

576  
Т-516

МИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР  
ННЫЙ УЧЕНЫЙ СОВЕТ ИНСТИТУТОВ ЗООЛОГИИ  
И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОЛОГИИ

На правах рукописи

ТОКОБАЕВ Марат Молдогазиевич

ГЕЛЬМИНТЫ ДИКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ  
СРЕДНЕЙ АЗИИ

(опыт эколого-географического анализа)

На русском языке

Специальность — 03.00.20 — Гельминтология

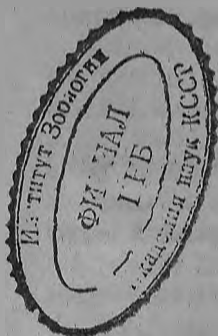
Автореферат  
на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Алма-Ата 1973

570  
T-516

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР  
Объединенный Ученый Совет Институтов Зоологии и  
Экологической Биологии

На правах рукописи



ТОКОВАЕВ Марат Молдогазиевич

ГЕЛЬМИНТЫ ДИКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СРЕДНЕЙ АЗИИ  
(опыт эколого-географического анализа)  
На русском языке

Специальность - 03.00.20 - Гельминтология

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

Алма-Ата 1973

576.895.1

Т 516

Работа выполнена в Институте биологии Академии наук Киргизской ССР.

Научный консультант: доктор биологических и ветеринарных наук, профессор В.М.Ивашкин.

Официальные оппоненты:

- 1. Академик АН Каз.ССР, доктор ветеринарных наук, профессор С.Н.Боев.
- 2. Доктор ветеринарных наук, профессор Б.П.Воеволодов.
- 3. Доктор биологических наук В.Я.Панин.

Ведущее научное учреждение - Одесский Государственный Университет.

Защита диссертации состоится на заседании Объединенного Ученого Совета институтов зоологии и экспериментальной биологии Академии наук Казахской ССР "15" июня 1973 г.

Автореферат разослан "19" апреля 1973 г.

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке Академии наук Казахской ССР.

Отзывы на автореферат в 2-х экземплярах просим прислать по адресу: 480072, г.Алма-Ата, пр.Абая, 38. Институт экспериментальной биологии АН Каз.ССР.

Ученый секретарь Объединенного Совета,  
Доктор биологических наук, профессор

А.М.Мурзамадиев

## В В Е Д Е Н И Е

Как известно, первые обзоры гельминтов на территории Средней Азии были сделаны в конце XIX века знаменитым русским путешественником А.П.Федченко. По начало систематическому изучению мира гельминтов диких и домашних животных Средней Азии положено академиком К.И.Скрябиным. В настоящее время накоплено большое количество сведений об этой группе беспозвоночных животных.

Существенный вклад в дело изучения гельминтов диких млекопитающих центральной и южной части Казахстана внесли А.И.Агапова, С.Н.Боев, В.И.Бондарева, Е.В.Гвоздев, Л.И.Лавров, В.Я.Панин, Ю.И.Прядко, И.Б.Соколова, Б.Ш.Шайкенов, В.А.Шоль. В Узбекистане много внимания этому уделили М.А.Султанов, П.Муминов, Н.Давлятов, М.Адышева, Е.К.Кочанов, И.Х.Иргашев, В.М.Садыков, в Туркмении — Я.Бабаев, В.В.Кибаккин, В.Л.Контримавичус, в Таджикистане — Н.В.Баданин, Е.Ф.Соснина, Э.Л.Занина, А.Гафуров. О гельминтах диких млекопитающих Киргизии имеются сведения в работах В.Г.Массино, В.В.Демидовой, В.Г.Гагарина, К.И.Иксанова, А.А.Спасокого, М.М.Токобаева, К.В.Эркулова.

Изданы крупные монографические работы С.Н.Боева, И.Б.Соколовой, В.Я.Панина (1962, 1963), В.Г.Гагарина (1963), опубликовано много статей, в которых освещаются особенности состава фауны гельминтов млекопитающих различных отрядов, семейств, родов и видов. Все это позволяет считать, что гельминтофауна диких млекопитающих Средней Азии изучена относительно полно, хотя имеются и отдельные пробелы, особенно по таким группам как *Insectivora* и *Chiroptera*.

Изучение фауны гельминтов млекопитающих Средней Азии, как нам кажется, вступает в новый период, который можно назвать синтетическим. Он характеризуется необходимостью изучения гельминтов не только отдельных отрядов млекопитающих, но и определяет более общие задачи, важнейшей из которых следует считать познание некоторых закономерностей состава фауны гельминтов диких млекопитающих этого региона в целом.

Для этого мы воспользовались методом, предложенным Е.М.Лавренко (1962): 1. сравнительный обзор физико-географических условий интересующей нас территории; 2. географический анализ состава гельминтов на уровне семейства, рода и, частично, вида, с выделением виде-

мичных для данной территории таксонов разного ранга; 3, общий обзор фауны гельминтов с выделением господствующих комплексов их на определенных территориях Средней Азии.

При решении этих задач мы столкнулись с рядом трудностей. Первое, что следует отметить – это в известной мере "агеографичность" сведений о видовом составе гельминтов определенных групп хозяев. К сожалению, во многих работах отсутствуют сведения о точном географическом местонахождении гельминтов. Обычно указывается административная единица территории, на основании чего трудно получить представления об условиях обитания хозяина гельминта.

Известно, что для горных территорий наиболее характерной чертой является высотная поясность в размещении растительных и животных организмов. Нельзя сказать, что вопросам высотного распределения гельминтов в горах Средней Азии не уделялось внимания, достаточно назвать работы С.Н.Боева и его учеников, В.Г.Гагарина, К.Э.Эркудова. Причем установлено, что фауна гельминтов позвоночных высокогорий прежде всего характеризуется бедностью видового состава большинства семейств и наличием экологически пластичных форм, наряду с которыми имеются виды, распространенные только здесь. Однако значительная часть горных территорий Средней Азии оказалась мало обследованной и имеющиеся данные не позволяют в полной мере выделить более мелкие фаунистические комплексы гельминтов в пределах единой горной системы.

В свою очередь на территории равнин Средней Азии выделяются различные типы пустынь – песчаные, глинистые, каменисто-щебнистые, гипсовые, весьма характерны здесь takyры. Но опять-таки из-за "агеографичности" фактического материала трудно выявить особенности распространения гельминтов в каждом типе пустыни. Поэтому мы приняли следующее физико-географическое деление Средней Азии: территории равнин и территория гор.

Территория равнин характеризуется прежде всего малым количеством осадков и чрезвычайно высокими температурами воздуха и поверхности почвы в летний период, именуемый Т.Э.Захидовым (1971) – ксеротермическим. Отдельные участки территории гор не равноценны, но тем не менее для них свойственно вертикальное расчленение рельефа, что создает необычайное разнообразие экологических ниш, насыщенных

очень богатым комплексом беспозвоночных и позвоночных животных. В настоящее время основные закономерности правил экологической паразитологии можно считать решенными, что хорошо показано в работах В.А. Догеля и во многих других. Обычно для анализа тех или иных особенностей фауны гельминтов и факторов, определяющих ее становление, пользуются двумя градациями этих животных — гео и биогельминт. В результате исследований мы пришли к выводу о необходимости выделения более мелких биологических групп гельминтов, так как не всегда в полной мере можно выявить основные пути становления фауны гельминтов какой-либо группы хозяев, относящихся к разным отрядам или семействам, используя только эти два понятия. Поэтому нами на основании анализа литературных и собственных данных предложена новая биологическая классификация гельминтов.

Многие исследователи животного мира Средней Азии подчеркивали его своеобразие — необычно высокую пропорцию эндемичных форм как на видовом, так и родовом уровнях. Причем эти выводы получены в результате изучения географического распространения наиболее массовых групп животных Средней Азии (насекомых, рептилий, грызунов). Между тем подобный анализ фауны гельминтов специально еще не проводился. Поэтому наряду с характеристикой состава гельминтов у млекопитающих равнин и гор мы провели ареалогический анализ фаунистических комплексов гельминтов этих хозяев.

Известно, что огромное число видов животных, начиная от беспозвоночных и кончая высокоорганизованными млекопитающими, оказываются носителями гельминтов на разных стадиях развития. Следовательно, невозможно исключить их из общего потока биологического вещества в биосфере. Однако, чтобы определить роль паразитических червей в биогеоценозах, необходимо более подробно рассмотреть отдельные моменты во взаимоотношениях гельминтов с их хозяевами и с окружающей средой. Эти отношения, принципиально одинаковые по своей сущности, тем не менее имеют различную форму проявления в зависимости от того, где они реализуются в естественных биогеоценозах или в условиях, где имеется непосредственное влияние человека на природно-территориальные комплексы. Поэтому мы сочли возможным остановиться на проблеме о регуляторных функциях гельминтов в биогеоценозах.

Таким образом, перед нами стояли следующие задачи:

I. Обобщить сведения о составе и таксономической структуре гель-

минтов диких млекопитающих Средней Азии.

2. Сопоставить данные о географическом распространении родов и частично видов гельминтов разных классов и выявить пропорцию эндемичных форм у этих таксономических категорий.

3. Рассмотреть особенности распределения гельминтов различных биологических групп среди хозяев, населяющих равнины и горы Средней Азии.

4. Остановиться на роли гельминтов в биогеоценозах (в порядке обсуждения), а также значении диких млекопитающих как резервентов возбудителей гельминтозов человека и домашних животных.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ СРЕДНЕЙ АЗИИ

В настоящее время литература, посвященная физико-географической характеристике Средней Азии, столь обширна, что только перечисление одних названий займет многие страницы автореферата. Из общего обзора природных условий Средней Азии можно сделать два заключения.

1. Территория равнин характеризуется относительно широкой однотипностью и пространственной стабильностью физико-географических и экологических условий среды. Здесь имеет место малое количество осадков (максимальное количество их выпадает весной и зимой, летом их практически нет), максимальная температура воздуха в тани почти  $50^{\circ}$  и на поверхности почвы около  $80^{\circ}$ , резко выраженный недостаток влаги, разреженность растительного покрова, сильная солнечная радиация. Все это приводит к тому, что активный период почти всех обитателей пустыни летом приходится на ночное время, когда температура воздуха и поверхности почвы снижается.

2. Горные районы резко отличаются от равнин прежде всего необычайным разнообразием и сложным размещением в их пределах физико-географических и экологических факторов, а также, и это важно подчеркнуть, весьма разнообразным сочетанием этих факторов. Для высокогорий характерны низкие годовые: ночные температуры воздуха летом, короткое и холодное лето, длинная и холодная зима, сильная солнечная радиация, большая часть осадков выпадает летом и часто в твердом виде; низкие ночные температуры даже в летний период определяют дневную активность многих обитателей.

Настоящая работа основана на многолетних исследованиях по изучению фауны гельминтов диких млекопитающих Киргизии, проводимых лабораторией гельминтологии АН Кирг.ССР. Помимо этого нами изучена коллекция гельминтов от грызунов Таджикистана, любезно переданная нам Э.Л.Заниной.

В 1961 году мы совершили экспедиционную поездку в южные районы Казахстана (урочище Кенес-Анархай), где исследовалась фауна гельминтов грызунов. В апреле-мае 1965 г. была предпринята поездка по маршруту Фрунзе-Чимкент-Ташкент-Бухара-Чарджоу-Нерки-Самарканд-Педжикент и обратно. За это время мы смогли отловить грызунов и зайцеобразных в пустынях Кара-Кумы, в Каршинокой Голодной степи, в Зеравшанской долине.

Изучение распространения наземных моллюсков — необходимое звено в разработке биологических основ борьбы с целым рядом опасных гельминтов домашних и диких животных. В 1960-1964 гг. под руководством профессора П.В.Матеекина нами проведены специальные исследования по фауне наземных моллюсков и их естественной зараженности личинками гельминтов в различных районах Киргизии. За этот период вскрыто 1384 моллюсков, относящихся к 14 видам.

В 1969-1970 годах мы занимались изучением трихинеллеза в Киргизии, для чего специально обследовано 569 домашних и диких млекопитающих 11 видов.

Наряду с собственными данными нами использован обширный литературный материал, посвященный гельминтам диких млекопитающих в республиках Средней Азии и в Южной Казахстане. Анализ сведений по фауне гельминтов диких млекопитающих показывает, что исследовано довольно большое количество видов этих хозяев, о чем можно судить из табл. I. Систематическое положение видов млекопитающих приводится согласно сводке И.М.Громова, А.А.Гуреева и др. (1963). При изложении сведений о составе фауны гельминтов мы придерживались системы этих организмов, разработанной академиком К.И.Скрябиным и его учениками. В систематическую часть мы не включили те формы гельминтов, видовой принадлежность которых точно не установлена. Для выражения степени сходства состава гельминтов у разных хозяев мы пользовались коэффициентом общности (К.О.) Жаккара (Jaccard, 1902)!



$$J = \frac{1}{a + b - 1}$$

где J - коэффициент общности (К.О.), а - количество видов гельминтов в одном хозяйстве, б - тоже в другом, 1 - число видов гельминтов, общих для обеих хозяйств.

Таблица I  
Количество исследованных видов млекопитающих  
Средней Азии

О т р я д	По литературным данным		Собственные исследования	
	Известно в Сред. Аз.	Исследовано видов	Всего исследовано видов	Количество вскрытий
Insectivora	12	7	4	140
Chiroptera	25	10	7	430
Lagomorpha	4	4	3	290
Rodentia	64	46	26	6600
Carnivora	27	19	13	195
Artiodactyla	10	9	4	73
ВСЕГО	142	95	57	7728

#### ГЛАВА I. СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ФАУНЫ ГЕЛЬМИНТОВ ДИКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СРЕДНЕЙ АЗИИ.

У диких млекопитающих Средней Азии на основании собственных и литературных данных зарегистрировано 325 видов гельминтов, систематическое положение которых приводится ниже.

Класс Trematoda. Найдены трематоды следующих семейств (в скобках: первая цифра количество родов, вторая - видов): Fasciolidae (1,2), Gastrodisoidae (1,1), Notocotylidae (1,1) Echinostomatidae (4,6), Alariidae (1,1), Diplostomatidae (1,1), Mesotretidae (1,1), Plagiorchiidae (1,8), Lebitodendriidae (4,4), Dicrocoeliidae (4,4), Brachylaemidae (4,6). Класс - Cestoidea; Anoplocephalidae (7,16), Avitellinidae (2,2), Linstowiidae (1,3), Catenotaeniidae (2,6), Hymenolepididae (8,16), Dilapididae (1,1), Dipylidae (3,4), Taeniidae (8,22),

Mesocestoididae (1,2), Diphyllbothriidae (1,1); Класс - Acanthocephala: Oligantherhynchidae (1,1), Moniliformidae (1,3), Oligacanthorhynchidae (3,4); Класс - Nematoda: Trichocephalidae (1,13), Capillariidae (3,10), Trichinellidae (1,1), Dioctophymidae (1,1), Spiruridae (10,17), Habronematidae (1,1), Physalopteridae (2,10), Gongylonematidae (1,3), Pneumospiruridae (1,1), Rictulariidae (1,10), Ascarididae (2,7), Anisakidae (1,2), Draconculidae (1,1), Gnathostomatidae (1,2), Filariidae (1,1), Onchocercidae (7,12), Strongyloidiidae (1,2), Oxyuridae (1,1), Heteroxynematidae (7,13), Syphacidae (3,9), Heterakidae (1,1), Subuluridae (2,4), Strongylidae (2,2), Ancylostomatidae (4,3), Trichonematidae (1,3), Metastrongylidae (1,3), Crenasomatidae (3,6), Filaroididae (2,2), Protostrongylidae (6,16), Dictyoaulidae (1,2), Heligmosomatidae (1,7).

В работе приводится перечень всех видов гельминтов с указанием хозяев и мест обнаружения. Нами описано девять новых для науки видов гельминтов - *Plagiorchis (Plagiorchis) longiterus*, P. (*Plagiorchis*) *talassensis*, *Corrigia muris*, *Catenotaenia asiatica*, *Mathevotaenia disaumatrica*, *Catenotaenia kirgizica*, *Rodentolepis merionis*, *Physaloptera (Physaloptera) erinacei*, *Heligmosomum longispiroulum*.

Впервые у диких млекопитающих Средней Азии выявлено 4 рода (*Pseudoleucochloridium*, *Ditestolepis*, *Neoskrjabinolepis*, *Soricina*) в видов ( *Plagiorchis (Plagiorchis) maculosus*, P. (*Multiglandularis*) *extremus*, P. (*Multiglandularis*) *obtusus*, *Pseudoleucochloridium soricis*, *Ditestolepis diaphana*, *Neoskrjabinolepis singularis*, *Soricina soricis*, *Ascaris joffi* ). Новым хозяином для *Fasciola hepatica* установлен заяц-толай, для - *Bobiovostoma revolutum* - лесная мышь, для *Brachylaemus musculi* - реликтовый суслик. Половозрелые *Mesocestoides* ср.вр. найдены у зайца-толая, реликтового суслика и лесной мыши.

Прежде чем перейти к общей характеристике фауны гельминтов следует остановиться на некоторых особенностях структуры систематических групп животных. Как отмечает В.Г.Гентнер (1965), внутреннее строение систематических групп, начиная с семейства и выше, асимме-

трично, что свидетельствует о наличии в группе более или менее интенси-  
сивного кладогенеза, т.е. эволюции дивергентного типа. Путь кладоге-  
неза есть в сущности путь адаптации к различным условиям существова-  
ния. Самое большое число видов в группе есть показатель биологиче-  
ского прогресса.

Вероятно, что асимметричность должна иметь место и в структуре  
фаунистических комплексов животных, в частности гельминтов, о чем  
можно судить из данных, приведенных в табл.2.

Таблица 2  
Количество семейств, родов и видов гельминтов отдельных  
классов у диких млекопитающих Средней Азии

К л а с с	К о л и ч е с т в о					
	Семейств		Родов		Видов	
	всего	%	всего	%	всего	%
Трематоды	11	19,6	22	15,1	35	10,7
Цестоды	10	17,8	35	24,0	73	22,5
Акантоцефалы	3	5,4	5	3,4	8	2,5
Нематоды	32	57,2	84	57,5	209	64,3
Всего	56	100	146	100	325	100

У млекопитающих наиболее репрезентативным оказался класс нема-  
тод, включающий наибольшее количество семейств, родов и видов, т.е.  
структура фауны гельминтов явно асимметричная. Сопоставление наших  
данных со сведениями о составе гельминтов млекопитающих других ре-  
гионов Советского Союза показывает, что во всех случаях наибольшее  
количество таксономических единиц приходится на нематод, далее по  
удельному весу следуют цестоды и затем уже трематоды и акантоцефалы  
(Губанов, 1964; Курашвили, Камалов, Элиава, 1965; Карасев, 1966; Ан-  
дreyko, 1970 и др.).

Общий обзор фауны гельминтов показал, что для каждого класса ха-  
рактерно наличие нескольких репрезентативных семейств, включающих  
наибольшее количество видов, т.е. имеются своеобразные "главные по-  
токи" биологически прогрессивных форм. Как указывает В.Г.Гелтнер, на-  
личие нескольких "главных потоков" есть показатель разнообразия адап-

тивной радиации, которая определяется в значительной мере экологическими и географическими факторами.

Целым рядом исследований показано, что имеются резкие различия как в составе, так и в происхождении фауны равнин и гор Средней Азии. Поэтому животный мир этих частей Средней Азии в настоящее время рассматривается как два далеко несходных комплекса, только отчасти смешивающихся и в малой степени взаимодействующих в узкой полосе их контакта в предгорьях или в некоторых межгорных долинах (Крыжановский, 1965, Панфилов, 1968).

А анализ структуры и состава фауны гельминтов млекопитающих равнин и гор показал, что почти при одинаковом количестве семейств в горных районах довольно резко возрастает число родов и видов. Вероятно, это явление в известной мере объясняется большей изученностью гельминтов млекопитающих гор, особенно Тянь-Шаня. Однако, можно думать и о более интенсивном процессе формообразования в условиях резкого расчлененного ландшафта горных территорий, где так много разнообразных и четко изолированных экологических ниш, насыщенных богатым комплексом беспозвоночных и позвоночных животных.

Фауна трематод млекопитающих равнин намного беднее по сравнению с таковой гор, где сосальщики являются неотъемлемым и весьма характерным элементом фаунистических комплексов, так как их промежуточные хозяева — моллюски — здесь наиболее массовые и повсеместно распространенные беспозвоночные. В тоже время на обширных пространствах пустынь равнинной части Средней Азии млекопитающие заражаются трематодами спорадически в аномальных элементах ландшафта (в поймах рек, по берегам озер, водохранилищ). Характерно, что из 16 видов трематод, найденных у млекопитающих равнин, 15 или 93,7% развиваются с участием пресноводных моллюсков. В горах таковых оказалось 14 или 58,3% видов, здесь у 10 или 41,7% видов трематод промежуточные хозяева — наземные моллюски.

У млекопитающих равнин Средней Азии наиболее репрезентативным из цестод оказалось сем. *Taeniidae*, к которому относятся 18 или 43,9% видов, далее по удельному весу выделяются три семейства *Sa-tenotaeniidae*, *Dipylloidae*, *Hymenolepididae* в сумме на них приходится 14 или 34,1% видов. Пять семейств (*Anoplocephalidae*, *Avitellinidae*, *Linstowiidae*, *Mesocestoididae*, *Dyphyllobothriidae*) представлены в сумме 9 видами (22%).

В горных районах доминирующее положение занимают три семейства Anoplocephalidae, Hymenolepididae, Tsenidae 44 или 80% видов. Характерно, что при высокой общности состава семейств цестод (КО-0,80) выявляются существенные различия в структуре фауны ленточных червей млекопитающих равнин и гор Средней Азии. Особенно показательна репрезентативность сем. Anoplocephalidae, которое на равнинах представлено всего 3 видами, а в горах - 15. Обращает на себя также внимание то, что на равнинах клещи (орибатиды и тириглифоиды) являются промежуточными хозяевами только 8 или 19,5% видов, тогда как в горах с их помощью развивается 21 или 38,2% видов цестод. Для равнин более характерны те ленточные черви, промежуточные хозяева которых насекомые (14 или 34,2%) и млекопитающие (18 или 43,9%).

Из нематод на равнинах к категории доминантов можно отнести сем. Trichostrongylidae, Spiruridae, Onchocercidae, Physalopteridae, Trichocephalidae всего 67 видов. В горах таковыми являются семейства Trichostrongylidae, Protostrongylidae, Heteroxyematidae, Capillariidae всего 70 видов. Как на равнинах, так и в горах первое место по количеству видов занимает сем. Trichostrongylidae. Однако в равнинной части Средней Азии из 22 видов этого семейства 14 или 67% относятся к трибе Nematodirca, а в горах найдено 12 или 39% видов, относящихся к данной трибе. На второе место в горах выходит сем. Protostrongylidae, а на равнинах - Spiruridae. Уже из этого сопоставления видно, что имеются существенные различия в структуре фауны нематод млекопитающих равнин и гор Средней Азии, хотя К.О.семейств круглых червей равен 0,68.

В последние годы накопилось большое количество данных о чрезвычайной самобытности наземной фауны Средней Азии, которая прежде всего характеризуется высокой пропорцией эндемиков не только видового, но и родового ранга (Гелтнер, 1945, Чернов, 1959, Крыжановский, 1965).

В современном животном мире среднеазиатских равнин выделяются в самом общем виде две крупные группировки: I) влаголюбивые, в особенности автохтонные животные песков, солончаков и тугаев, для которых (особенно обитающих на пустынных участках) характерен ночной образ жизни, в этой группировке животных наблюдается значительный родовой эндемизм древних псаммофилов, много эндемичных видов нео-

поаммофилов и 2) засухоустойчивые мигранты – обитатели глинисто-каменных пустынь иранского облика (Панфилов, 1968).

Фауна среднеазиатских гор – сложный естественный комплекс, состоящий из элементов различного происхождения. Прежде всего в них много автохтонных форм высокого таксономического ранга. Значительная древность горных систем, географическая изоляция и огромное разнообразие природных условий, создаваемое сложным рельефом, благоприятствовали процессам видообразования (Зимина, 1968).

Исследования О.Л.Крыжановского (1965) показали, что пропорция эндемичных родов и видов некоторых групп наземных беспозвоночных и позвоночных сильно варьирует, но тем не менее на родовом уровне она довольно высокая – около 20,0%. Намного больше удельный вес эндемичных видов, причем из их общего числа примерно 64% живут в горах, где сосредоточена масса узколокализованных видов.

В результате ареалогического анализа родов гельминтов мы выделяем следующие группы этих таксонов: убиквиоты, голарктические, палеарктические, тропические, эндемичные. Причем среди них наибольшее количество (49 или 33,6%) относится к тропическим, т.е. родам, основные центры видового разнообразия которых лежат в тропической зоне. Далее, по удельному весу заметно выделяются роды голарктического распространения и встречающиеся у млекопитающих Евразии и Северной Америки. В тоже время пропорция эндемичных родов в составе фауны гельминтов оказалась очень низкой, так как среди трематод, цестод и акантоцефал таковых нет. Только среди нематод имеется пять монотипичных эндемичных родов: *Sobolevispirura* Schal'dybin, 1960 от ушастого ужа острова Бароа-Келмео, *Skrjabinodera* Gnédina et Vsevolodov, 1947 от сайги и джейрана равнин, *Dentostomella* Schulz et Крепкогорская 1932 от большой пещанки из пустынных ландшафтов Южного Казахстана и Узбекистана, *Dermatopallarya* Skrjabin, 1924 от тонкопалого суслика и тamarисковой пещанки из Туркмении и Узбекистана, *Fas-tigliuris* Babaeв, 1966 от рыжеватой пищухи из Копет-Дага. Удельный вес эндемичных родов равен всего 3,4%, т.е. он намного ниже, чем этот же показатель у других групп беспозвоночных и позвоночных животных, населяющих территорию Средней Азии. Однако на видовом уровне эндемизм в составе фауны гельминтов выражен в большей мере и пропорция эндемичных форм в пределах классов, кроме акантоцефал,

составляет у трематод 6 или 17,1%, у цестод 10 или 13,7% и у нематод 42 или 20,7%, в целом она равна 17,8%,

Как известно, виды гельминтов в большинстве своем узкоспецифичны к хозяевам и ограничены в распространении по территории, а роды часто имеют широкий круг хозяев и встречаются на значительной части земного шара или континентов. (Контримавичус, 1969). Это же явление установлено нами при ареалогическом анализе состава родов и видов гельминтов млекопитающих Средней Азии.

Таким образом, фауна гельминтов диких млекопитающих Средней Азии характеризуется прежде всего явным доминированием нематод на семейственном, родовом и видовом уровнях. Причем эта тенденция сохраняется как на равнинах, так и в горных районах. В равнинной части происходит известное обеднение видового состава цестод и особенно трематод. Выявляются существенные различия в составе родов и видов гельминтов, на равнинах и в горах. У млекопитающих равнин практически отсутствуют трематоды, промежуточные хозяева которых наземные моллюски (сем. *Dicrocoeliidae*, *Brachylaemidae*), нет нематод сем. *Protostrongylidae*, очень мало родов и видов цестод сем. *Anoplocephalidae*. В свою очередь в горные районы не проникают трематоды семейства *Gastrodiploidae*, нематоды семейств *Dioctophymidae*, *Gnathostomatidae*, *Dracunculidae*, а из сем. *Oncocercidae* роды *Dirofilaria*, *Skrjabiodera*, *Dipetalonema*.

Имеются принципиальные различия в структуре фауны гельминтов млекопитающих равнин и гор. Для каждой территории выявляются доминирующие семейства гельминтов, определяющие специфику фаунистических комплексов этих биоопозвоночных, т.е. имеются "главные потоки" экологически и биологически обусловленных форм гельминтов.

У млекопитающих Средней Азии явно преобладают те роды и виды гельминтов, ареалы которых весьма обширны. Причем среди родов наибольшее количество относится к тропическим формам. Пропорция эндемичных родов очень мала, она несколько возрастает на видовом уровне.

В итоге можно сделать общий вывод о том, что сравнительная характеристика структуры фауны гельминтов дает в руки исследователя данные, позволяющие в более полной мере осветить состав фауны паразитических червей естественных физико-географических участков суши.

Значение диких млекопитающих Средней Азии  
как резервентов возбудителей гельминтозов  
человека и домашних животных

Леймологическое значение диких млекопитающих может быть оценено в двух дополняющих друг друга отношениях: во-первых, как носителей гельминтов, во-вторых, как обычных оочленов биогеоценозов, создающих порой длительные, активные очаги инвазий, где они выступают в роли окончательных, промежуточных и дополнительных хозяев. Очаги инвазии стойки, когда звенья эпизоотологической цепи постоянно оомкнуты исторически сложившимися биоценотическими отношениями. Такие очаги, порой будучи не резко ограниченными в пространственном отношении от используемых человеком пастбищ, в определенные годы могут усиливать зараженность домашних животных, а в ряде случаев через них способствовать заражению людей. В свою очередь деятельность человека также вносит определенную "лепту" в расширение очагов инвазии, экстенсивного и интенсивного заражения животных.

Как отмечает С.Н.Боев (1964), исследования по общности гельминтов диких, домашних животных и человека являются первым этапом при изучении природной очаговости гельминтозов, так как они позволяют обнаружить резервентов среди диких животных. Теоретически от диких млекопитающих человек и домашние животные могут получить достаточно большое количество гельминтов, среди которых имеются весьма патогенные формы (альвеококк, эхинококк, трихинелла, печеночная двуустка, ришта и ряд других). Очень высока общность видового состава у диких и домашних парноногих и хищников. Из этого можно сделать вывод о значительной роли диких млекопитающих как резервентов возбудителей гельминтозов домашних животных и, самое главное, человека. Однако более внимательный анализ имеющихся данных показывает, что не следует переоценивать роль диких млекопитающих. В историческом аспекте положение о существенной роли диких животных в распространении гельминтов среди домашних не вызывает возражений, так как эти хозяева получали гельминтов от первых. Но в настоящее время численность многих диких млекопитающих, особенно парноногих и некоторых хищников, в результате интенсивного промысла и постоянного выпаса огромного количества домашних жвачных в местах обитания диких, резко сократилась.



Как отмечают А.А.Насимович и О.Н.Шубникова (1969) на значительном протяжении бывшего ареала джейран теперь практически исчез. Общая численность сибирского козерога в нашей стране не менее 200 тысяч, а горных баранов — в пределах 100-150 тыс.

Не менее показательны сведения о количестве диких парнокопытных на территории Киргизии. По сведениям Ю.Н.Чичикина (1968) в 28 лесхозах плотность популяции козуль на 100 га колебалась от 0,07 до 0,65 экз., а общие запасы исчислялись в количестве 6,35 тыс.голов. Столь же малы запасы сибирского козерога, которого насчитывается около 10 тыс.голов, а во Внутреннем Тянь-Шане (долина реки Ак-Сай) на площади 100 тыс.га в конце июля 1966 года держалось около 2000 архаров.

В то же время численность домашних жвачных на территории Средней Азии достигает внушительных цифр. Так, в Киргизии в 1969 году на 100 га сельскохозяйственных угодий плотность поголовья овец и коз составляла 71-104, крупного рогатого скота 1,6-25, лошадей 15,3-53,1. В 1965 году в колхозах и совхозах было свыше 8 млн.голов мелкого рогатого скота, свыше 800 тыс.крупного рогатого скота и свыше 200 тыс.свиной и 200 тыс.лошадей.

На неосвоенных пастбищах Средней Азии (главным образом в Узбекской и Туркменской ССР) с характерным для них ландшафтом пустынь выпасается более 10 млн.голов мелкого рогатого скота и до 100 тыс. верблюдов, а в перспективе поголовье овец намечается увеличить в 1,5 раза (Фрейкин, 1969).

В диссертации рассмотрена роль каждой группы диких млекопитающих Средней Азии как резервентов возбудителей гельминтозов человека и домашних животных (в основном жвачных). Показано, что наибольшее значение для человека представляют гельминты диких хищников, являющихся источником заражения людей альвеококком, в то же время роль диких парнокопытных, некоторых грызунов, зайцеобразных в распространении гельминтов среди домашних млекопитающих и человека в настоящее время слишком мала.

Исследования зональных особенностей ресурсов животного мира СССР показали, что в горных районах Средней Азии и Казахстана эдификаторами ценоценозов стали домашние животные, постоянный выпас которых существенным образом меняет функциональную и, естественно, таксономическую структуру животного населения (Исаков,

Панфилов, 1969). В результате в системе "гельминт-хозяин" произошла довольно значительная перестройка, приводящая к тому, что многие виды этих беспозвоночных в половозрелой стадии получили возможность освоения новой среды обитания, причем за очень короткий исторический срок. Поэтому большое значение приобретает задача изучения закономерностей распространения гельминтов в каждом типе ландшафта. Существование тех или иных комплексов гельминтов в значительной мере определяется наличием или отсутствием соответствующих групп беспозвоночных и микроклиматическими условиями, благоприятствующими развитию ларвальных стадий паразитических червей. На территории Средней Азии имеются и типично природноочаговые гельминтозы (альвеококков, трихинеллез в новом понимании и ряд других), в поддержании очагов, которых большую роль играют хищные, грызуны и кабан из парнокопытных.

## ГЛАВА II. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ ГЕЛЬМИНТОВ.

### Биологические группы гельминтов и принципы их выделения

Рассматривая некоторые особенности структуры фауны гельминтов диких млекопитающих Средней Азии, мы установили, что территориальное распределение основных фаунистических комплексов этих беспозвоночных в достаточной мере согласуется с физико-географическими рубежами. В тоже время фаунистический состав той или иной группировки животных позволяет судить о некоторых свойственных ей биоценотических особенностях (Исаков, Панфилов, 1969).

Хорошо известно, что в огромном большинстве случаев дефинитивный хозяин сам "разыскивает" и "собирает" своих гельминтов, избирательно поедая либо животных, либо растений, вместе с которыми он заглатывает яйца и личинки гельминтов. Поэтому очень важным для понимания закономерностей заражения хозяев является знание основных этапов развития гельминтов и путей их проникновения в организм позвоночных животных.

Обобщая имеющиеся сведения о жизненных циклах гельминтов, К.И. Скрябин и Р.С. Шульц (1931) предложили разбить всех гельминтов на две большие биологические группы: геогельминтов, развивающихся без промежуточных хозяев, и биогельминтов, развивающихся с участием про-

межзочных хозяев, которыми могут быть как беспозвоночные, так и позвоночные животные. В последующие годы эта биологическая классификация дополнялась и углублялась (Подъяпольская, 1959; Ошмарин, 1959; Рыковский, 1959; Контримавичус, 1969; Эркуллов, 1969; Лейкина, 1970; Шульц, Гвоздев, 1970; Лысенко и Беляев, 1971; Брудастов, 1972; Катев, 1965).

В результате анализа литературных данных мы сочли возможным предложить свою биологическую классификацию гельминтов, учитывая все ценное, что имеется в работах названных выше авторов.

В настоящее время зависимость гельминтофауны любой группы позвоночных животных от пищи не вызывает сомнений. Однако сам по себе этот тезис не в полной мере отражает все многообразие связей, отсутствующих между окончательными, промежуточными и дополнительными хозяевами, так как даже в пределах одной систематической группы животных имеются представители, заселяющие один или более трофических уровней (Одум, 1968).

Для этого оказалось необходимым выделить более дробные группы гельминтов, основным отличительным признаком которых следует считать локализацию и местонахождение инвазионных личинок и яиц паразитических червей. Так, у большого количества видов нематод к млекопитающим попадает личинка I стадии, выходящая из яйца только в организме окончательного хозяина. Значительный удельный вес в общем составе гельминтов занимают нематоды, личинки которых во внешней среде ведут свободный образ жизни.

У некоторых трематод инвазионные личинки также ведут свободный образ жизни, но они как правило инцистируются на водных растениях, вместе с которыми попадают к окончательным хозяевам.

Среди трематод, цестод, нематод и акантоцефал имеется большое количество форм, инвазионные личинки которых развиваются и сохраняются в различных беспозвоночных (водных и наземных). У ряда трематод, цестод и нематод инвазионные личинки локализуются в амфибиях, рыбах, поедая которых заражаются окончательные хозяева. Инвазионные личинки большого количества видов гельминтов развиваются в наземных позвоночных (ящерицы, змеи, грызуны, парнокопытные). Инвазионные личинки некоторых нематод локализуются и в различных членистоногих (клещи, комары, мухи). Заражаются млекопитающие при попадании этих

беспозвоночных на них.

Таким образом, по особенностям развития и способу приликования в организм млекопитающих, довольно четко выделяются определенные биологические группы гельминтов, качественная характеристика которых приведена ниже.

#### Характеристика биологических групп гельминтов.

I. Гельминты, инвазионные личинки которых находятся в яице, откуда они выходят только в организме позвоночного животного (например, роды *Trichocephalus*, *Passalurus*, *Hepaticola*, *Skrjabinema*, *Gangulete-rakis*).

II. Гельминты, у которых инвазионные личинки ведут свободный образ жизни и обычно находятся на растениях, в подстилке, могут мигрировать в почву (например, роды *Chabertia*, *Bunostomum*, *Uncinaria*, *Tricho-strongylus*, *Molineus*, *Nematodirus*).

III. Гельминты, инвазионные личинки которых ведут свободный образ жизни и связаны с водой или водными растениями (например, роды *Fasciola*, *Gastrodiscoides*).

IV. Гельминты, у которых инвазионные личинки развиваются и локализуются в различных водных беспозвоночных (например, роды *Plagiorchis*, *Echinostoma*, *Dracunculus*, *Diorchis*, *Drepanodotaenia*).

V. Гельминты, у которых инвазионные личинки развиваются и локализуются в различных наземных беспозвоночных (например, роды *Dicro-coelium*, *Brachylaemus*, *Mnieszia*, *Mathevoaenia*, *Moniliformis*, *Physalop-tera*).

VI. Гельминты, у которых инвазионные личинки локализуются в водных позвоночных (например, роды *Echinostomus*, *Diplostomum*, *Spiro-metra*).

VII. Гельминты, у которых инвазионные личинки локализуются в наземных позвоночных (например, роды *Taenia*, *Alveococcus*, *Diplopyllidium*, *Joueuxiella*, *Trichinella*).

VIII. Гельминты, у которых инвазионные личинки локализуются в организме членистоногих, нападающих на окончательных хозяев (например, роды *Thelazia*, *Parabronema*, *Dipetalonema*, *Setaria*).

Сопоставление цифр, характеризующих удельный вес гельминтов раз-

личных биологических групп, показало, что наибольшее количество видов относится у У группе, причем она включает представителей всех классов паразитических червей. Обращает на себя внимание также и то, что нематоды относятся к I, II, IV, V, VI и VII биологическим группам, т.е. они используют максимальное количество возможностей для попадания к млекопитающим, и, видимо, это в известной мере определяет столь высокий удельный вес их в составе фауны. Следует отметить, что такая же тенденция распределения гельминтов по различным биологическим группам наблюдается у млекопитающих и в других частях Палеарктики. Во всех случаях наибольшее количество видов относится к У биологической группе, включающей представителей всех классов гельминтов.

С нашей точки зрения в перспективе весьма желательно рассмотреть количественный и качественный состав биологических групп гельминтов млекопитающих, например, в условиях вечнозеленых влажных тропических лесов Африки и Америки. Можно думать, что нам у млекопитающих достаточно высокий удельный вес придется на гельминтов IV биологической группы.

#### Биологические группы гельминтов млекопитающих равнин и гор Средней Азии

У млекопитающих равнин и гор Средней Азии удельный вес гельминтов различных биологических групп не претерпевает существенных изменений. В обоих случаях явно доминируют гельминты У биологической группы, включающей наибольшее число видов. Однако репрезентативность гельминтов отдельных классов в составе У биологической группы у млекопитающих равнин и гор неодинакова: на равнинах наиболее высок удельный вес нематод (63,9%), тогда как пропорция трематод очень мала, всего 1,4%; в горах круглые черви тоже занимают первое место (49,5%), но зато значительно возрастает представительность трематод (9,7%) и цестод (36,9%).

Выявляются довольно резкие различия и в составе беспозвоночных, в которых локализуются инвазионные личинки гельминтов У биологической группы. На равнинах абсолютное большинство видов гельминтов попадает к окончательным хозяевам через наземных насекомых

(79,2%), которые являются промежуточными хозяевами для 56 видов. При чем экстенсивность и интенсивность инвазии этих членистоногих личинками гельминтов могут быть достаточно высокими.

Исследования М.Г.Мушкамбарово́й (1967) показали, что в низовьях Мургаба и Теджена зараженность пластинчатоусых жуков личинками спирурат колеблется от 4,0 до 87,9%, максимальная экстенсивность инвазии этих насекомых выявлена в Центральных Кара-Кумах. По данным А.К.Гафурова (1968) в наибольшей мере жуки-чернотелки заражены личинками гельминтов (39,0%) в пустынной зоне Таджикистана и юго-восточного Узбекистана.

Вероятно, благодаря климатическим особенностям в пустынях между насекомыми и яйцами гельминтов У биологической группы существуют стойкие и длительные по времени трофические связи, так как период активности основной массы животных (в том числе и этих членистоногих) в равнинной части Средней Азии продолжается восемь и более месяцев, в результате чего органическое вещество растительного и животного происхождения используется полностью (Исаков, Панфилов, 1969). Растительные остатки уничтожают в основном чернотелки, а навоз копытных исключительно быстро исчезает с поверхности земли в результате деятельности жуков-навозников (Панфилов, 1968).

Высокая зараженность насекомых личинками гельминтов в определенной мере зависит и от того, что эти беспозвоночные часто в большом количестве заселяют норы различных видов грызунов.

По наблюдениям А.К.Гафурова (1968), чернотелки в летний период, когда выгорает эфемерная травянистая растительность, переходят на питание навозом, т.е. они выполняют функции копрофагов, что и способствует их интенсивному заражению личинками гельминтов.

Исследования М.С.Гильрова (1964, 1970) показывают, что насекомые, живущие в пустынях, имеют очень тонкие физиологические и морфологические адаптации, позволяющие им выживать в крайне сухих условиях, при общем дефиците воды. Многообразие приспособлений определяет богатство аридных зон насекомыми. Установлено, что на каждом гектаре песков в пустынях Средней Азии общая биомасса позвоночных достигает в среднем 25 кг, а беспозвоночных (насекомых и их личинок, паукообразных и клещей) — 100-150 кг, причем более половины ее составляют три группы насекомых — чернотелки, хрущи и бабочки (Панфилов, 1968).

В горных районах Средней Азии значение насекомых как "доставщиков" личинок гельминтов к млекопитающим снижается, зато резко возрастает роль наземных моллюсков и клещей - срибатиid, двух групп беспозвоночных, которые здесь наиболее полно освоили разнообразные экологические ниши.

Как отмечает П.В.Матеекин (1966), наземные моллюски - одна из групп животных, весьма характерных для горных ландшафтов Средней Азии, где во многих биотопах число их столь велико, что они могут считаться руководящими формами биоценозов. К млекопитающим здесь через наземных моллюсков попадает 28,2% видов гельминтов, причем для 33 видов моллюски являются промежуточными хозяевами. Характеризуя значение наземных моллюсков как "доставщиков" инвазионных личинок гельминтов к млекопитающим, следует также остановиться еще на некоторых фактах, показывающих роль этих беспозвоночных в жизненных циклах трематод и нематод.

Имеющиеся данные показывают, что для сосальщиков ряда семейств (Echinostomidae, Allocreadidae, Plagiorchiidae) дополнительными хозяевами могут быть не только насекомые или ракообразные, но и моллюски, в которых развиваются ранние стадии: опороцисты, редии и церкарии (Вергун, 1962). Для семейства Dicrocoeliidae подобного явления ранее известно не было. В 1962 году при вскрытии улиток *Glydybaena phaeozona* в бассейне реки Чон-Кызыл-Су (хр. Терской Ада-Тоу) было установлено, что в них наряду с церкариями типа *Cercaria vitriifera* в большом количестве встречаются инцистированные метацеркарии, морфологически неотличимые от метацеркарий *D. lanceatum*, находящиеся в брюшной полости муравьев (Токобаев, 1962). Позже инцистированные метацеркарии дикроцелиид нами были обнаружены еще в моллюсках *B. pavlovsky*, распространенных только по южному берегу оз. Иссык-Куль. Экологической особенностью нахождения метацеркарий в моллюсках является то, что первые встретились в улитках, обитающих на сухих злаковых пастбищах (Токобаев, Логачева, 1966). О нахождении инцистированных метацеркарий дикроцелиид сообщается в работе В.Я.Панина (1969), считающего, что у этих трематод может происходить упрощение жизненного цикла, за счет выпадения стадии свободного церкария и сокращения числа промежуточных хозяев (исчезает второй промежуточный хозяин).

По данным К.К.Увалиевой (1971 г.) некоторые виды моллюсков (*Succinea granulosa*, *Macrochlamys schmidti*, *Lehmannia turkestanica*) способны поглощать инкапсулированных личинок трихинелл при питании на трихинеллезной надали. Личинки трихинелл, попадая в желудочно-кишечный тракт моллюсков, не перевариваются, некоторые из них выходят из капсул в кишку, однако дальнейшего развития не получают и, не изменившись, выбрасываются с фекалиями жизнеспособными и инвазионными. Личинки трихинелл, проходя через желудочно-кишечный тракт моллюсков, сохраняют жизнеспособность от 3 до 5 суток, поэтому свежие фекалии улиток, содержащие личинок нематоды, могут в некоторых случаях служить источником инвазии для других животных, загрязняя их пищу, а в других случаях некоторые моллюски, сохраняя личинки трихинеллы в своем желудочно-кишечном тракте, способны принимать участие в эпизоотологии трихинеллеза в качестве транзитных передатчиков.

О некоторых зональных особенностях биологической  
структуры фауны гельминтов диких млеко-  
питающих

В последние годы резко возрос интерес к выяснению связей между организмами разных видов, а также между организмами и абиотической средой. Знание этих связей нужно прежде всего для понимания роли тех или иных видов в биоценозе. Одни и те же биоценозические функции могут осуществляться многими видами, обычно относящимися к разным систематическим группировкам (Панфилов, 1966).

Наряду с этим весьма важное значение приобретают исследования в области территориального размещения населения животных, складывающегося из функционально-биоценозических групп организмов, различающихся прежде всего по характеру питания (Исаков, Панфилов, 1969).

Вероятно, можно с достаточным основанием к категории населения животных относить и гельминтов, которые в сущности являются представителями четырех классов беспозвоночных. Об этом мы находим указания в классической работе К.И.Скрябина (1924) "К фауне паразитических червей пустынь и степей Туркестана", где он выдвинул известное положение о том, что "...можно говорить о гельминтофауне степей, пустынь, тундр, тайги с таким же правом, как мы говорим об ор-



нифофауне, энтомофауне, герпетофауне соответствующих стадий. Тем самым при биологической характеристике определенных стадий необходимо обращать внимание и на фауну паразитических червей".

В последние годы вышел ряд работ, посвященный зональным особенностям населения наземных животных (Панфилов, 1966; Исаков, Панфилов, 1969 и др.). В тоже время проблема зональных особенностей фауны гельминтов наземных позвоночных СССР остается еще мало разработанной. Некоторые сведения, посвященные этой проблеме, имеются в работах М.М.Левашова (1950), С.М.Асадова (1960), И.Е.Быховской-Павловской (1962). Однако эти авторы за основу ландшафтно-географического анализа фауны гельминтов берут таксономический принцип, когда, как отмечает К.М.Рыжиков (1969), основное внимание уделяется только распределению видов, родов, семейств гельминтов по тем или иным зоогеографическим областям, районам. Не опаривая значения таких исследований, поскольку они дают очень ценную информацию, мы считаем, что было бы более целесообразным для выяснения зональных особенностей состава фауны гельминтов сопоставлять репрезентативность биологических групп и участие гельминтов отдельных классов в них. Нами проанализирована биологическая структура фауны гельминтов диких млекопитающих Восточно-Европейской равнины (территория Прибалтийских республик СССР, Белоруссии, Молдавии, Польши, Чехословакии - кроме горных районов), равнин Средней Азии, с характерным для них ландшафтом песчаных пустынь, и горных районов Средней Азии. Для всех территорий установлена высокая общность состава гельминтов на семейственном уровне. Однако имеются и принципиальные различия в биологической структуре фауны гельминтов сравниваемых территорий Палеарктики. У млекопитающих Восточно-Европейской (В.Е.) равнины наибольшее количество видов нематод относится к II биологической группе, на долю которой приходится 44,7%. Этот же показатель в условиях жарких равнин Средней Азии равен 25,0%, а в горах он возрастает вновь до 35,1%. В равнинной части Средней Азии по числу видов на первое место выходят нематоды У биологической группы, а в В.Е. равнины и в горах Средней Азии пропорция круглых червей этой группы ниже (23,2 и 33,1% соответственно).

Характерно, что в В.Е. равнина и на равнинах Средней Азии наибольшее количество видов трематод относится к IV биологической группе, а в горных районах довольно высок удельный вес трематод У

оологической группы, развивающихся с участием наземных моллюсков.

У млекопитающих В.Е. равнины среди цестод у биологической группы по количеству видов явно выделяются два семейства - Anoplосe - phalidae, Nematolepididae . Причем, что весьма характерно, эти же семейства доминируют в горах Средней Азии. В тоже время в равнинной части Средней Азии удельный вес анолоцефалид в составе у биологической группы падает.

Таким образом, каждая территория характеризуется вполне конкретной структурой и соотношением гельминтов различных классов в составе биологических групп, которое в значительной мере определяется климатическими факторами. Причем вычлняется довольно высокая общность состава и репрезентативности гельминтов в пределах биологических групп у млекопитающих В.Е. равнины и гор Средней Азии.

В перспективе, видимо, следует рассмотреть особенности биологической структуры гельминтов позвоночных в более широком аспекте. Весьма заманчиво сравнительное изучение биологической структуры гельминтов млекопитающих, населяющих сходные типы местообитаний, но расположенных в различных зонах Земного шара. например, выяснить общность и различия в составе биологических групп гельминтов млекопитающих, распространенных в пустынях Евразии, Африки, Индии, Северной и Южной Америки, Австралии, или тоже в условиях лесных массивов этих частей суши.

#### Биологические группы гельминтов млекопитающих разных отрядов

Количество видов гельминтов разных классов у млекопитающих в условиях Средней Азии показано в таблице 3. Как видно, таблица не дает достаточно полной информации об особенностях состава фауны гельминтов, так как приводимые в ней данные не отражают всего многообразия экологических связей хозяев и гельминтов. Во всяком случае по удельному весу нематод нет принципиальной разницы между зайцеобразными, грызунами, хищными и даже парнокопытными.

В известной мере этот пробел можно восполнить, если учитывать не только количество видов различных классов, но и их распределение по биологическим группам, что в достаточной мере позволяет оце-

Таблица 3

Количество видов гельминтов отдельных классов у диких млекопитающих  
Средней Азии

О т р я д	В с т р е ч е н и я					
	Трематод	Цестод	Акантоцефал	Нематод	всего	%
	число	число	число	число	число	число
	%	%	%	%	%	%
всего	18	8	2	6	28	33,4
всего	6	3	1	5	15	33,3
Зайцеобразные	3	10	-	16	29	55,2
Грызуны	16	38	4	61	119	51,3
Хищные	4	25	4	48	81	59,3
Наркопалые	8	13	1	86	108	79,7

В дальнейшем насекомоядные и рукокрылые из анализа исключены, так как фауна гельминтов этих хозяев на территории Средней Азии изучена еще слабо.

нить как таксономические, так и биологические особенности состава фауны гельминтов млекопитающих различных отрядов (табл.4).

Обращает на себя внимание, что у грызунов встречаются гельминты восьми биологических групп, тогда как у зайцеобразных нет гельминтов IУ и UI биологических групп, у хищных - III и у парнопалых - UI.

У зайцеобразных и грызунов на долю гельминтов I биологической группы приходится 44,9% и 34,5% соответственно, причем в обоих случаях доминируют нематоды. Для парнопалых более характерны гельминты II биологической группы. Из гельминтов У биологической группы у хищных наибольшее количество видов приходится на нематод (64,6%), а у зайцеобразных, грызунов и парнопалых на цестод. Основное количество видов гельминтов UI биологической группы у хищных относится к цестодам (92,0%). Наиболее высока пропорция гельминтов UI биологической группы у парнопалых.

Совершенно неожиданным оказалась столь высокая пропорция гельминтов У биологической группы у зайцеобразных, грызунов и парнопалых, которых, как известно, относят к категории фитофагов - потребителей растительной пищи.

Можно думать, что крайне неравномерная репрезентативность гельминтов одних и тех же классов в составе биологических групп, а также далеко неодинаковый удельный вес одних и тех же биологических групп у млекопитающих разных отрядов в значительной мере зависят от биоценологических связей, которые складываются между хозяевами и инвазионными личинками паразитических червей.

Анализируя основные моменты, определяющие состав гельминтов и частоту встречаемости паразитов у куньих В.Л.Контримавичус (1969) отметил, что между первыми и вторыми существуют "трофические" и "топические" связи. Гельминты, связанные с хозяином трофически, это те формы, заражение которыми происходит при поедании промежуточных или дополнительных хозяев как объектов питания. Большое количество видов гельминтов связано с хозяевами топически, так как их инвазионные личинки попадают к ним случайно, как примесь к основному корму. Некоторая часть гельминтов заглатывается окончательными хозяевами вместе с промежуточными или дополнительными хозяевами, но они не являются объектом питания дефинитивного хозяина (на-

Таблица 4

## Количество видов гельминтов у мышекопитающих Средней Азии

Класс	I		II		III		IV		V		VI		VII		VIII		
	В	%	В	%	В	%	В	%	В	%	В	%	В	%	В	%	
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<u>Зависимые</u>																	
Трематоды	3	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
Цестоды	10	4	10	-	-	-	-	-	5	50	-	-	1	10	-	-	-
Нематоды	16	9	56,3	4	25,0	-	-	-	2	12,5	-	-	-	-	1	6,2	-
Всего	29	13	44,9	4	13,8	1	3,4	-	9	31,1	-	-	1	3,4	1	3,4	3,4
<u>Гользуны</u>																	
Трематоды	16	-	-	-	1	6,2	9	56,3	5	31,3	1	6,2	-	-	-	-	-
Цестоды	38	12	31,6	-	-	-	-	-	25	65,8	-	-	1	2,6	-	-	-
Нематоды	61	29	47,6	10	16,4	-	-	-	20	32,8	-	-	1	1,6	1	1,6	-
Акантоцефалы	4	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-
Всего	119	41	34,5	10	8,4	1	0,8	9	7,6	54	45,4	1	0,8	2	1,7	1	0,8
<u>Хищные</u>																	
Трематоды	4	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	3	-	-	-	-	-
Цестоды	25	-	-	-	-	-	-	-	1	4,0	1	4,0	25	92,0	-	-	-
Нематоды	48	1	2,1	5	10,4	-	-	3	6,2	31	64,6	-	6	12,5	-	-	4,2
Акантоцефалы	4	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-
Всего	81	1	1,2	5	6,2	-	-	4	4,9	36	44,5	4	4,9	29	35,8	2	2,5

I	: 2:	3 :	4 :	5 :	6 :	7 :	8 :	9 :	10 :	11:	12 :	13 :	14 :	15 :	16 :	17 :	18				
									<u>Царноपालне</u>												
Трематоди	8	-	-	-	-	3	-	I	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-			
Цестоди	13	8	61,5	-	-	-	-	-	-	5	38,5	-	-	-	-	-	-	-			
Нематоди	86	12	14,0	44	51,2	-	-	I	1,1	22	25,6	-	-	I	1,1	6	7,0				
Авантоце- фалы	I	-	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-			
Всего	108	20	18,5	44	40,8	3	2,8	2	1,8	32	29,6	-	-	I	0,9	6	5,6				

В. I - всего

пример, трематоды рода *Dicrocoelium*, нематоды рода *Dracunculus* ).

В.Л.Контримавичуо указывает, что подразделение гельминтов на эти две группы во многих случаях может оказаться полезным для понимания некоторых моментов формирования фауны гельминтов различных групп хозяев.

Распределение гельминтов у диких млекопитающих Средней Азии в зависимости от ценоотических связей показано в таблице 5. Как видно, у хищников явно преобладают виды гельминтов, сопряженные с хозяевами трофическими связями (84,0%), далее следуют грызуны, у которых 41,2% гельминтов попадают к ним через различных беспозвоночных и реже позвоночных. Зайцеобразные и парнопадные наибольшим количеством видов гельминтов заражаются топическим путем (100% и 91,7% - соответственно).

Таблица 5

Количество видов гельминтов у млекопитающих разных отрядов в зависимости от ценоотических связей

О т р я д	Всего видов :гельминтов	Характер ценоотической связи			
		трофическая : всего	%	топическая : всего	%
Зайцеобразные	29	-	-	29	100
Грызуны	119	49	41,2	70	58,8
Хищные	81	68	84,0	13	16,0
Парнопадные	108	9	8,3	99	91,7

Такое распределение гельминтов у млекопитающих не случайное явление и в значительной мере определяется особенностями эволюционного развития этих хозяев. Как известно, одним из основных направлений в истории развития млекопитающих было приспособление к растительности и возникновению соответствующих морфологических структур (Флеров, 1970). Первые сумчатые и плацентарные млекопитающие были приспособлены к питанию животной пищей (черви, насекомые и мелкие позвоночные) и лишь частично мягкой растительностью (плоды). По мнению К.К.Флерова, настоящая растительность для млекопитающих представляет более позднюю стадию развития.

Начиная с эоцена среди млекопитающих все более разнообразными и многочисленными становятся парнопадные, причем в конце миоцена на первое место выходят<sup>®</sup> полорогие ( Bovidae ), одним из основных на-

правлений развития которых в последующем следует считать приспособление к питанию исключительно растительной пищей, т.е. выработка наиболее высокоорганизованного из всех млекопитающих растительноядного типа, каковыми являются жвачные (Флеров, 1970).

Основные направления эволюции грызунов недавно рассмотрены в монографии Н.Н.Воронцова (1967), который показал, что для многих *Muridae*, как и большинства других растительноядных млекопитающих, начиная с раннего миоцена, был характерен переход от белково-липидного к клетчатковому питанию. Среди грызунов наибольшей специализацией к клетчатковому питанию характеризуются полевки и сурки. Причем полевки сумели расселиться и "колонизировать" Голарктику более полно, чем это сделала какая-либо другая группа грызунов (Hinton, 1926).

Основные направления пищевой специализации зайцеобразных также шли по пути приспособления к питанию разнообразными растениями (Громов, Гуреев и др., 1963).

Для многих *Carnivora* характерны ограниченные периоды приема пищи, но зато очень сложна пицедобывательная деятельность. Волки и шакалы ведут поисковый тип питания, лисицам свойственно мышкование, а для кошек более присуще "окрадывание" добычи из засады и длительное ее вылеживание (Слоним, 1962).

На рисунке I показан удельный вес гельминтов различных биологических групп у млекопитающих в зависимости от трофико-экологических связей последних с первыми<sup>х</sup>. У парнопалых и зайцеобразных, как уже отмечено выше, основное количество видов гельминтов попадает к ним топически, однако репрезентативность одной и той же биологической группы крайне неодинакова.

У парнопалых 44,4% видов относятся ко II биологической группе, а у зайцеобразных доминируют виды I биологической группы (47,8%). Для грызунов также характерен высокий удельный вес гельминтов I биологической группы, к которой относится 58,6% видов.

---

<sup>х</sup> Процентное соотношение гельминтов различных биологических групп вычислено к числу видов гельминтов, попадающих к хозяевам трофически или топически.



Условные обозначения:

I-VIII - биологические группы

Зайцеобразные

Хищные

I	44,8
V	31,0
II	24,2

I	30,3
V	30,3
II	30,4

VI	5,9
VII	5,9
VIII	5,9

VII

42,6

V

51,5

V	77,8
VI	10,1
VII	10,1
VIII	10,1
I	20,2
V	25,3
II	44,4

парнопапы

V	75,5
VI	24,5
VII	24,5
VIII	17,1
I	58,5
V	24,3

Грызуны

топические связи

профические связи

Рис. 1 | Закономерности распределения гельминтов различных биологических групп у млекопитающих отдельных отрядов в зависимости от трофико-экологических связей.

Уже из этого сравнения видно, что принципиально одинаковое направление эволюционного развития данных хозяев — постепенное приспособление к питанию большим количеством растительной пищи — в конечном итоге не всегда приводит к общности состава гельминтов, что в значительной мере зависит от образа жизни млекопитающих.

Установлено, что у животных, например, полорогих, питающихся низкокалорийным кормом (растения), поддержание энергетического равновесия происходит благодаря значительной мышечной работе, производимой на протяжении многих часов (пастбища). Общее время, затрачиваемое на пищедобывательную деятельность и акт еды, достигает 50% продолжительности суток (Слоанин, 1962). В связи с этим у многих парнокопытных существуют постоянные топические связи с инвазионными личинками нематод II биологической группы. Неслучайно Кэмерон (Cameron, 1964) бурное развитие нематод подотряда *Strongylata*, буквально вспышку формообразования у них, связывает с возникновением пастбищного питания у парнокопытных. Способность свободнодвижущихся личинок отронгилят к миграции на пастбищные растения стало мощным прогрессивным фактором, обусловившим их биологическое процветание, особенно нематод сем. *Trichostrongylidae*.

Примечательно, что такая же закономерность в соотношении гельминтов различных биологических групп прослеживается у сумчатых сем. *Macropodidae*, распространенных в Австралии, и которых Е.Одум (1968) считает экологическим эквивалентом бизонов и рогатого скота в степях Северной Америки. У кенгуру, потребляющих в большом количестве растительную пищу, зарегистрировано 106 видов нематод, относящихся ко II биологической группе. Явное доминирование у *Bovidae* и *Macropodidae* гельминтов этой группы можно рассматривать как пример конвергентного развития и формирования фауны паразитических червей у хозяев очень далеких в систематическом отношении. Представители разных подклассов хозяев ведут во многих отношениях одинаковый образ жизни, занимают аналогичные места в биоценозах, хотя их ареалы удалены один от другого на многие тысячи километров. Благодаря конвергенции в сходных ландшафтах происходит постепенная "подгонка" биологии, поведения, морфо-физиологических черт и общего облика организмов к определенному числу "эталонов", наиболее приспособленных к данным условиям географической среды, что дает



основания говорить о конвергенции как процессе сближения признаков не только отдельных видов, но и в известной мере целых фаун, биот и даже ландшафтов (Формозов, 1964).

В этой связи также заслуживает внимания факт явного доминирования у грызунов, распространенных в жарких пустынях Средней Азии, тех видов гельминтов У биологической группы, промежуточные хозяева которых насекомые. Известно, что существование животных в аридной зоне связано с весьма своеобразными приспособлениями к резко колеблющимся в течение годового и суточного цикла физическим условиям среды, резким колебаниям условий питания, снабжения водой. На эти общие для всего животного населения пустынь факторы, однако, по-разному реагируют организмы, находящиеся на разных ступенях эволюции, с разной экологической специализацией (Слоним, 1971).

У грызунов выработался весьма своеобразный путь восполнения водных запасов организма. Весной значительную часть необходимой влаги они получают, поедая эфемерные растения, которые с наступлением жаркого периода высыхают. Существенным источником, поставляющим достаточное количество воды в это время, оказываются насекомые, которые очень богаты жирами (Слоним, 1962).

Видимо столь высокая пропорция (80,0%) гельминтов, попадающих к грызунам с помощью насекомых — не случайное явление. Анализ условий существования этих хозяев показывает, что господство у них гельминтов, развивающихся с участием насекомых, которых они поедают в большом количестве (Шмидт-Нильсен, 1972), является результатом адаптаций грызунов к максимальному использованию водных ресурсов, которые здесь обычно очень лимитированы.

Характерно, что наличие большого количества видов гельминтов, попадающих к пустынным грызунам вместе с насекомыми прослеживается и в других частях Евразии. В частности у этих хозяев в жарких пустынях Аравийского полуострова, Синай, Северной Африки доминируют те виды гельминтов, инвазионные личинки которых развиваются в насекомых.

Таким образом, мы рассмотрели биологическую структуру фауны гельминтов млекопитающих Средней Азии в целом и в пределах хозяев отдельных отрядов. Весь изложенный выше материал позволяет нам сделать заключение о том, что подразделение гельминтов на восемь био-

логических групп и анализа их связей с хозяевами более полно раскрывает особенности состава и формирования фауны гельминтов млекопитающих, относящихся к разным отрядам.

В итоге мы приходим к выводу о наличии трофико-экологически оприженной эволюции хозяев и их гельминтов. При такой интерпретации становятся понятными пути заражения млекопитающих определенными комплексами гельминтов, относящихся к разным биологическим группам. Причем, чем шире экологическая и трофическая радиация хозяев, тем богаче и разнообразнее видовой состав их гельминтов. Узкая пищевая специализация хозяев, как правило приводит к доминированию у них гельминтов одной биологической группы, среди которых в свою очередь преобладают представители определенного класса гельминтов.

### ГЛАВА Ш. К ПРОБЛЕМЕ О РЕГУЛЯТОРНЫХ ФУНКЦИЯХ ГЕЛЬМИНТОВ В БИОГЕОЦЕНОЗЕ (В ПОРЯДКЕ ОБСУЖДЕНИЯ)

Роли различных организмов в биогеоценозах посвящено огромное количество работ, так как в последние годы в науке резко возрос интерес к изучению взаимосвязей, осуществляющих в биосфере.

По вопросу выделения основных функциональных компонентов в биогеоценозе имеются различные мнения (Сукачева, 1958; Рафес, 1968; Одум, 1968). Согласно точке зрения П.П.Второва (1971) в биогеоценозе можно выделить следующие основные блоки: радиация Солнца, атмосфера, почво-грунт, фотоавтотрофы, хемоавтотрофы, хемогетеротрофы. В свою очередь хемогетеротрофы делятся на прототрофов и органофагов. Ко вторым относятся все животные, большая часть бактерий и некоторые паразитические растения. Среди органофагов выделяются биофаги, сапрофаги, сапробиофаги. Причем паразитические организмы входят в категорию биофагов.

Известно, что трофические связи служат основой любого биогеоценоза (Вернадский, 1965; Рафес, 1968). Следует также отметить, что практически во всех обзорных работах, посвященных трофической структуре сообществ организмов, гельминты, как правило, не указываются. Между тем еще в 1924 году академик К.И.Скрябин писал, что гельминты должны рассматриваться как многоправные сочлены биоценозов (биогеоценозов). Но весь последующий этап развития гельминто-

логии был направлен, в основном, на изучение фауны гельминтов позвоночных животных, населяющих самые различные среды жизни. В итоге многочисленных исследований сформировался особый раздел этой науки — гельминтогеографии, значение которой трудно переоценить. Однако, если гельминты — полноправные члены биогеоценозов, то, видимо, следует в первую очередь оценивать их как организмы, выполняющие определенные трофические функции, т.е. необходимо выявить положение их среди функционально-биоценологических групп организмов, населяющих нашу планету.

В одной части нашей работы мы уже отметили, что огромное число видов животных являются носителями гельминтов на разных стадиях развития. Однако остается совершенно непонятным, почему эти организмы практически никогда и никем не учитывались при изучении самых различных аспектов потока превратимой энергии между основными блоками экосистем (биогеоценозов).

Между тем, как отмечает Г.Ф.Хильми (1966), при эволюции, обусловленной естественным отбором, одновременно и неразрывно происходят два процесса: индивидуальное изменение организмов и коллективное преобразование организмами среды обитания, в результате чего и возникают наиболее благоприятные для них условия существования.

В результате анализа различных точек зрения о роли различных организмов в биогеоценозах (Левашов, 1950; Ионов, 1967; Викторов, 1967; Шмальгаузен, 1968; Вернадский, 1965; Шульц, 1967; Рубцов, 1967; Парамонов, 1967; Панфилов, 1966, 1967; Шульц, Гвоздев, 1970; Рыковский, 1970; Ромашов, Сафронов, 1965; Дювилье, Танг, 1968; Фарб, 1971; Frank, 1968; Walkey, Meakins, 1970; Boddicker, Huggins, Richardson, 1971; Telford, 1971 и др.), а также данных об особенностях питания гельминтов различных классов (Гинецинская, 1968; Шульц, Гвоздев, 1972; Лосев, 1972; Margblis, 1967; Barry, 1971a, 1971b, 1971c; Poinar, 1972 и др.) мы приходим к выводу о возможности трофико-функционального подразделения этих беспозвоночных. С нашей точки зрения представляет также большой интерес анализ исторического развития биотических сообществ гельминтов и их хозяев, также относящихся к различным трофико-функциональным группам.

Подтверждение этого мы находим в работе Д.В.Панфилова (1966, 1967), который, касаясь роли насекомых в биотических сообществах,

подразделяет их на ряд функционально-биоценологических групп, характеризующихся особенностями питания. А.А.Парамонов (1967) среди фитогельминтов выделяет ряд функционально-биоценологических групп: эусал-робрионты, девисалробрионты, настоящие фитогельминты, среди которых имеются актопаразитические микогельминты, фитогельминты неспецифического патогенного эффекта, фитогельминты специфического патогенного эффекта.

Следует отметить, что насекомые и фитогельминты, входящие в состав тех или иных функционально-биоценологических групп, довольно четко дифференцируются и морфологически.

До настоящего времени роль и значение гельминтов в динамике биогеоценозов остается вне поля зрения как самих гельминтологов, так и экологов. Нам кажется, что следует признать весьма важную роль гельминтов как биологических раздражителей, катализаторов и реле определенных процессов как в организме хозяина, так и в сообществе их, так как, "когда паразиты чрезвычайно упрощают свою морфологическую структуру, они как раз чрезвычайно усиливают биохимическую энергию, энергию размножения, т.е. чрезвычайно увеличивают биогенную миграцию своих атомов, что усиливает их положение в борьбе за существование" (Вернадский, 1965).

Мы считаем своей задачей обратить внимание исследователей на то, чтобы они не ограничивались только изучением видового состава гельминтов разных групп животных. Необходимо знать гораздо больше о взаимных связях и жизнедеятельности всех организмов, о роли каждого в жизни целого и наоборот. Мы вправе поставить вопрос - могут ли беспозвоночные, относящиеся к различным классам (трематоды, цестоды, акантоцефалы, нематоды) и объединяемые одним общим понятием - гельминты - быть равнозначными по характеру питания и соответственно по трофико- функциональной роли в биогеоценозах? Видимо, нужны дополнительные исследования в более широком плане, в аспекте объективной оценки роли всех организмов, населяющих нашу планету.

## ВЫВОДЫ

1. Структура фаунистических комплексов гельминтов, так же как и структура систематических групп животных - асимметрична. В целом

фауна гельминтов диких млекопитающих Средней Азии характеризуется явным доминированием нематод. К этому классу беспозвоночных относятся большинство семейств, родов и видов гельминтов, найденных здесь. Асимметричность структуры фауны проявляется и в пределах классов гельминтов, среди которых имеются семейства, включающие наибольшее количество видов данного класса. Из трематод таковыми являются семейства *Plagiorchiidae* (22,8%), *Echinostomatidae* (17,1%), *Brachylaemidae* (17,1%), *Levinseniidae* (11,4%), *Dicrocoeliidae* (11,4%), из цестод - *Taeniidae* (30,2%), *Anoplocephalidae* (21,9%), *Hymenolepididae* (2,1%), из нематод - *Trichostrongylidae* (18,6%), *Spiruridae* (8,1%), *Protostrongylidae* (7,6%), *Heteroxynematidae* (80,1%), *Trichocephalidae* (6,2%), *Onchocercidae* (5,7%). Удельный вес акантоцефал в составе фауны очень мал и он равен всего 2,5%.

2. В составе и структуре фауны гельминтов равнин и гор Средней Азии имеются существенные различия. Наиболее характерным фаунистическим элементом горных районов являются трематоды семейства *Dicrocoeliidae*, *Brachylaemidae*, нематоды семейства *Protostrongylidae*. У всех этих гельминтов промежуточные хозяева - наземные моллюски, которые здесь распространены практически повсеместно и при высокой численности. Цестодофауна млекопитающих гор прежде всего характеризуется большим количеством видов семейства *Anoplocephalidae*, развивающихся с участием клещей - орибатиid. Обширные пространства равнин Средней Азии практически лишены трематод и млекопитающие заражаются этими гельминтами в аэональных участках ландшафта (долины рек, берега озер, каналов). Среди цестод здесь доминирующее положение занимает семейство *Taeniidae*. В нематодофауне млекопитающих равнин по удельному весу на первое место выходят семейства *Spiruridae*, *Onchocercidae*, промежуточные хозяева которых насекомые и кровососущие членистоногие.

Таким образом, для каждой физико-географической единицы (территория равнин и территория гор) выявляются доминирующие семейства гельминтов, определяющие специфику фаунистических комплексов этих беспозвоночных.

3. Ареоалогический анализ родов гельминтов показал, что у диких млекопитающих Средней Азии встречаются пять групп родов гельминтов: убийкисты (31 и 21,2%), голарктические (35 и 24,0%),

палеарктические (26 или 17,8%), тропические (49 или 35,6) и эндемичные (5 или 3,4%). Как видно пропорция эндемичных родов в составе фауны гельминтов очень мала, так как среди трематод, цестод и акантоцефал таковых нет. Только среди нематод имеется пять монотипичных родов: *Bobolevispiriga*, *Skrzjabipodera*, *Dentostomella*, *Dermatophallus*, *Favtiagiuris*. Обращает на себя внимание, что на равнинах заметно выделяются роды тропического происхождения, на долю которых приходится 38,3% от их общего числа, в горных районах значительно повышается удельный вес голарктических и палеарктических родов. Наши данные хорошо согласуются с представлениями о зоогеографических особенностях животного мира равнин и гор Средней Азии: в целом на равнинах господствуют субтропические и тропические по происхождению животные, а в горных районах распространено большое количество форм голарктического типа фауны.

4. В настоящее время эдификаторами ценоических группировок равнин и гор Средней Азии стали домашние животные (овцы, козы, крупный рогатый скот), постоянный выпас которых существенно меняет функциональную и, естественно, таксономическую структуру животного населения. В системе "гельминт - окончательный хозяин" произошла довольно значительная перестройка, приведшая к тому, что большое количество видов этих беспозвоночных в половозрелой стадии получили возможность освоения новой среды обитания, причем за очень короткий исторический срок. Высокая численность и повсеместное распространение домашних жвачных приводят к резкому возрастанию зараженности их гельминтами. Роль диких парноногих, многих видов грызунов, зайцеобразных, насекомоядных и рукокрылых в распространении гельминтов среди домашних животных и человека в условиях Средней Азии слишком мала. Однако на территории Средней Азии имеют место и типично природноочаговые гельминтозы альвеококкоза, трихинеллеза в новом понимании и ряд других, в поддержании очагов которых большую роль играют некоторые хищные, грызуны и кабан из парноногих.

5. Основываясь на циклах развития и способах проникновения в организм млекопитающих инвазионных личинок, мы выделим восемь биологических групп гельминтов. I группа включает гельминтов, инвазионные личинки которых находятся в яйце, откуда они выходят только в организме позвоночного животного, II - гельминты, у которых ин-



вазионные личинки ведут свободный образ жизни и обычно находятся на растениях, в подстилке, могут мигрировать в почву. III - гельминты, инвазионные личинки которых ведут свободный образ жизни и связаны с водой или водными растениями, IV - гельминты, у которых инвазионные личинки развиваются и локализуются в различных водных беспозвоночных, V - гельминты, у которых инвазионные личинки развиваются и локализуются в различных наземных беспозвоночных, VI - гельминты, у которых инвазионные личинки локализуются в водных позвоночных, VII - гельминты, у которых инвазионные личинки локализуются в наземных позвоночных, VIII - гельминты, у которых инвазионные личинки локализуются в организме, членистоногих, нападающих на окончательных хозяев.

6. У млекопитающих равнин Средней Азии среди гельминтов у биологической группы наибольшее количество видов развивается с участием насекомых, которые для большинства видов паразитических червей являются промежуточными хозяевами. В горных районах значение наземных как "доставщиков" инвазионных личинок гельминтов к млекопитающим снижается, зато резко возрастает роль наземных моллюсков и клещей-орibatид. Следовательно каждой территории свойственны комплексы гельминтов, т.е. имеются "главные потоки" биологически и экологически обусловленных форм паразитических червей.

7. Не опаривая значения таксономического принципа при ландшафтно-географическом анализе фауны гельминтов, мы считаем, что для выяснения зональных особенностей состава фауны паразитических червей следует сопоставлять репрезентативность биологических групп и участие гельминтов отдельных классов, в них, так как каждая территория характеризуется вполне конкретной структурой и соотношением гельминтов различных классов в составе биологических групп, что в значительной мере определяется климатическими факторами.

8. Подразделение гельминтов на восемь биологических групп и анализ связей их с хозяевами с нашей точки зрения более полно раскрывает особенности состава и в определенной мере закономерности формирования фауны паразитических червей отдельных групп хозяев. Мы приходим к выводу о наличии трофико-экологически сопряженной эволюции хозяев и их гельминтов. При такой интерпретации становятся понятными пути заражения, например, парнокопытных в основном гелъ-

минтами II биологической группы, а грызунов и зайцеобразных — I. Чем шире экологическая и трофическая радиация хозяев, тем богаче и разнообразнее видовой состав их гельминтов. Узкая пищевая специализация хозяев, как правило, приводит к доминированию у них гельминтов одной биологической группы, среди которых в свою очередь преобладают представители определенного класса гельминтов.

9. Весь ход развития гельминтологии, как раздела общей биологии, с очевидностью свидетельствует о том, что проблема функционально-трофической характеристики гельминтов и оценки их роли в потоке превратимой энергии становится на повестку дня. Видимо, гельминты, как и многие группы организмов, являются своеобразными "катализаторами", ускорителями биологических процессов. Поэтому этой проблеме следует уделить особое внимание и тем самым гельминтологии внести свой вклад в решение важнейшей задачи современности "Человек и биосфера".

#### Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Гельминтофауна реликтового суслика — эндемика гор Средней Азии. "Зоол.журн.", т.61, вып.7, 1961.
2. Гельминтофауна грызунов высокогорья (Терской Ала-Тоо, долина реки Чон-Кызыл-Су). Изв.АН Кирг.ССР, сер.биол.н., т.4, вып.4, 1962.
3. Паразитические черви грызунов пустынных районов Таджикистана. Изв.АН Тадж.ССР, отд.биол.наук, вып.3 (10), 1962, (В соавт. с В.Д.Заниной).
4. Наземные моллюски Киргизии как промежуточные хозяева гельминтов домашних животных. Изв.АН Кирг.ССР, сер.биол.н., т.4, вып.4, 1962.
5. Материалы о роли наземных моллюсков Киргизии как промежуточных хозяев гельминтов домашних животных. Сб. "Биологические вопросы овцеводства и болезни овец". Изд.АН Кирг.ССР, 1962.
6. Наземные моллюски Киргизии как промежуточные хозяева гельминтов домашних и диких животных. Изв.АН Кирг.ССР, сер.биол.н., т.4, вып.5, 1962.
7. Гельминтофауна биологических групп грызунов и определяю-

щие ее факторы. Матер. науч. конф. Всес. общества гельминтологов часть 2, 1963, М.

8. Грызуны—окончательные хозяева цестод подотряда *Mesocostoidata* Экр. Jabin, 1940. Сб. "Паразиты диких животных Кавказа", тр. Ин-та зоол. АН Каз. ССР, т. 22, 1964.

9. Parasitic worms and aquatic conditions. Proceedings of Symposium held in Prague in October 1962. Prague, 1964.

10. Наземные моллюски бассейна реки Сары-Джаз как промежуточные хозяева релминтов. Тр. У конф. по природной очаговости болезней и вопросам паразитологии республик Средней Азии и Кавказа. 1964, Фрунзе.

11. К зоогеографическому анализу гельминтофауны грызунов Киргизии. Сб. "Паразитические черви домашних и диких животных". Изд. биолого-почвенного института ДВ филиала СО АН СССР, Дальневост. Гос. Унив., 1965.

12. Экологические факторы формирования гельминтофауны грызунов Киргизии. Матер. науч. конф. Всес. об-ва гельминтологов, ч. I, 1965, М.

13. Наземные моллюски Киргизии как промежуточные хозяева гельминтов домашних и диких животных. Сб. "Моллюски, вопросы теоретической и прикладной малакологии". 2, 1965, М.-Л.

14. К проблеме гельминтогеографического районирования Киргизии. "Вопросы географии Киргизии". Изд. "Илим", 1966.

15. Гельминты яйцеобразных Киргизии. Сб. "Гельминты животных Киргизии и сопредельных территорий". 1966, Фрунзе (В соавтор. с К. Э. Эркуловым).

16. Новые виды гельминтов для фауны грызунов Киргизии. Там же, (В соавтор. с К. Э. Эркуловым).

17. Новые данные о фауне трематод наземных позвоночных Тянь-Шаня. Матер. к науч. конф. Всес. об-ва гельминтологов, ч. 3, 1966, М.,

18. Морфологические и биологические особенности трематод семейства *Dicogonellidae* Odhner, 1911, "Зоол. журн.", т. 65, вып. 3. (В соавтор. с Л. С. Логачевой).

19. Опыт эколого-географического анализа гельминтофауны грызунов Средней Азии. Изв. АН Кирг. ССР, № I (4).

20. Гельминтофауна диких наземных позвоночных Средней Азии и

опыт ее эколого-географического анализа. Юбилейная научная сессия АН Кирг.ССР, посвященная 50-летию Великой Октябрьской Социалистической революции. Изд."Илим", Фрунае, 1967.

21. Биогеоценозы и регуляторные функции гельминтов. Сб."Гельминты животных и растений Киргизии". 1968, Фрунае.

22. Гельминтофауна диких наземных позвоночных Средней Азии и опыт ее эколого-географического анализа. Матер.к науч.конф. Всес. об-ва гельминтологов, ч.1, 1968, М.

23. О некоторых трофико-экологических закономерностях формирования фауны гельминтов диких наземных позвоночных Средней Азии. Сб."Гельминты животных и растений Киргизии". 1968, Фрунае.

24. Гельминты грызунов Киргизии, В кн."Биологические основы борьбы с вредными грызунами", 1968, Фрунае.

25. О трихинеллезе в Киргизии. "Советское здравоохранение Киргизии" № 4, 1969.

26. О некоторых вопросах природной очаговости гельминтозов животных Киргизии. Сб."Вопросы природной очаговости болезней". 1970, Алма-Ата.

27. Ареоалогическая структура фауны гельминтов наземных позвоночных Средней Азии, Сб."Географические исследования в Киргизии". Изд."Илим", 1970.

28. Новая нематода *Physaloptera (Physaloptera) erinacei* nov. sp. (*Spirurata, Physalopteridae*) от ушастого ежа. Сб."Энтомологические исследования в Киргизии". Изд."Илим", 1970, (В соавтор.с К.Э.Эркуловым).

29. О биологической природе паразитизма. Сб."Гельминтологические исследования в Киргизии". 1971, Фрунае, (В соавтор.с Б.Н.Эюбиным).

30. Олигохеты фауны Киргизии как промежуточные хозяева гельминтов. Изв.АН Кирг.ССР, № 1, 1972. (В соавтор.с Н.Т.Чибиченко).

31. О некоторых аспектах природной очаговости гельминтозов животных Киргизии. "Уч-Всес.конф. по природной очаговости болезней животных и охране их численности", т.1, 1972, Киров.

32. Гельминты млекопитающих Киргизии. В кн."Млекопитающие Киргизии". Изд."Илим", 1972.

## Материалы диссертации доложены

1. На юбилейной конференции гельминтологов Киргизии, посвященной 90-летию со дня рождения академика К.И.Скрябина. Фрунзе, сентябрь, 1968 г.

2. На гельминтологической секции Научного Совета АН СССР по проблеме "Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира". (Тбилиси, 16-17 мая 1968 г.).

3. На расширенном заседании Ученого Совета лаборатории гельминтологии АН СССР. (12 мая 1970 г., Москва).

4. На совместном заседании лаборатории паразитов рыб и птиц Института зоологии АН Каз.ССР и лаборатории гельминтологии Института биологии АН Кирг.ССР (1-2 ноября 1971 г. Алма-Ата).

5. На совместном заседании лаборатории паразитов рыб и птиц, лаборатории гельминтов млекопитающих Института зоологии АН Каз.ССР и лаборатории гельминтологии Института биологии АН Кирг.ССР (13-16 декабря 1972 г., Фрунзе).

ПОДПИСАНО В ПЕЧАТЬ 16/IV 1973 Г. ФОРМАТ БУМАГИ  
60×90 1/16. ОБЪЕМ 2,75 П. Л. ЗАКАЗ 1059. ТИРАЖ 200 ЭКЗ.

Г. ФРУНЗЕ, ТИП. АН КИРГИЗ. ССР  
УЛ. ПУШКИНА, 144