана с побережья Черного моря. - Зоол. журн., 1962, т.41, вып.6, с.936-939 /соавтор В.И.Петроченко/.
18. Результаты работы в области гельминтологии отдела паразитологии АН УССР.- В кн.: Материалы науч.конф. ВОГ. М.: 1963, ч.11, с.99-101.
19. Фауна и экология гельминтов домашних птиц правобережной степи УССР. - В кн.: Проблемы паразитологии: Труды IУ научной конференции паразитологов УССР. К.: Изд-во АН УССР, 1963, с.266-268 /соавтор Н.И.Искова/.
20. Роль диких водоплавающих птиц в распространении гельминтов домашних птиц и промысловых рыб на территории правобережной степи УССР.- В кн.: Проблемы паразитологии: Труды IУ научной конференции паразитологов УССР. К.: Изд-во АН УССР, 1963, с.92-93 /соавтор Л.А.Смогоржевский/.
21. Степень изученности гельминтофауны водоплавающих птиц на территории УССР. - В кн.: Проблемы паразитологии: Тр. УРНОП.

- К.: Наукова думка, 1964, № 3, с.125-189;
22. Роль диких гусеобразных Черноморского побережья в распространении возбудителей нематодозов домашних водоплавающих птиц. - В кн.: Повести орнитологии: Материалы IV Всесоюзн. орнитол. конф. Алма-Ата: Наука, 1965, с.353-354.
 23. К фауне нематод куликов Черноморского побережья. - В кн.: Работы по паразитофауне Юго-Запада СССР. Кишинев: 1965, с.131-134.
 24. К гельминтофауне рыбоядных птиц Юго-Восточной Туркмении. - В кн.: Материалы к докл. науч. конф. ВОГ, М.: 1965, с.228 /соавторы В.В.Корншин, Н.И.Искова, А.Эминов/.
 25. Гельминтофауна домашних птиц Правобережной степи УССР. - В кн.: Паразиты и паразитозы человека и животных: Проблемы паразитологии. К.: Наукова думка, 1965, с.162-168.
 26. К изучению нематод птиц отряда *Anseres* Черноморского побережья. - В кн.: Паразиты, промежут. хозяева и переносчики: Проблемы паразитологии. К.: Наукова думка, 1966, с.118-123.
 27. К гельминтофауне водно-болотных птиц Левобережной степи УССР.- В кн.: Материалы к науч. конф. ВОГ. М.: 1966, ч.III, с.263-265 /соавторы Н.И.Искова, В.В.Корншин/.
 28. *Curtuteria nematopodis* sp.nov. (Trematoidea, Echinostomidae, Himasthinae - новый вид от кулика-сороки. - В кн.: Краевая паразитология и природная очаговость трансмиссивных болезней. К.: Наукова думка, 1966, с.108-111 /соавтор Н.И.Искова/.
 29. Нематоды водно-болотных птиц Левобережной степи УССР. - В кн.: Проблемы паразитологии: Тез. докл. У научной конф. УРНОП, К.: Наукова думка, 1967, с.193-194.
 30. Фаунистический обзор нематод водно-болотных птиц Черноморского побережья.- В кн.: Тез. докл. научной конференции, посвященной 40-летию Черноморского государственного заповедника. К.: Наукова думка, 1967, с.82-85.
 31. К фауне скребней водно-болотных птиц Черноморского побережья.- В кн.: Тез. докл. научной конференции, посвященной 40-летию Черноморского государственного заповедника. К.: Наукова думка, 1967, с.86-88 /соавтор А.Н.Гриценко/.
 32. Особенности гельминтофауны пеганки, гнездящейся на Черноморском побережье.- В кн.: УП Всес. конф. по природной очаговости болезней и общим вопросам паразитологии животных: Подсекция

- Общей гельминтологии. Алма-Ата; Самарканд: 1969, с.47-50 /соавторы В.В.Корнющин, Н.И.Искова/.
33. К выяснению особенностей нематодрофауны в зависимости от возраста хозяина /по материалам от водно-болотных птиц Причерноморья/. - В кн.: Проблемы паразитологии: Тр. VI науч. конф. паразитологов УССР. К.: Наукова думка, 1969, ч. I, с. 229-231.
 34. Скребни водно-болотных птиц Черноморского побережья. - В кн.: Проблемы паразитологии: Тр. VI науч. конф. паразитологов УССР. К.: Наукова думка, 1969, ч. I, с. 231-233 /соавтор А.П. Гриценко/.
 35. К гельминтофауне лысухи Черноморского побережья. - В кн.: Проблемы паразитологии: Тр. VI науч. конф. паразитологов УССР. К.: Наукова думка, 1969, ч. I, с. 112-114 /соавтор Н.И. Искова/.
 36. К уточнению систематического положения некоторых нематод надсемейства *Acuarioidae* Sobolev, 1949. - В кн.: Материалы науч. конф. ВОР: 1968. М.: 1971, вып. 22, с. 225-229.
 37. Результати наукових досліджень лабораторії гельмінтології Інституту зоології АН УРСР і перспективи їх розвитку. - В кн.: Паразити, паразитози та шляхи їх ліквідації. К.: Наукова думка, 1972, вип. I, с. 59-63.
 38. Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны УССР. - В кн.: Проблемы паразитологии: Тр. VII науч. конф. паразитологов УССР. К.: Наукова думка, 1972, с. 279-281.
 39. До з'ясування синоніміки *Echinochasmus (Episthmium) mathewossiana* Schachtachtinskaja in Kurashvilli, 1957 (*Trematoda, Echinostomatidae*). - В кн.: Паразити, паразитози та шляхи їх ліквідації. К.: Наукова думка, 1972, вип. I, с. 174-177.
 40. Про видовий склад роду *Ignavia* Freitas, 1948 та його положення в системі родини *Echinostomatidae*. - В кн.: Паразити, паразитози та шляхи їх ліквідації. К.: Наукова думка, 1973, вип. 2., с. 68-72.
 41. Тип Первичнополостные черви - *Nemathelminthes* Schneider, 1866. - В кн.: Определитель паразитов позвоночных животных Черного и Азовского морей. К.: Наукова думка, 1975, с. 383-462 /соавторы Делямуре С.Л., Маргаритов Н.М., Мордвинова Т.Н., Николаева В.Н./.

42. Скребни - *Acanthocephales. Polymorphidae.* - В кн.: Определи-
тель паразитов позвоночных животных Черного и Азовского морей.
К.: Наукова думка, 1975, с.378-382.
43. Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны Украины. -
К.: Наукова думка, 1976, 416 с.
44. Опыт анализа структуры гельминтоценоза черноморской популяции
длинноносого баклана. - В кн.: Итоги и перспективы исследова-
ний по паразитологии в СССР. М.: Наука, 1978, с.161-174.
45. Особенности биоценологических связей гельминтов в отдельных при-
родно-географических регионах Украины. - *Fourth International
congress of parasitology. Short communications, Sect. H.,
Warszawa : Published by the Organizing Committee, 1978,
p.53-54.*
46. Материалы по гельминтофауне птиц Черноморского государствен-
ного заповедника. - В кн.: 50 лет Черноморскому государствен-
ному заповеднику: Мат. рес. семинара-совещания. К.: Наукова
думка, 1978, с.141-152 /соавторы Н.И.Искова, В.В.Корнюшин,
А.Н.Шалимова/.