

Высшее образование



**Аспекты  
общей  
эпизоотологии  
инвазионных  
болезней**

НОВОСИБИРСК 2016

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ  
ФЕДЕРАЦИИ

НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ  
УНИВЕРСИТЕТ

**Аспекты**

**общей эпизоотологии инвазионных болезней**

**Учебное пособие**

Допущено Учебно-методическим объединением Российской Федерации по образованию в области ветеринарии и зоотехнии в качестве учебного пособия в печатном и электронном виде для студентов высших учебных заведений, обучающихся по специальности 36.05.01 Ветеринария (квалификация «ветеринарный врач»)

НОВОСИБИРСК 2016

УДК 619: 616. 99 (075.8)

ББК 48.73

Авторы: *И.М. Зубарева*, канд. вет. наук, доц.;

*Ф.И. Василевич*, д-р вет. наук, академик РАН;

*А.С. Донченко*, д-р вет. наук, академик  
Россельхозакадемии.

Рецензенты: *С.В. Ларионов*, проф., чл.-корр. РАН, ФГБОУ

ВПО «Саратовский ГАУ»,

*С.К. Димов*, д-р вет. наук, проф., ГНУ ИЭВСиДВ

**Аспекты общей эпизоотологии инвазионных болезней:** учеб.  
пособие/ *И.М.Зубарева, Ф.И.Василевич, А.С.Донченко.*  
Новосиб.гос.аграр.ун-т, МГАВМиБ им. К.И. Скрябина –  
Новосибирск: ИЦ НГАУ «Золотой колос», 2016.-275 с.

Учебное пособие предназначено для студентов вузов ветеринарного, медицинского и биологического профилей, изучающих теоретические и прикладные вопросы паразитологии, а также для специалистов, работающих по проблемам паразитологии животных и человека в прикладных ветеринарии и медицине, экологии и общей биологии.

Утверждено и рекомендовано к изданию методической комиссией факультета ветеринарной медицины НГАУ (протокол №3 от 7 апреля 2015г.)

©Зубарева И.М., Василевич Ф.И.,  
Донченко А.С., 2016

© НГАУ, 2016

© МГАВМиБ им. К.И. Скрябина, 2016

*Светлой памяти ученого,  
профессора, доктора биологических  
наук Федорова Константина  
Петровича посвящается этот труд,  
в котором нашли отражение его  
идеи об эпизоотологии инвазионных  
болезней*

## **ВВЕДЕНИЕ**

В настоящее время хорошо развита наука эпизоотология как учение об эпизоотиях, болезнях, паразитарной этиологии, охватывающих порой значительные контингенты животных. В тех же случаях, когда они поражают человека, говорят об эпидемиях.

В основе подобных вспышек лежит эпизоотический процесс (или эпидемический процесс, когда речь идёт о болезнях человека), отражающий движение возбудителя в популяциях животных (или человека). Основы этого учения заложены классиками эпизоотологии, хорошо изучившими закономерности возникновения, развития и угасания вспышек инфекционных болезней среди животных. Эти закономерности отражают причины таких вспышек, механизмы передачи возбудителей от больных животных к здоровым, пути и способы заражения последних. Знание этих закономерностей в отношении любой нозоформы позволяет специалистам правильно ориентироваться в причинах их появления, механизмах передачи, прогнозировать их появление и в какой-то мере управлять ими.

Всё это достаточно хорошо изучено на примере многочисленных болезней инфекционной природы, возбудителями которых являются прокариоты, бактерии, вирусы, риккетсии. Что же касается эукариотных паразитических организмов, то с полной уверенностью можно сказать, что, несмотря на хорошую изученность многих из них в таксономическом, биологическом и экологическом отношениях, мы пока не можем в должной мере управлять процессами возникновения и развития вызываемых ими болезней. Причин поэтому много. Главные из них – большое разнообразие природы

паразитов, значительная сложность их связей с условиями существования, в том числе и с хозяевами, объектами паразитирования, а также слабое представление об особенностях эпизоотических процессов, управляющих движением возбудителей в зонах вспышек, равно как и среди отдельных особей пораженных ими популяций животных. Вот почему пока еще трудно ставить вопрос о прогнозировании вспышек паразитарных заболеваний в популяциях сельскохозяйственных и домашних животных и человека, тем более – управлять этими процессами. Решить эти непростые задачи поможет новое направление паразитологической науки - **эпизоотология инвазионных болезней**, построенная на изучении особенностей и разнообразия природы, биологии, экологии их возбудителей.

# **1. ПРИРОДА ПАРАЗИТИЗМА**

## **1.1. Формирование представлений**

### **о природе паразитизма**

К настоящему времени у большей части специалистов-паразитологов сформировались разные представления о сущности паразитизма. Но при всём разнообразии мнений большинство согласны с тем, что паразитизм – это сложное экологическое явление, в котором могут быть выделены отдельные черты, которым можно придавать ведущее значение. К числу таковых можно отнести следующие: 1. Питание паразита за счет хозяина (Лейкарт, 1879; Коллери, 1922; Грассе, 1935); 2. Вредоносность паразита для его хозяина (Холодковский, 1900; Минчин, 1912, Добель, 1919; Беклемишев, 1964); 3. Экологическая адаптивность паразитов и их хозяев (Брумпт, 1936; Филипченко, 1937; Догель, 1947, 1962; Камерон, 1958); 4. Использование паразитом организма хозяина в качестве среды обитания (Скрябин, 1923; Беклемишев, 1945; Павловский, 1946); 5. Формирование паразитами и их хозяевами экологических группировок (Хегнер, 1927; Догель, 1927, 1947, 1962; Павловский, 1934; Мошковский, 1946; Нобль, 1948).

Обобщая разнообразные оценки многих исследователей явления паразитизма, В.А.Догель (1947) дал следующее комплексное определение: паразиты – это такие организмы, которые используют другие живые организмы в качестве среды обитания и источника пищи, возлагая при этом частично или полностью на своих хозяев задачу регуляции своих взаимоотношений с окружающей внешней средой». Это определение в настоящее время принимается большинством специалистов, хотя некоторые из них пытаются внести в него свои коррективы. В частности, Е. Нобль и Г.Нобль(1971) добавляют к нему физиологический аспект и определяют

паразитизм как интимное сообщество двух разнородных организмов, в котором паразит становится метаболически зависимым от своего хозяина, включая и общий обмен химическими веществами. Отечественные паразитологи Р.С. Шульц и Е.В.Гвоздев(1970) считают необходимым учитывать патогенное влияние паразитов на организм хозяина и, естественно, защитные реакции последнего на его внедрение, как отражение двух взаимоантагонистических процессов. С.С. Шульман и А.А. Добровольский (1977) дали следующее обобщающее определение понятия «паразитизм»: «Паразитизм – это форма сожительства двух разных организмов, имеющая антагонистический характер, при котором один из них, паразит, в той или иной степени возлагает на другого, хозяина, задачу регуляции своих взаимоотношений с внешней средой, вступая с ним в метаболическое взаимодействие и используя в большинстве случаев в качестве источника пищи и среды обитания».

Это определение может удовлетворить многих, но в нём, нам кажется, следует изменить некоторые акценты, изложив их в логической последовательности в соответствии с формированием причинно-следственных связей. В новой редакции оно может быть изложено в следующей форме: паразитизм – это такая форма сожительства двух разнородных организмов, в котором один из них, паразит, использует другого, хозяина, в качестве временной или постоянной среды обитания и источника пищи, вступая с ним в метаболические связи, вследствие чего между ними складываются антагонистические отношения, а связи с внешней средой опосредуются через организм хозяина.

Многие авторы склонны рассматривать паразитизм как «нормальное» явление экологического порядка. При этом за основу принимается, прежде всего, заселение паразитом живого организма хозяина, то есть его использование в качестве места

обитания или живого биотопа (Филипченко, 1937; Павловский, 1934). Отечественная исследовательница Л.А.Гиченок (1991) склонна придавать универсальное, точнее, расширительное значение понятию **«симбиоз»**, рассматривая его как отражение **«сожительства таксономически разных организмов в одной и той же среде обитания»**. При этом она считает, что различия между паразитами (антагонистами хозяина) и эндосимбионтами не существенны и отражают равную степень адаптивности и сбалансированности отношений вселенцев с организмом хозяина. Эти отношения отражают разные формы связей: трофические, генетические, метаболические, иммунологические и, главное, топические, то есть использование паразитом живого организма хозяина в качестве среды обитания. Такая взаимосвязь разнородных организмов определяется как **«онтосфера»**, представляющая собой органическую часть **«биосферы»**. В своё время эту идею обсуждал и Е.Н.Павловский (1945), который дал следующее определение понятию **«онтосфера»**: **это совокупность организмов любой природы или систематического положения, могущих стать хозяевами каких-либо паразитов»**.

Паразит, избравший живой организм хозяина в качестве среды обитания, сталкивается с рядом новых условий, которые несвойственны биокосной внешней среде. К их числу относятся, например, гомеостатичность и пространственно-временная дискретность. Эти характеристики свойственны любому живому организму. Он изобилует живой органикой, которая практически неисчерпаема для паразита, но обладает специфической реактивностью в форме большого разнообразия барьерных функций живых тканей и, в том числе, различных иммунных реакций организма хозяина.

Развивая эту идею, Л.А. Гиченок предлагает ввести новое направление биологической науки – **онтобиологию**, изучающую взаимодействия разнородных организмов, когда один из них



использует организм другого как среду обитания. Предметом же этой науки является **онтобиоз** (от греческих слов *ontos* – сущий, *bios* – жизнь) как явление, когда один живой организм использует другой в качестве своего местообитания, живого биотопа. В этом случае онтобиология будет представлена двумя направлениями: **паразитологией, изучающей антагонистические формы онтобиоза, и симбиологией, изучающей синергические (мутуалистические) формы онтобиоза (симбиоза).**

Онтобиоз – термин, приобретший универсальный смысл, применяется ко всем организмам, избравшим другие живые организмы в качестве своего местообитания. Он может быть применён также и в отношении любых паразитов вне зависимости от их природы и систематического положения. Некоторые исследователи акцентируют внимание именно на этой универсальности, считая а priori, что всем онтобионтам свойственна именно эта характеристика, позволяющая объединить их в единую совокупность. В то же время хорошо известно, что они неоднородны по многим характеристикам и, прежде всего, по их биологической природе, которая не может не отразиться на их эпизоотологических свойствах и, естественно, на механизмах саморегуляции экосистем, компонентами которых они являются. Иначе говоря, всем онтобионтам свойственна приживаемость в организме других живых существ иного таксономического положения, которые выполняют функции их хозяев, дефинитивных, промежуточных или иных категорий. Жизнь таких паразитов складывается из двух фаз: фазы пребывания в организме хозяина (питание и размножение) и фазы смены сред обитания в порядке перехода во внешнюю среду или в организм другого хозяина. В целом они образуют определённую систему отношений, для которой характерны, по меньшей мере, три состояния: 1) организм хозяина подавляет паразита; 2) паразит подавляет и нередко убивает своего хозяина (малярийные плазмодии, лейшмании, бабезии, трихинеллы); 3)

чаще между паразитом и хозяином складывается подвижное равновесие, основанное на взаимной сбалансированности, как отражение взаимной адаптивности их друг к другу, обеспечивающей их сосуществование.

Такую адаптивность часто связывают с явлением **специфичности**, которая трактуется как **приспособленность паразитов к жизни в организме одного или нескольких видов хозяев**. Способность онтобионта приживаться, паразитировать в организме многих видов хозяев сродни явлению **эврибионтности** свободноживущих видов, их способности жить в разных биотопах в противовес **стенобионтности** – способности отдельных видов жить в строго определённых местообитаниях, как это имеет место у узкоспецифичных паразитов, которые инвазируют одного хозяина определённого вида. Кстати, характер отношений между хозяином и специфичными или неспецифичными для него паразитами в определённой мере отличаются по остроте их антагонистических отношений: у взаимоспецифичных хозяев и паразитов наблюдается хорошая сбалансированность отношений, что отражает облигатность их связей. Частота и интенсивность заражения хозяев специфичными паразитами часто выше, чем неспецифичными. У неспецифичных хозяев и паразитов отношения нередко носят характер факультативных связей – зараженность более редка и менее интенсивна по показателям обилия; хозяева часто подавляют паразитов, сокращая их плодовитость, приживаемость, скорость созревания, уменьшая размеры тела и т.д., а паразиты оказываются для таких хозяев более патогенными, чем специфические виды.

В связи с выше изложенным можно выделить некоторые основополагающие моменты, определяющие формирование и жизнь паразитарных систем. В их числе: 1. Взаимная специфичность хозяев и паразитов как отражение их взаимной адаптивности; 2. Влияние факторов среды абиотических

(температура, влажность, интенсивность инсоляции и т.п.) и биотических (все элементы живой природы среды обитания). Их влияние на паразитов может быть специфическим, если обеспечивает выживаемость свободноживущих форм и способствуют развитию до инвазионной стадии. Но это реализуется в зависимости от природы паразитов, их биологических особенностей и характера отношений с организмом хозяев разных категорий, которые Ш.Д.Мошковский (1946) определил, как **экофизиологические**, то есть отражающие согласование функционального взаимодействия организма хозяина и внедрившихся в него паразитов. Он отметил, что существенное значение в экофизиологических отношениях в системе «паразит-хозяин» имеет характер размножения паразитов, который обеспечивает существование в зависимости от их природы. Различают две формы размножения паразитических организмов: *мультипликативное* и *пропагативное*.

**Мультипликативное размножение** свойственно всем прокариотам, а из эукариот – простейшим, некоторым видам гельминтов и членистоногим, перешедшим к постоянному паразитизму. Эта форма размножения выражается в постоянном увеличении численности особей паразитов в пределах организма пораженной особи их хозяина. Она обеспечивает увеличение биомассы паразита и выживаемость его *микрораспулции*.

**Пропагативное размножение** не связано с увеличением численности прижившихся в хозяине паразитов, но в ходе размножения паразиты продуцируют *пропагативные* или *расселительные* формы – цисты, ооцисты, яйца, личинки, которые выносятся во внешнюю среду и, будучи в ней рассеянными, обеспечивают заражение новых хозяев и, тем самым, сохранение вида. Часто обе формы размножения сочетаются у одного вида.

Таким образом, отношения между паразитом и хозяином являются в своей основе экофизиологическими, поэтому изучение функциональных или симфизиологических связей в паразито-хозяинной системе – предмет **функциональной паразитологии**.

Экофизиологические отношения складываются из четырёх этапов: 1) внедрение инвазионной формы в организм хозяина; 2) его развитие до продуцирования пропативных форм; 3) рассеивание последних во внешней среде; 4) выживаемость свободноживущих пропативных форм во внешней среде и их развитие до инвазионной стадии, которое осуществляется либо в условиях внешней среды, либо в организме других хозяев: переносчиков, промежуточных, дополнительных хозяевах.

Формирование паразитарной системы, по Ш.Д. Мошковскому (1946), происходит в соответствии с экофизиологическим характером отношений между паразитами и хозяевами в три этапа.

*Первый этап* – внедрение паразитов в организм хозяина. Оно сопровождается двусторонней активностью. В организме хозяина развиваются процессы сопротивляемости, сила которых определяется состоянием организма хозяина на момент внедрения паразита. С другой стороны, паразит должен преодолеть эту сопротивляемость, проявляя определённую физиологическую активность, которую называют **инвазионностью**. Прочность возникающей паразитарной системы определяется соотношением этих двух форм экофизиологической активности паразита и хозяина. Их противопоставление отражает взаимный антагонизм – **сопротивляемость хозяина и инвазионность паразита**.

Существенное значение на этом этапе имеет взаимная специфичность паразита и его хозяев как отражение их взаимной адаптивности. При этом проявляется закономерность: чем менее специфичны паразит и хозяин, тем более они чужды друг другу,

тем больше паразит нарушает внутренний гомеостаз в организме хозяина, тем выше реактивность последнего, тем сильнее иммуногенность антигенов паразита адекватно его агрессивности и сильнее выражены патогенные нарушения в организме хозяина.

*Второй этап* – приживаемость паразита в организме хозяина данного вида. Она определяется его инвазионностью и устойчивостью паразита к сопротивляемости, иммунологической активностью организма хозяина. Последняя проявляется как иммунологический ответ на антигены паразита. Острота этой реакции тоже связана со специфичностью паразита; при высокой специфичности реакция может быть минимальной (в пределах определённых норм градаций). Антиген такого паразита хозяином воспринимается как «свой». При слабой специфичности агрессивность реакции проявляется сильнее, поскольку антиген паразита воспринимается как «чужой». При этом патологическая реакция хозяина ограничивает мультипликативный процесс размножения у простейших, а у многоклеточных пропативные процессы ограничиваются или даже подавляются, число приживающихся особей сокращается, происходит их отбор по силе инвазивности и ослабления агрессивности антигенов паразитов и иммуногенности организма хозяина.

*Третий этап* – выход пропативных форм паразита во внешнюю среду, который осуществляется в определённые сроки и при условиях, обеспечивающих их высокую выживаемость и развитие до инвазионного состояния. Это обеспечивает высокую вероятность заражения нового хозяина. На этом этапе паразиты вступают в определённые биоценотические отношения с другими живыми компонентами внешней среды, обуславливающие переход его от одних особей хозяев к другим, то есть осуществляются **лоймологические** или эпизоотические процессы, свойственные данному виду паразита. Лоймопроцесс,

отражающий последовательно сменяющуюся передачу пропагативных форм паразитов от одного хозяина к другому с участием промежуточных хозяев, (переносчиков) называют также **метаксеноз** (Мошковский, 1939, 1943).

Все эти этапы становления паразитарной системы, реализующиеся в соответствии с суточными и сезонными ритмами физиологических функций как хозяина, так и инвазирующих его паразитов, характеризуют жизненные циклы любых онтобионтов вне зависимости от их природы. Обычно они проявляются в форме конкретных моделей развития, разнообразие которых адекватно разнообразию природы их хозяев и конкретных экологических условий, в которых они обитают.

В.Л. Контримавичус (1982 а, б), обобщая современные концепции паразитизма, показал, что это явление следует рассматривать в нескольких уровнях: **организменном, популяционном и экосистемном**. Причем, если исходить из идей В.Н. Беклемишева (1964), то необходимо также исходить из того, что паразитизм как явление живой природы играет роль стабилизирующего механизма в жизни экосистем и регуляции численности популяций, входящих в состав этих систем.

Выше было показано, что по сути дела паразитизм – одна из форм симбиоза в широком смысле этого слова, а паразиты – разнородная и процветающая в биологическом отношении группа организмов. Это явление можно оценить по-разному: и с позиций его места и роли в природных системах, и с точки зрения их роли и значения в жизни и хозяйственной деятельности человека. Все многочисленные концепции и подходы в оценке этого явления можно объединить в пять направлений.

1. *Экологическая концепция*. В этом аспекте паразитизм оценивается в понятиях экологических связей (Павловский, 1934; Филипченко, 1937; Догель, 1947), когда паразитологи исходят из определения Ш.Д. Мошковского,(1946), что

«паразитизм – такой тип существования организма, при котором регуляция его взаимоотношений со средой, включая и установление его пищевых связей, осуществляется организмом другого вида».

2. *Метаболическая концепция.* Эта концепция рассматривает паразитизм как сожительство разных видов организмов, обмен веществ которых находится в полной взаимозависимости (Smith, 1962; Lincicome, 1963, 1971; Geiman, 1964; Noble & Noble, 1971). Такая метаболическая зависимость может иметь много форм. В отдельных случаях (симбиоз или мутуализм) обмен веществ и продукты обмена одного из партнёров становятся полезными и даже необходимыми для другого. В других (антагонистический онтобиоз или паразитизм) метаболизм одного из партнёров становится вредоносным для другого, и характер отношений приобретает форму борьбы за энергетические ресурсы (Geiman, 1964).

3. *Патогенетическая концепция.* Согласно этой концепции, в основу отношений между взаимодействующими партнёрами берётся вред, который приносит паразит своему хозяину. Эта концепция отстаивалась К.И.Скрябиным и его многочисленными учениками. Так, с точки зрения Р.С. Шульца (1954, 1969), паразитизм – сосуществование разнородных организмов в противоречивом и противодействующем единстве по отношению друг к другу (Lepage, 1956; Sprent, 1963; Шульц и Гвоздев, 1970).

4. *Объединённая концепция паразитизма.* Эта концепция сформировалась как попытка объединить разные точки зрения при анализе паразитизма как симбиоза разнородных организмов в широком смысле этого слова (Шульц и Гвоздев, 1970; Шульман и Добровольский, 1977). В таком случае мутуализм, комменсализм, собственно паразитизм рассматриваются лишь как различные формы симбиоза. В связи с этим возникает вопрос: почему паразитизм распространен постоянно и широко в

природе? Паразитические отношения, будучи антагонистическими, сохраняются стабильными при условиях, что естественный отбор сохраняет у паразитов способность к закреплению способностей к сожительству с организмом хозяина. Выработанная в течение длительной эволюции адаптивность паразитов и хозяев способствует сглаживанию антагонизма и стабилизирует систему «паразит-хозяин».

5. *Новая концепция.* Перед исследователями давно стоит вопрос – почему в течение длительной эволюции хозяин, будучи более высокоорганизованным, не выработал в себе способностей сопротивляться инвазированию и избегать паразитов (Lincicome, 1971). По-видимому, паразиты способны оказывать на своего хозяина умеренное, и даже благотворное влияние. Приводят, например, такие факты: умеренное заражение овец трематодой *Fasciola hepatica* способствует повышению их упитанности (Neiman, 1905). Точно так же умеренное заражение ягнят трихостронгилидными нематодами способствует лучшему их развитию, росту и набору массы тела (Witlock, 1949). Крысы, умеренно зараженные *Trypanosoma brevisi*, *Tr. duttoni*, а также личинками *Trichinella spiralis*, растут и развиваются успешнее по сравнению с контролем (Lincicome et al., 1960, 1963).

Многими опытами показано, что зараженные животные лучше усваивают пищу, в их организме наблюдается более высокий титр ферментов, витаминов и т.д. В частности, в экспериментах на золотистых хомячках показано, что при умеренном заражении лярвоцистами *Spirometra* (не более 6–8 экз. на особь) наблюдается стимулирование роста по сравнению с контролем и более высокая концентрация липидов в крови (Mueller, 1962, 1966; Mueller et Read, 1968). Л.М.Линсином (Lincicome, 1971) приходит к выводу, что в определённой мере паразитизм приносит пользу хозяину. Очевидно, что в данном случае речь идёт не столько о «пользе» как таковой, сколько о каких-то специфических особенностях, появляющихся в



отношениях между паразитом и хозяином, нуждающихся в изучении.

## 1.2. Популяционная сущность паразитарной системы

При всём разнообразии подходов к определению явления паразитизма использование отдельных критериев в этих определениях недостаточно для полной оценки этого явления. Именно поэтому многие специалисты по-прежнему рассматривают паразитизм как форму **симбиоза**, придавая этому слову расширительный смысл – **сожительство**. В то же время отечественный паразитолог С.Ю.Чайка (1998) пришел к выводу, что существуют определённые критерии, которые объединяют разные формы симбиотических отношений вне зависимости от природы и систематического положения паразитов и хозяев и характера физиологических связей между ними. Более того, **организменный уровень такого рода отношений** теперь недостаточен; необходим выход за пределы **организменного уровня на популяционный**. Это значит, что в последнем случае предметом изучения становятся не столько отдельные особи хозяина, пораженные паразитами, сколько их совокупности как части популяций паразитов и хозяев. Это значит, что изучаются **экологические системы взаимодействующих популяций хозяев и паразитов, то есть паразитарная система**. Основу этой системы составляет пара – один вид паразита и один вид хозяина. Однако в этой системе чаще всего имеют место сочетания многих таких пар, потому что в организме одного хозяина не только одного вида, а нескольких или сразу в течение определённого отрезка времени, или, сменяя друг друга в определённой последовательности. Паразиты одного и того же вида одновременно могут находиться и в одном месте, и в разных местах, у хозяев разных видов. Вот почему отмечается, что паразитам свойственно обитание в средах двойной природы. Здесь имеется в виду не только организм хозяина, но и та среда,

в которой живёт хозяин. Е.Н.Павловский определил среду организма хозяина, в котором поселился паразит, как среду **первого порядка** по отношению к паразиту, а та, в которой обитает хозяин, является **средой второго порядка** (Павловский, 1948). Изучение паразито-хозяинной системы непременно должно основываться на учете всех или, по крайней мере, основных факторов, свойственных этим средам (Догель, 1941, 1947). В этой связи очень существенное значение приобрел переход развития паразитологической науки на популяционный уровень.

Этот переход означает, что объектами исследования становятся популяции паразитов и их хозяев, а их статистический анализ – основным методом их изучения (Бауэр и Лопухина, 1977). Изучение системы «паразит-хозяин» в порядке раскрытия взаимоотношений их популяций позволяет исследователям решить вопрос о том, что отношения между паразитом и хозяином являются отражением регуляционного процесса, определяющего изменения численности популяций паразитов и хозяев (Контримавичус, 1982).

В соответствии с современными представлениями о сущности вида в биологии, формой его существования и структурной единицей вида является популяция. Это в равной мере относится и к свободноживущим, и к паразитическим видам. Более того, согласно Н.В.Тимофееву-Рессовскому (1975), всё живое на планете Земля подразделяется на категории разного уровня: молекулярно-генетического, онтогенетического, популяционно-видового и биоценотического или биосферного. Элементарной основой эволюции является молекулярно-генетический уровень. Именно на этом уровне происходят все ковариантные редупликации, реализующиеся в фенотипах живых существ по ходу их онтогенеза (онтогенетический уровень). Результаты эволюционных преобразований реализуются на популяционно-видовом уровне как

возникновение элементарных эволюционных и адаптивных преобразований, которые приводят к филогенетическим и онтогенетическим дифференцировкам внутри эволюционирующих популяций.

Таким образом, в соответствии с современными представлениями, основой любого вида является популяция. Это в равной мере относится и к свободноживущим, и к паразитическим видам. Основой их развития является половая форма размножения: обмен генным материалом двух особей и формирование нового генома у их потомства. В тех случаях, когда половой процесс отсутствует, а размножение осуществляется бесполым путём (например, как у простейших – саркодовых, жгутиконосцев и др.), формой существования вида является клон – совокупность особей, размножающихся бесполым путём, и потому являющихся генетически однородными.

В настоящее время у большинства специалистов сложились вполне определённые представления у сущности популяции. В.Н.Беклемишев(1959) дал следующее определение: **популяция есть совокупность особей одного вида, находящихся во взаимодействии между собой, совместно населяющих общую территорию, более-менее обособленную от территорий, занятых другими популяциями этого вида. Взаимодействие между особями данной популяции складывается из взаимного кондиционирования среды обитания (с положительными или отрицательными последствиями), взаимообеспечения пищей или конкуренции за неё, свет, воду и т. д. И, наконец, самое главное, между ними осуществляется свободное скрещивание – панмиксия, то есть происходит обмен и взаимообогащение генным материалом».** Последнее объясняет точку зрения А.И. Грановича (1996), что исследования популяционного уровня должны быть основаны на синтезе

популяционно-генетического и популяционно-экологического подходов в оценке исследуемых материалов.

Исходя из этого определения, можно выделить следующие особенности популяции: 1) Множественность и разнокачественность отдельных особей данной популяции, различающихся по пребыванию в разных жизненных формах, полу, возрасту, генотипу, фенотипу и другим характеристикам; 2) заселение единой территории, обеспечивающее их взаимный контакт и свободное скрещивание; 3) Каждая популяция представлена определённым числом особей и численным соотношением отдельных их структурных группировок (Бауэр и Лопухина, 1977; Беклемишев, 1931, 1959; Ромашов, 1977; Маско, 1979).

И.К. Маско определил популяцию паразита (гельминта) как элементарную эволюционную структуру сообщества одного вида, обладающую интегрированным пулом и эволюционирующую в совместных симфизиологических связях с популяцией хозяина или симпатрическими популяциями различных видов, выполняющих функции дефинитивных, промежуточных, паратенических и прочих категорий хозяев. Все они обеспечивают особям популяции паразита данного вида свободное скрещивание и реализацию стадийного развития в ходе осуществления его жизненного цикла (В.А. Ройтману, 1981).

Показано, что отдельные структурные элементы популяции паразита неоднородны по многим характеристикам и нуждаются в строго определённых условиях развития. G.W. Esch с соавторами (G.W. Esch, J.W. Gibbons, J.E. Bourque, 1975) выделяют отдельные группировки популяции паразитов — те, что населяют одну особь хозяина данного вида и те, что регистрируются в совокупности особей, обитающих в данной экосистеме. Первую они определили как **инфрапопуляцию**, вторую — как **супрапопуляцию**. Это говорит о неоднородности

популяции паразитов или, как определил В.А. Ройтман (1981): **«популяция – целостная иерархическая система взаимосвязанных и взаимодействующих групп особей вне зависимости от того, какой образ жизни они ведут – паразитический или свободноживущий, являются ли они взрослыми или личинками»**. Близкая точка зрения высказана А.И. Грановичем (1996), согласно которой популяция как элемент биоценоза представляет собой иерархическую систему более мелких функциональных группировок, каждая из которых означает, что внутри каждой популяции или популяционной системы имеются **пара- и метагруппировки** и в совокупности образуют **парапопуляционный ряд**.

Эта особенность паразитов изучена многими специалистами, но единства в её оценке пока нет: каждый определяет его по-своему. Согласно В.Н. Беклемишеву (1970), можно выделить следующие структурные элементы популяции: **субпопуляции** – многочисленные сообщества, ареалы которых охватывают большие территории, в пределах которых они встречаются неравномерно; **микрораспространения** – сообщества особей одного вида, обитающие в пределах небольших, часто эфемерных микробиотопов. Исходя из особенностей фазового состояния развития паразитов, В.Н. Беклемишев различает **гемипопуляции** – яйца, цисты, личинки, имаго. Опираясь на такой подход в дифференцировке подобных структур, И.К. Мачко даёт собственные определения внутрипопуляционных структур. Он выделяет разнообразные **феноты** – органофеноты, лярвофеноты, гостофеноты и т.п.

**Органофеноты** – совокупность особей одного вида паразита данного вида, прижившихся в одном органе хозяина. **Лярвофеноты** дифференцируются в зависимости от того, являются ли паразиты свободноживущими формами во внешней среде, тогда это **абиофеноты**, либо это паразиты промежуточных и дополнительных хозяев, тогда это **биофеноты**.

Соответственно, если это личинки трематод, размножающиеся бесполом путём в организме промежуточных хозяев, то тогда это **партенофеноты**. Эти же внутрипопуляционные группировки, отражающие стадии развития паразитов данной популяции по ходу осуществления их жизненного цикла, А.И. Гранович (1996) характеризует как **метапопуляции**.

В.А. Ромашов (1973) предложил следующую классификацию структурных элементов популяций паразитов. Он выделяет **имагинальные и лярвальные эндомикропопуляции**, а их свободноживущие формы, обитающие во внешней среде, называет **экзопопуляциями**.

По Г.Х. Шапошникову (1974), популяция может быть **перманентной** или саморегулирующейся системой разнообразных близкородственных особей паразитов, способствующих их постоянному самовоспроизведению и потому устойчивых во времени и эволюционирующих вместе с тем биотопом, в котором они обитают. Кроме того, он выделяет **темпоральную часть популяции** как совокупность особей одного вида, не способных к воспроизведению и потому существующих только временно.

Существуют и другие попытки характеризовать структурные элементы популяции и затрагивающие те или иные её особенности. Например, К. Кисилёвская (Kisilevska, 1970) выделяет **идеогостальную популяцию**, совокупность особей, населяющих одну особь хозяина, что соответствует эндомикропопуляции В.А. Ромашова и биофеноте или партенофеноте И.К. Мачко, а также – инфрапопуляции Эша с соавторами, темпоральной популяции Г.Х. Шапошникова и субпопуляции В.Н. Беклемишева. Термином **сингостальная популяция** К. Кисилёвская определяет совокупность особей паразитов, инвазирующих всех особей хозяев, обитающих в пределах данной экосистемы, что соответствует суперпопуляции G.W. Esch с соавторами.

Все эти определения отражают сложную структурную неоднородность популяций паразитов, которая представлена естественными группировками особей, каждая из которых характеризует по В.А. Ройтману (1981): 1) функциональную однозначность; 2) общие ценотические связи со всеми бионтами, заселяющими данную экосистему; 3) устойчивость их пространственно-временных параметров; 4) наличие прямых или опосредованных связей с другими компонентами сообщества; 5) определённую численность и её адекватную динамику под влиянием биотических и абиотических факторов среды.

Рассмотренные определения отражают сложную внутреннюю структуру популяций. У паразитических организмов она представляет собой совокупность разных жизненных форм в соответствии с особенностями их постадийного развития – это яйца, личинки, взрослые гельминты, а у простейших трофозоиты, мерозоиты, спорозоиты и т.д. Соответственно, одни жизненные формы (структурные элементы популяции) являются свободноживущими, другие ведут паразитический образ жизни в хозяевах разных категорий, взрослые – в дефинитивных, личиночные – в промежуточных, дополнительных и т.д. Это качественное разнообразие может быть оценено количественными показателями, отражающими численные соотношения каждой жизненной формы по отношению друг к другу в пределах одной популяции. Обычно эти показатели оцениваются числом особей, приходящихся на единицу пространства, в пределах которых их обнаруживают, и характеризуются как плотность этой популяции. Естественно, количественные соотношения определяются многими факторами: интенсивностью размножения взрослых особей, выживаемостью свободноживущих форм под влиянием агрессивных факторов внешней среды и т.д. Например, самки человеческой аскариды *Ascaris lumbricoides* во взрослой фазе своего развития продуцируют до 200 – 300 тыс. яиц в сутки

каждая. Будучи вынесенными во внешнюю среду, они сохраняют жизнеспособность в почве в течение нескольких лет. Взрослые же нематоды этого и других, близких к нему видов живут не более 8 – 10 месяцев. Это значит, что яйца аскарид в тысячи раз превосходят взрослых по численности и во много раз – по длительности жизни.

У биогельминтов, развивающихся с участием промежуточных хозяев, число жизненных форм и, следовательно, структурных элементов популяции больше. Например, популяции нематод из семейства Protostrongylidae, паразитов лёгких копытных и зайцев в пределах определённых территорий, заселённых популяциями хозяев, представлены разными жизненными формами: это свободноживущие личинки 1 стадии, рассеянные в почве или пребывающие в фекальных катышках хозяев; личинки 2-й и 3-й стадий, паразитирующие в организме определённой доли особей наземных моллюсков, населяющих лесную подстилку и почву под луговыми травами и кустарниками. Пасущиеся здесь дефинитивные хозяева нематод поглощают с растительным кормом рассеянных на стеблях и листьях растений инвазионных личинок, созревших в моллюсках и оставленных ими на поверхности растений. Это приводит к формированию совокупности особей взрослых червей, прижившихся в организме определённой доли популяций дефинитивных хозяев, обитающих на этой же территории. Всё это является динамичным сообществом различных жизненных форм паразитов. В нём их численные соотношения находятся в постоянной изменчивости во времени и пространстве и зависят от темпа размножения взрослых нематод, сроков их жизни, количества рассеиваемых ими личинок 1-й стадии во внешней среде, вероятности их встреч с промежуточными хозяевами, интенсивности процессов стадийного развития, формирования инвазионных форм и, наконец, выживаемости последних.



Нередко такие численные соотношения являются чрезвычайно сложными и многоступенчатыми в соответствии со сложностью жизненных циклов паразитов и числа хозяев разных категорий, участвующих в них в качестве облигатных звеньев их стадийного развития. Рассмотрим один из подобных примеров (рис.1).

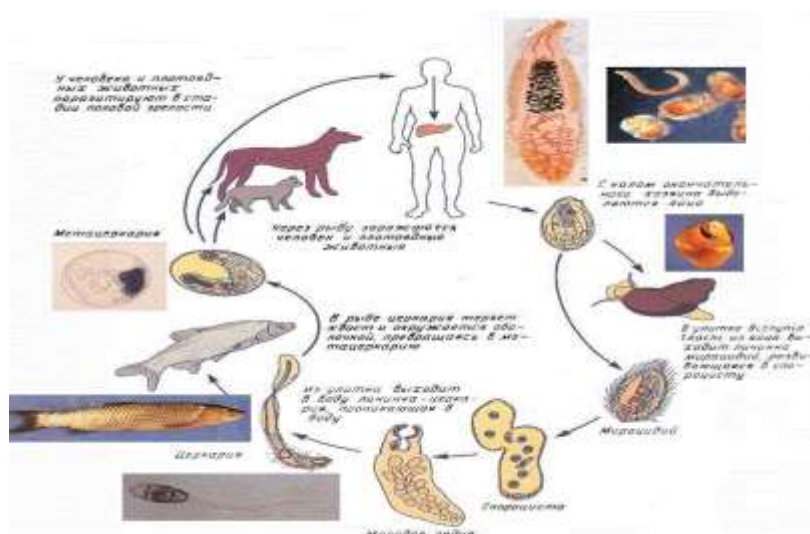


Рис. 1. Жизненный цикл описторхидных трематод

Жизненный цикл описторхидных трематод в условиях Европы и Западной Сибири связан с обязательным участием водных переднежаберных моллюсков родов *Opisthorchoforus* и *Bithynia* в качестве промежуточных хозяев, ряда видов рыб семейства *Cyprinidae* в качестве дополнительных хозяев и рыбоядных млекопитающих в качестве дефинитивных хозяев-паразитоносителей. Все эти участники обитают в пределах относительно ограниченной территории, представляя определённый биоценотический комплекс в сочетании с водоёмами определённого типа. Популяция паразитов в пределах этой территории представлена рядом их жизненных форм. Взрослые трематоды представлены совокупностью марит, паразитирующих у проживающих здесь людей, а также

плотоядных животных – кошек, собак, лисиц и т.д. Во внешней среде – на поверхности почвы, на дне водоёмов рассеяны яйца описторхид. В организме определённой доли популяций моллюсков, обитающих в местных водоёмах, паразитируют партениты этих трематод – спороцисты, редии, церкарии. Часть созревших церкарий, покидая своих моллюсков, плавают в толще воды, ожидая встречи с карповыми рыбами. Другая их часть проникает в организм встреченных рыб, в мускулатуре и подкожных тканях которых превращается в инцистированные метацеркарии. Численное соотношение каждой из этих форм нестабильно и зависит от темпа яйцевой продуктивности марит, объёма потока яиц, поступающих во внешнюю среду суммарно от всех инвазированных дефинитивных хозяев. Из этого потока только ничтожно малая часть имеет возможность инвазировать промежуточных хозяев, а большая их часть элиминируется под воздействием многочисленных неблагоприятных факторов среды. Партениты в моллюсках находятся в состоянии перманентного бесполого размножения: спороцисты продуцируют редий, каждая редия – церкарии. Этот процесс реализуется только в тёплый период года, с мая до начала августа, период активной жизни моллюсков, в остальное время они пребывают в состоянии диапаузы. Поражённая доля популяции моллюсков элиминирует во внешнюю среду поток церкариев, которые сохраняют жизнеспособность только ограниченное время (не более 2 суток), и потому лишь очень малая их часть получает возможность инвазировать рыб нужного вида и созреть до стадии метацеркария. Во всей этой цепи процессов постоянно происходит отбор: отмирают мариты по завершении своего жизненного срока и под воздействием иммунных сил хозяина или в результате терапевтических вмешательств, гибнет подавляющая часть рассеянных яиц, ставших недоступными для моллюсков, отмирает часть моллюсков, поражённых партенитами, и т.д.

Как рассмотрено выше, неоднородность структуры популяции любого вида – одна из её важнейших характеристик. В.Н.Беклемишев присвоил отдельным структурным элементам наименование **гемипопуляция**, что означает «полупопуляция» (от латинского слова *hemi* – половина). Этот термин вряд ли можно считать удачным, так как в действительности никогда не бывает так, что один из структурных элементов популяции представлял бы её половину, что наглядно проиллюстрировано рассмотренными примерами. Здесь было бы уместнее применить слово **«партипопуляция»** (от латинского слова *partialis* – частичный и *partio* – делить, разделять), то есть «часть популяции». Однако многие исследователи термин, предложенный В.Н.Беклемишевым, приняли и часто используют, другие же стремятся по-своему именовать структурные элементы популяций паразитов. Но здесь дело не в наименованиях. Главное, что все учитывают, что основной формой существования паразитических и гостальных видов являются популяции, и что они весьма неоднородны и состоят из отдельных структурных элементов, разнообразие которых отражает разнообразие биологических характеристик каждого отдельного вида. Иначе говоря, в любом случае объектами изучения являются популяции паразитов и численные соотношения их структурных элементов. А основным методом исследования является статистическая оценка количественных показателей, характеризующих эти элементы (Бауэр и Лопухина, 1977; Бауэр, 1980). В то же время в таких исследованиях проявляется ряд трудностей, которые необходимо преодолеть, особенно при оценке структурных частей популяций. О.Н.Бауэр (1980) показал, что к числу подобных трудностей относятся: 1. Определение границ популяции. Ихтиопаразитологи избегают этой трудности, так как они работают с объектами, обитающими в замкнутых водоёмах – пруд, озеро, часть реки. Хуже приходится тем, кто имеет дело с обширными пространствами.

Им приходится собирать данные на искусственно ограниченных участках, в пределах каких-то условных границ; 2. Оценка численности популяции хозяина должна учитывать ее нестабильный характер, как в целом, так и отдельных структурных элементов, количественные соотношения их численностей и разделение по группировкам особей, отличающихся по полу, возрасту и т.д. (Бреев, 1977). В подобных случаях следует принимать во внимание условия, влияющие на флуктуации численности популяции. Это интенсивность рождаемости, процессы иммиграции и эмиграции, изменчивость физиологического состояния хозяев и т.д.; 3. При изучении популяций паразитов со сложными жизненными циклами, развитие которых связано с инвазированием личиночных форм в организме разных хозяев, возникает необходимость учитывать фазность развития и изменения возрастной структуры. До сих пор пока слабо затрагиваются такие вопросы, как исследования изменчивости биомассы популяций паразитов, их рождаемости и смертности, выявление факторов, их определяющих, в том числе таких, как антагонизм и синергизм в отношениях между видами, возникающие при формировании многовидовых ассоциаций в ограниченных местообитаниях, например, организм одной особи хозяина.

Изучение численности популяций любых видов, в том числе и паразитических, – один из важнейших аспектов паразитологии. К сожалению, к настоящему времени пока нет точно установившихся единиц её измерения. Те, что в настоящее время используются исследователями, в основном позволяют измерять лишь число паразитов, обнаруживаемых у дефинитивных хозяев. Получаемые при этом данные не всегда согласуются при численных исследованиях других структурных элементов, выявляемых в организме промежуточных хозяев или в почвенном покрове, потому что их получают иными методами.

Большая часть исследований проводится с определением показателей **частоты** встречаемости, которая оценивается как **экстенсивность инвазии** и **обилие** паразитов, которое оценивается двумя единицами - **интенсивностью инвазии** и **индексом обилия**, характеризующих частоту и интенсивность поражения хозяина. Статистическая оценка этих показателей будет нами рассмотрена в отдельной главе.

Ряд исследователей, учитывающих в своих работах сложную структуру популяций паразитов, пришли к выводу, что основной единицей существования популяции следует считать **локальную популяцию** (Баянов, 1977). Этим термином обозначают совокупность особей паразитического вида, инвазирующих организм всех видов параксенных хозяев, являющихся компонентами определённого ценотического сообщества. В неё входят и имагинальные, и личиночные формы, паразитирующие в присущих им промежуточных, дополнительных, дефинитивных хозяев, равно как и свободноживущие формы, пребывающие в окружающей среде, заселённой данным сообществом. Например, локальная популяция трематоды *Prostogonimus ovatus* включает ряд жизненных форм этого вида. Местная совокупность особей марирует паразитирует в организме птиц данного орнитосообщества (гостофенота, по Мачко, 1979). Партенофенота личинок паразитирует в особях местной популяции моллюсков семейства *Bithyniidae*. Лярвофенота метацеркарий паразитирует в особях местной популяции стрекоз и других насекомых, осуществляющих свой метаморфоз в местных водоёмах. Наконец, совокупность свободноживущих форм простогонимусов (яйца, мирацидии и церкарии) находятся в данный отрезок времени в окружающей внешней среде (Баянов, 1977). Этот пример подобен тем, которые мы рассмотрели выше. Все они подтверждают правильность тезиса, что популяции любых видов (паразитических и

свободноживущих) существуют в форме локальных популяций, расселённых по наиболее благоприятным для данного вида биотопам: растительным ассоциациям, приуроченным к определённым элементам рельефа, сочетающимся с определёнными условиями увлажнения, солнечного освещения и другими абиогенными факторами.

Очевидно, близкий смысл вложили в термин **локальная популяция** К.В. Галактионов и А.А. Добровольский (1984), определившие им **совокупность паразитов одного вида, инвазирующих отдельную особь хозяина**. Последняя в таком случае рассматривается как живой биотоп, заселённый паразитом данного вида. Совокупность локальных популяций растений и животных, позвоночных и беспозвоночных, свободноживущих и паразитических образуют цельное ценотическое сообщество, биоценоз. Подобное сообщество представляет собой не просто совокупность локальных популяций, а сочетание экологически и биологически близких видов, образующих сложные сообщества, **синузии**. Это понятие в своё время ввели геоботаники для обозначения «экологически пространственно обособленной части фитоценоза, состоящей из одной или нескольких близких жизненных форм и видов, связанных между собой общими требованиями к среде обитания (Реймерс, 1991). Применительно к паразито-хозяинной системе этим термином можно обозначить совокупность паразитических видов и их хозяев, являющихся частью более сложных экосистем, **биоценозов**, приуроченных к определённым биотопам, характерным местообитаниям (элементы рельефа, растительные ассоциации и т.д.).

В этой модели самой труднорешаемой частью является определение границ локальных популяций, особенно когда объектом исследования становится вид, совершающий регулярные миграции или периодические кочевки. В этой связи границы локальных популяций отдельных видов паразитов

подвержены определённой изменчивости в течение определённых отрезков времени – суток, сезонов года. Причем такая изменчивость может носить пульсирующий и циклический характер.

### 1.3. Паразитарные системы в биоценозах

Понятие «**паразитарная система**» введено в 30-х годах XX в. Эрихом Мартини (Martini, 1932), который различал паразито-хозяйинные взаимодействия трёх типов: двучленные (паразит+хозяйин), трёхчленные (паразит + переносчик + хозяйин) и многочленные (паразит + переносчик + множество хозяев). Эта идея в дальнейшем была развита В.Н.Беклемишевым (1956, 1964). Он ввёл понятие **биоценотический коннекс** (от латинского слова *conecto* – связывать), определяющего совокупность организмов, взаимодействующих в пределах определённого сообщества. Он отмечал, что эпизоотология как наука о распространении инфекционных и инвазионных болезней по своей сути является разделом **биоценологии**, в особенности в той её части, которая изучает круговорот форм, то есть совокупность процессов, обуславливающих качественный и количественный состав биоценоза, объединяющего как паразитов, так и их хозяев. Качественный состав – видовое разнообразие и характер жизненных форм живых объектов, популяции которых объединены в единое сообщество в пределах определённой экосистемы. Количественная характеристика сообщества – состояние абсолютной и относительной численности этих популяций, равно как и изменчивость, их структуры – соотношения полов, особей разных возрастных категорий как у хозяев, так и у паразитов, находящихся в разных стадиях метаморфоза

Состояние биоценозов, как естественных, так и антропогенных, объединённых в них живых организмов,

определяется физико-химическими характеристиками их биотопов, состоянием и характером взаимодействия обитающих в них организмов, численностью их популяций. Такими взаимодействиями или биоценотическими связями являются разнообразные формы системных сочетаний, таких как «хозяева + их паразиты», «хищники + их жертвы», «опыляемые растения + насекомые-опылители», «растения + растительноядные животные» и т.д. Отношения между компонентами в подобных сообществах принято называть **симфизиологическими**. В.Н.Беклемишев (1951) свёл всё разнообразие симфизиологических взаимодействий между популяциями к трём основным процессам: **предаторным** (хищник + жертва), **пасторальным** (растения + растительноядные животные) и **эпизоотическим** (хозяева + их паразиты). По нашей терминологии, эпизоотические процессы следовало бы отнести к категории **онтобиотических** (Фёдоров, 1996).

#### **1.4. Пространственная приуроченность паразитарных систем**

Паразитарная система не может существовать иначе как во взаимном сочетании популяций паразитов и их хозяев разных категорий в зависимости от того, какую роль они выполняют в жизненных циклах паразитов. Суть системы – взаимодействие популяций паразитов и их хозяев в пределах определённого пространства. Такое взаимодействие популяций разных видов может быть представлено как сбалансированное сочетание разных жизненных форм паразитов и отдельных структурных элементов популяций их хозяев.

Пространственное размещение паразитарной системы показывает её приуроченность к определённому ареалу и всегда носит конкретный характер, поскольку паразитам любой видовой принадлежности, как и их хозяевам, свойственно



обитать в конкретных природных или антропогенных условиях, где есть все необходимые условия для нормального существования и успешного завершения жизненных циклов. Примерами, подтверждающими этот тезис, изобилует паразитологическая литература, поэтому остановимся лишь на некоторых из них.

Малярия распространена в районах, изобилующих болотистыми низинами. В странах ближнего зарубежья и в Российской Федерации самыми эндемичными по этой болезни всегда были районы Северного Кавказа (Краснодарский край), Закавказья (Ленкорань, Нахичевань, Апшеронский полуостров), республики Средней Азии. Больные чаще всего регистрировались на территориях, изобилующих мелководными водоёмами с зарослями тростника, рогоза и кустарников. На Кубани и юге Украины это плавни, в Средней Азии – тугаи (бассейны рек Амударья и Сырдарья), где наиболее благоприятные условия для выплода переносчиков плазмодиев, комаров рода *Anopheles*.

Бабезииды, возбудители очень опасных протозойных болезней крупного рогатого скота, нередко вызывающие вспышки массовых заболеваний этих животных, в пределах своего ареала, приурочены к аридным зонам, сухим степям Ставрополя, юга Украины, Азербайджана, Казахстана. Здесь обитают переносчики возбудителей иксодовые клещи *Rhipicephalus bursa*, *Haemophysalis punctata* и др.

Фасциолёз, возбудителем, которого является трематода *Fasciola hepatica*, паразит печени многих копытных животных и человека, всегда связан с поймами рек и старичными озёрами, где обитают пресноводные моллюски, малые прудовики *Galba truncatula*. Поймам рек свойственны ежегодные разливы паводковых вод, которые заполняют старицы и окружающие их луга, способствуют выносу из озёр моллюсков, которые обсеменяют адолескариями трематод залитую водой

растительность. После схода вод создаются благоприятные условия заражения фасциолёзом животных, приходящих на освободившиеся пастбища.

Ареал фасциолёза очень обширный, но он равнозначен не везде. В западной части он является сплошным. В восточных районах он прерывистый, так как этот гельминтоз регистрируется у животных лишь в отдельных местностях, где имеются водоёмы, заселённые малым прудовиком.

Обширен ареал и у описторхоза. Он охватывает страны Западной и Восточной Европы, Западную Сибирь, северную половину Казахстана. Всюду он приурочен к ландшафтам определённого типа. Это поймы больших и малых рек, изобилующие старичными озёрами, заселёнными промежуточными хозяевами описторхид, каковыми являются переднежаберные моллюски семейства *Bithyniidae*, и дополнительными хозяевами – карповыми рыбами. Окончательными хозяевами этих гельминтов являются человек, опекаемые им плотоядные животные, собаки и кошки, и многие представители дикой фауны: лисицы, соболи, хорьки, ондатры, бобры и другие – более 30 видов.

Циркумбореальное распространение имеет дикроцелиоз, возбудителем которого являются трематоды рода *Dicrocoelium*, паразиты печени многих обитателей леса копытных (косуля, лось, кабарга), а также бобра, медведя и многих копытных, опекаемых человеком. Всюду этот гельминтоз приурочен к лесным ассоциациям, потому что в них обитают промежуточные хозяева трематод, наземные моллюски родов *Bradybaena*, *Helicella* и др. и дополнительные – муравьи родов *Formica* и *Proformica*.

Ряд видов гельминтов может быть связан с разными биоценоотическими системами в разных частях своего ареала. Например, нематоды *Trichinella spiralis* и *Trichinella nativa* циркулируют в системе «хищник – жертва» и в своём распространении связаны со многими видами хищников:

песцами, тюленями, белыми и бурыми медведями в тундровой и таёжной зонах, а также с домашними свиньями, кабанами, многими видами грызунов и плотоядных в умеренных широтах.

Паразиты многих видов хозяев связаны в своём распространении с антропогенными местообитаниями: домашними очагами, местами обитания человека, а также домашних и сельскохозяйственных животных. Всюду человек своей деятельностью преобразует естественные системы, превращая их в антропогенные очаги паразитарных болезней. В результате совпадения мест и угодий, используемых под выпасы сельскохозяйственных животных, с местами прокормления диких копытных происходит взаимообмен паразитами. При этом не столько домашние животные заражаются от диких, сколько последние инвазируются паразитами на пастбищах от домашних. Домашние животные, будучи более многочисленными и сильнее пораженными гельминтозами, создают здесь более напряжённую эпизоотическую ситуацию, чем это свойственно диким видам.

Подобного рода примеры можно приводить долго. Однако следует подчеркнуть то общее, что свойственно всем паразитам, циркулирующим в определённых экосистемах:

1. Каждому виду паразита свойственна своя ареология, распространение в пределах определённой территории.

2. В пределах своего ареала паразиты распределяются очагами, локально.

3. Очаги многих видов паразитов приурочены к определённым ландшафтно-растительным ассоциациям, в пределах которых имеются все необходимые условия для успешного осуществления их жизненных циклов. К числу подобных условий относятся оптимальные климатические факторы, обеспечивающие выживаемость свободноживущим жизненным формам паразитов, пространственное совмещение и наличие трофико-топических контактов между всеми участниками жизненных циклов паразитов. Передача

паразитических форм от одного из таких участников цикла другому в пределах данного очага инвазии Ш.Д.Мошковский (1946) назвал **лоймопроцессом**, а насыщенность этого очага инвазионными формами данной паразитарной болезни как отражение степени риска заражения есть **лоймопотенциал** этого очага по данному заболеванию.

Всё вышеизложенное показывает, что жизнь паразитарных систем приурочена к определённым условиям среды, связанным с различными ландшафтами, геоморфологическими элементами пространства. Эти условия отражают характеристики биотопов, представляющие собой определённые относительно ограниченные участки пространства (наземные, пресноводные, морские и т.п.), заселённые растениями и животными (свободноживущими и паразитическими), образующими сообщества, которые иначе определяются как экосистемы или биоценозы. Их связь с неживыми, косными, элементами настолько тесна, что их часто связывают вместе. Академик В.Н.Сукачев (1966) в этой связи предложил даже специальный термин – **биогеоценозы**, которые характеризуют единение живых и неживых элементов живой природы.

Различают биогеоценозы природные и искусственные, или антропогенные. Природные – леса, луга, озёра, располагающиеся в долинах, на равнинах или на склонах возвышенностей разной экспозиции по отношению к солнцу, и т.д. Всё это сформировалось в течение длительной эволюции живого покрова Земли. Под искусственными понимают такие биоценозы, которые сформированы человеком. Часто это преобразованные им естественные системы: зерновые поля, пастбища для сельскохозяйственных животных, сады, огороды, населённые пункты, города, пруды, водохранилища, животноводческие фермы и т.д.

Искусственные экосистемы по сравнению с природными биогеоценозами обеднены по составу и неустойчивы. Например,

экосистемы города характеризуются разорванным циклом круговорота веществ. В других системах преобладает ограниченное число видов: полевые и луговые монокультуры, специализированные животноводческие фермы и т.д. Их часто называют **агросистемами** (Tischler, 1949) или **сельскохозяйственными системами**. По сути дела все они являются природными, но сильно метаморфизированы деятельностью человека. Обычно они малоустойчивы и сравнительно быстро возвращаются к исходному состоянию по мере ослабления влияния человека.

Биогеоценозы как естественные, так и антропогенные, имеют много общих черт – в них входят одни и те же элементы:

1. Абиотические – элементы геоморфологии, увлажнение, минеральный состав пород, характер и интенсивность инсоляции, затенённость или открытость пространства и т.д.

2. Биотические – видовой состав и взаимное соотношение видов растений и животных, компонентов данного биоценоза, численность и изменчивость их популяций и т.д.

Имеющиеся у них существенные отличия придают им значительное разнообразие. В частности, человек активно меняет видовой состав растений и животных, вселяя в биоценоз культурные, нужные ему виды животных и растений, вытесняя или значительно сокращая численность популяций естественных видов, свойственных данной географической зоне. Он вносит много чуждых живым системам веществ: удобрения, пестициды, ядохимикаты и т.д. Это отражается на микроклимате в искусственных ценозах и пагубно – на естественных. В любых из них меняется темп и характер почвообразовательных процессов, и, тем самым, меняется характер обмена веществ и энергии.

Подобная преобразующая деятельность человека имеет далеко идущие последствия. В преобразуемых ценозах появляются виды и породы растений и животных, которых

ранее никогда не было, порой происходит коренная перестройка состава ценозов (запашка), уничтожающая одних и привлекающая других, нередко очень серьёзных, вредителей и паразитов – насекомых, простейших, гельминтов, клещей. Негативные последствия таких преобразований часто не учитываются человеком, потому что он, как правило, преследует узкие, только для него и в данный момент значимые цели. Неблагоприятные негативные факторы имеют обыкновение накапливаться. Численность вредителей, гельминтов, членистоногих и т.п. растёт, в результате так называемые «культурные ландшафты» превращаются в очаги инвазионных заболеваний, поражающих культивируемых в них животных и растений, и самого человека. Подобные тенденции в природопользовании обязаны принимать во внимание все ветеринарные работники и животноводы. Основные объекты внимания ветеринарных специалистов – пастбища при выпасной технологии содержания животных и животноводческие фермы при стойловом содержании. Продуктивность животных, воспроизводительная способность, естественная резистентность и склонность к инфекционным и инвазионным болезням зависят от того, как они содержатся – на пастбищах или в помещениях.

При содержании животных в стойлах наблюдаются адинамия, недостаточное облучение солнечным светом, дефицит кислорода, отравление газообразными продуктами обмена (аммиак, углекислота), неполноценное питание и т.д. У них снижаются реактивность, иммуногенность, развивается общая ослабленность организма, проявляются специфические болезненные состояния, связанные со стойловым содержанием, гиподинамия.

При свободном содержании животных на выпасах эти вредные последствия исчезают, но появляются другие: отравления ядовитыми растениями, возрастает вероятность

встречи с возбудителями инфекционных и инвазионных болезней, очаги которых приурочены к определённым ландшафтам и антропогенным биоценозам, появляются пастбищные болезни (Уразаев, 1978).

Причины пастбищных болезней весьма разнообразны. Некоторые из них, как инфекционные, так инвазионные, связаны с особенностями местных естественных биоценозов, сформированных в течение длительного периода. В них может сложиться ситуация, обеспечивающая высокую численность инвазионных форм возбудителей паразитарных болезней, их переносчиков (промежуточных хозяев), способствующих передаче животным возбудителей болезней или накоплению свободноживущих форм.

Природные и антропогенные экосистемы включают в качестве обязательных компонентов возбудителей инвазионных болезней во всех свойственных каждому из них жизненных формах. В результате естественные биогеоценозы становятся очагами этих болезней. Многие из них являются патогенными как для домашних (сельскохозяйственных), так и для диких животных и человека. Они же превращаются в зону обмена паразитами между посещающими их домашними животными и дикими сородичами, представителями местной фауны. На это давно обращали внимание многие специалисты. Академик Е.Н. Павловский в 1937 г. писал, что любые биоценозы должны изучаться с позиций значимости для паразитов и отмечал, что: 1) эктопаразиты являются сочленами открытых биоценозов и используют хозяев в основном для принятия пищи; 2) эндопаразиты во внешней среде пребывают только в свободноживущей фазе (циста, яйцо, личинка), а в организме хозяина они занимают определённое место (эндостацию), оставаясь членом биоценоза, в котором живёт хозяин.

Таким образом, во всех экосистемах паразиты и их хозяева образуют целостные сообщества, биоценотические открытые системы взаимодействующих популяций. Этим системам свойственна определённая структура, складывающаяся из совокупности разных видов, выполняющих функцию хозяев, но играющих разную роль в развитии паразитов, сочленов этого ценоза. Паразиты же в нем представлены в разных жизненных формах: паразитарных, населяющих организмы многих хозяев, и пропативных, рассеиваемых во внешней среде. Последние у отдельных видов являются свободноживущими активными или инактивированными (цисты простейших, например). У других они паразитируют в организме переносчиков или промежуточных хозяев. Из них многие совершают метаморфоз, завершающийся преобразованием в инвазионные формы.

Циркуляция паразитов в биогеоценозах, как и межценотических условиях, подчиняется общим экологическим законам, определяющим формирование и жизнь экологических систем, к числу которых относятся и паразито-хозяинные системы.

### **1.5. Жизненные модели паразитов и типы паразитарных систем**

Выше мы отмечали, что паразитарные системы всех типов решают, по сути одну задачу: **изучение общих закономерностей функционирования паразитарных систем путём раскрытия механизмов их саморегуляции как систем взаимодействующих популяций разнородных организмов.** В основе этих закономерностей лежат следующие механизмы:

1. Генотипическая и фенотипическая гетерогенность (неоднородность популяций паразитов и их хозяев).



2. Изменчивость взаимодействующих популяций – их структуры и численности как в целом, так и отдельных структурных элементов.

3. Фазность и стадийность развития паразитов, циркулирующих в паразитарных системах.

4. Влияние на все эти состояния и процессы социальных и природных факторов.

В формировании и функционировании паразитарных систем принимают участие многие природные факторы, поэтому их связывают и с природными, и с антропогенными экосистемами. Влияние природных систем и агроценозов на паразитарные системы исследуют посредством анализа моделей развития паразитов, изучения их жизненных циклов.

*Жизненная схема* или модель развития вида представляет собой **совокупность всех форм отношений паразитов со всеми элементами среды обитания – с одной стороны, с другой – совокупность их адаптации, способствующих выживаемости их свободноживущих форм во внешней среде, стадийному развитию, морфогенезу в ходе онтогенеза, размножения и рассейвания.**

Важнейшей характеристикой жизненной схемы паразитических организмов как членов того или иного биоценоза является метаксеноз, **то есть смена паразитами сред обитания и разных видов хозяев по ходу онтогенеза.** Термин предложен Ш.Д.Мошковским (1943).

В каждом из этих хозяев паразитирует своя жизненная форма паразита, отличающаяся от других морфологически, физиологически и зрелостью, то есть способностью приживаться в организме каждого последующего хозяина. Эти жизненные формы оценивают, как особые **экотипы**, каждому из которых свойственны свои требования к условиям среды обитания.

Многие виды паразитов могут жить за счет многих видов хозяев, играющих равнозначную роль в их жизненном цикле, и быть взаимозаменяемыми. Это значит, что наряду с **метаксенозом** в жизненной модели развития паразитов существенное значение имеет также **параксеноз**, означающий **способность паразитов на одной из стадий их развития поселяться в организме нескольких видов хозяев**. Это свойственно **полигостальным** видам паразитов, обладающих широкой гостальной специфичностью и способных инвазировать несколько и даже множество **параксенных хозяев**. Но это свойство не характерно для **моногостальных видов паразитов**, обладающих узкой и строгой гостальной специфичностью и адаптированных к жизни в организме одного строго определённого вида хозяина (Рыжиков, 1973).

Таким образом, паразитарные системы по своему содержанию могут быть и очень простыми, включающими ограниченное число участников, и весьма сложными, включающими многих участников, каждый из которых играет свою роль в онтогенезе паразитов. По этой причине их можно дифференцировать как экологические системы, включающие разное число компонентов. В.Н.Беклемишев (1956) предложил различать несколько вариантов подобных систем.

***Первый вариант*** – простая двучленная система. В ней нет метаксеноза, но есть смена сред обитания. Паразиты узкоспецифичны и способны приживаться в организме только одного вида хозяина. Это значит, что они стенобионтны. Подобные системы характерны для кокцидиозов, человеческого трихомоноза, аскаридозов, акарозов, сифункулятозов и др.

***Второй вариант*** – усложнённая двучленная система. В ней также нет метаксеноза, но паразиту свойственна широкая гостальная специфичность, полигостальность. Он – эврибионт,

способный приживаться на отдельных стадиях своего развития в организме нескольких видов параксенных хозяев (живых биотопов). Подобную систему образует балантидиоз. Возбудителем этого заболевания является инфузория *Balantidium coli*. Пропагативными формами у этого вида являются цисты, рассеиваемые во внешней среде. Их хозяевами являются свиньи, человек и другие приматы, а также лошади, крупный рогатый скот, овцы, кролики, серые крысы. У всех параксенных хозяев инфузории поселяются в прямом кишечнике, вызывают изъязвления слизистых оболочек, вследствие чего развивается балантидиозная дизентерия. Из гельминтов подобные системы свойственны многим стронгилидам, капиляриидам. Взрослые формы этих нематод способны паразитировать у многих теплокровных животных. Трихостронгилиды – у всех домашних и диких жвачных, печеночная капилярия *Hepaticola hepatica* поражает печень зайцеобразных, грызунов, свиней и человека. Пропагативные формы этих и подобных им гельминтов – яйца и развивающиеся в них личинки, которые, будучи рассеянными в верхних слоях почвы, способны долго сохранять жизнеспособность. В организм хозяина они проникают алиментарным путём в форме инвазионных личинок.

**Третий вариант** – простая трёхчленная система. В ней обязательно присутствует метаксеноз. При этом и переносчик (или промежуточный хозяин), и дефинитивный хозяин представлены одним видом. Примером может служить протозоозная болезнь крупного рогатого скота безноитиоз. Её возбудитель, споровик *Besnoitia besnoiti*, использует в качестве дефинитивного хозяина домашнюю кошку и одного промежуточного – крупный рогатый скот. Возможность инвазирования этим видом других кошек (степного, камышового и др.) не изучена. Трофозоиты паразитируют у других животных,

но очень редко, что показано в основном в экспериментальных заражениях. Другой близкий пример – малярия. Её возбудитель, *Plasmodium malaria*, паразитирует только у человека (в умеренных широтах) а гамонты – в организме комара рода *Anopheles*.

**Четвёртый вариант** – сложная трёхчленная система. В ней взаимодействуют и переносчик (или промежуточные хозяева), и дефинитивные. Каждый из них может быть представлен несколькими параксенными видами. Примерами этой системы изобилуют и мир простейших (на примере споровика *Toxoplasma gondii* и некоторых других), и мир гельминтов (на примере нематод надсемейства *Metastrongyloidea*).

**Пятый вариант** – еще более сложная паразитарная система. В нём рассматриваются виды, которым свойственны сложные жизненные циклы. Модели их развития складываются из последовательного инвазирования трёх и более видов хозяев разными жизненными формами паразитов и нередко с охватом на каждом этапе метаксеноза многих параксенных видов. Примерами подобных многочленных паразитарных систем могут служить жизненные циклы значительного числа трематод, особенно развивающихся по триксенной модели, таких как *Opisthorchis felinus*, *Dicrocoelium lanceatum*, *Plagiorchis elegans*, *Prostogonimus ovatus* и многих других. У этих видов, как правило, в роли дефинитивных хозяев, дающих приют взрослым маритам, выступают многие виды параксенных хозяев. В роли промежуточного хозяина регистрируется чаще всего один вид моллюска (редко 2–3). Дополнительными хозяевами вновь регистрируются несколько параксенных, экологически близких видов.

Например, *Opisthorchis felinus* во взрослой фазе своего развития паразитируют почти у 30 видов

млекопитающих, другие описторхиды (например, меторхи) и у птиц. Но их промежуточными хозяевами являются определённые виды переднежаберных моллюсков семейства Bithyniidae. Для *O. felineus* это *Opisthorchoforus troscheli*, для *Metorchis bilis* – *Bithynia tentaculata*. Зато роль дополнительных хозяев снова выполняют многие виды карповых рыб. Для обеих трематод, это обычно одни и те же виды: язь, елец, плотва и другие, всего более 20 во всём ареале паразитов и до 10 - 12 видов в пределах отдельных регионов.

Подобная модель развития у дикроцелиид. Их взрослые формы способны паразитировать у большого круга растительноядных (копытные, грызуны) и даже хищных (медведь) животных. Их промежуточные хозяева – несколько экологически близких видов наземных моллюсков. Дополнительные хозяева – несколько видов муравьев (для *D. lanceatum*) или прямокрылых (для *Euritrema pancreaticum*), населяющих те же лесные биотопы, в пределах которых осуществляются их жизненные циклы.

Все эти варианты моделей паразитарных систем взаимодействуют с определёнными биоценозами в естественных, синантропных или антропогенных экосистемах. Это обеспечивает успешное осуществление жизненных циклов паразитов в соответствии с закономерностями свойственных им эпизоотических (точнее, лоймологических) процессов. Эти закономерности складываются из следующих трёх моментов.

1. *Физиологическая обязательность метаморфоза и смены хозяев*, если последняя свойственна данному виду паразита. Без физиологического и морфологического метаморфоза и без достижения инвазионной стадии последующее развитие паразита невозможно. Такая физиологическая обязательность сочетается с экологической обязательностью.

2. *Экологическая обязательность* заключается в том, что паразит не способен прижиться в организме нового хозяина без предварительного пребывания в определённых экологических условиях вне тела теплокровного хозяина. Эти условия разные виды паразитов, развивающиеся по свойственным моделям, находят в очагах определённого типа – автохтонных, синатропных или антропогенных.

Геогельминты находят благоприятные условия в верхнем слое и на поверхности почвы, где имеются оптимальные условия для выживаемости их пропативных форм и развития до инвазионного состояния: оптимальные состояния влажности, температуры, инсоляции, малая концентрация агрессивных веществ. Для биогельминтов обязательным является паразитирование в организме промежуточных и дополнительных хозяев, для трансмиссивных протозоозов – использование организма переносчиков. Всё это в целом связано с эпизоотологической и эпидемической обязательностью.

3. *Эпизоотологическая (для животных-хозяев) или эпидемическая (для человеческого общества) обязательность* заключается в том, что эпизоотологический процесс любой инвазионной болезни, возбудитель которой развивается как со сменой хозяев (при условии метаксеноза), так и без таковой, завершается вовлечением в него новых восприимчивых хозяев животных или человека (перципиентов). В случае протозоозной природы возбудителей эта передача может осуществляться как с участием переносчиков, тогда такая болезнь становится облигатно-трансмиссивной, так и без таковых. В последнем случае болезнь квалифицируется как нетрансмиссивная.

Обобщая рассмотренную дифференциацию паразитарных систем разной сложности, следует подчеркнуть, что они всегда являются органической частью определённых биогеоценозов, то есть автохтонных, синантропных или антропогенных экосистем, в пределах которых паразиты используют разнообразные симфизиологические связи разнородных организмов, компонентов этих ценозов.

### Проверь себя:

1. Что такое **правило частотного распределения**?
2. Опишите современные концепции паразитизма.
3. Дайте характеристику паразитарным системам.
4. Что такое **популяция**?
5. Какие различают очаги по степени участия в циркуляции возбудителей паразитарных болезней животных и человека?
6. Перечислите варианты паразитарных систем.
7. Охарактеризуйте отношения между сочленами одного биоценоза по Е.И. Павловскому (1948).
8. Перечислите экологические закономерности, сформулированные в правилах Гаузе и Филипа.
9. Назовите причины, характеризующие различия в инвазированности одним видом гельминта разных хозяев;
10. Что такое **метаксеноз**?

## 2. СУЩНОСТЬ И ЗАДАЧИ ЭПИЗООТОЛОГИИ ПАРАЗИТАРНЫХ БОЛЕЗНЕЙ

### 2.1 Сущность эпизоотологии инвазионных болезней (о некоторых общих понятиях в эпизоотологии инвазионных болезней)

Долгое время специальные аналитические исследования, посвященные эпизоотологии инвазионных болезней, не проводились. Большинство работ, в той или иной мере касающихся проблем эпизоотологии, посвящены главным образом болезням инфекционной природы, хотя в них нередко рассматриваются также болезни инвазионной природы, но без учета их особенностей по сравнению с инфекциями, возбудителями которых являются вирусы, бактерии и другие прокариоты. В то же время известно, что отношения между онтобионтами в паразитарных системах разной природы различаются в зависимости от биологических характеристик. Это нашло некоторое отражение в научной литературе. Так, Мартини в 1941 г. предложил различать болезни инфекционной и инвазионной природы. В.Д.Беляков (1986) обобщил исторически сложившуюся терминологию, определяющую взаимодействия паразитов разной природы с их хозяевами, и показал, что в настоящее время паразитарные заболевания следует дифференцировать на четыре категории в зависимости от природы возбудителей:

1. **Инфекции.** Их возбудителями являются различные прокариоты: вирусы, микоплазмы, хламидии, риккетсии, бактерии, спирохеты;
2. **Инвазии,** их возбудители – эукариоты, простейшие, гельминты.
3. **Микозы,** болезни, вызываемые паразитическими грибами;



#### 4. Инфестации, болезни вызываемые паразитическими членистоногими.

В соответствии с этой дифференцировкой болезней разной этиологии

В.Д. Беляков отмечает, что существуют три типа паразитарных систем, каждая из которых связана своими процессами с разными хозяевами – человеком (эпидемиологический процесс), животными (эпизоотический процесс) и растениями (эпифитотический процесс).

Все они являются предметом изучения специальных отраслей знания – эпидемиологии, эпизоотологии и эпифитологии соответственно, но решают единую задачу: **изучение общих закономерностей функционирования паразитарных систем путём раскрытия механизмов их саморегуляции как систем взаимодействующих популяций разнородных организмов.**

Одна из первых работ, обобщающих разрозненные эпизоотологические характеристики отдельных гельминтозов, – докторская диссертация Е.Е.Шумаковича (1950), в которой автор проанализировал большой научный материал по многим гельминтозам сельскохозяйственных животных и на этом основании сформулировал теоретическую базу эпизоотологии гельминтозов. В частности, он определяет, что **эпизоотология гельминтозов есть раздел гельминтологии, в задачу которого входит выявление причин возникновения гельминтозов, путей их распространения и характерных особенностей течения. Практическое значение этого направления состоит в том, что оно даёт ключ к правильному построению мероприятий по борьбе с гельминтозами.** Более того, он отмечает, что основой эпизоотологии гельминтозов являются биологические свойства их возбудителей. Справедливость этих определений несомненна, как несомненно и то, что они в полной мере могут быть отнесены также и к инвазионным болезням иной

природы – протозоозам, арахноэнтомозам, то есть ко всем паразитарным болезням.

Многие общие вопросы эпизоотологии паразитарных болезней обсуждаются в работе Р.С.Шульца (1969), в которой автор анализирует многочисленные исследования очень большого круга специалистов-гельминтологов, затрагивающие многочисленные вопросы, освещающие гельминтологические процессы как специфику гельминтозов.

Формулируя исходный постулат, Р.С.Шульц, в порядке поддержки и обоснования точки зрения К.И.Скрябина (1925 и др.), подчеркивает, что основополагающей идеей изучения эпизоотологических процессов при гельминтозах является идея **вредоносности гельминтов для поражаемых ими хозяев, и потому изучение эпизоотологии гельминтозов является основой для рациональной организации оздоровления животных от гельминтов.** В приведённом ниже конспективном анализе работы Р.С.Шульца затрагиваются многие вопросы общей эпизоотологии. При этом, несмотря на то, что автор оперирует исключительно примерами из общей и частной гельминтологии, он раскрывает эпизоотологические закономерности, практически в полной мере соответствующие любым паразитарным болезням с иной этиологией - протозоозам, арахноэнтомозам и в то же время показывают особенности эпизоотологических процессов паразитарных болезней по сравнению с болезнями инфекционной природы.

Р.С.Шульц и Е.И.Диков (1964) дали следующее определение этому направлению развития паразитологии: **«Эпизоотология гельминтозов – это наука о закономерностях возникновения, движения и угасания гельминтозов (как клинически выраженных, так и не проявляющихся), особенностях их течения в разных условиях и методах управления этими процессами в целях их скорейшего подавления и искоренения».** В этом определении центральное

место занимает идея о необходимости: 1. **Раскрытия закономерного характера процессов**, складывающихся из: а) возникновения, б) протекания (движения и угасания) гельминтозов в разных условиях; 2. **Управления этими процессами в целях подавления и искоренения паразитарных болезней**. Иначе говоря, здесь в основу положена ведущая идея о том, что гельминты (читай – эукариотные паразиты любой природы) патогенны, болезнетворны и подлежат неременному искоренению на разных уровнях их проявления – от отдельных пораженных особей хозяев до их совокупностей в пределах отдельных хозяйств, регионов, областей и т.д.

Субстратом гельминтозных процессов являются популяции животных, инвазированные гельминтами. Естественно, субстратом эпизоотических процессов являются популяции животных, субстратом эпидемических процессов – человеческое общество. Несмотря на некоторые отличия, эти направления паразитологической науки имеют много общего: 1) они изучают свойства возбудителей – видовой состав, таксономическое положение, морфологические особенности и их изменчивость и т.д.; 2) исследуют жизненные циклы паразитов; 3) выявляют влияние биотических и абиотических факторов на ход эпизоотических (эпидемических) процессов, в том числе условий содержания животных, их кормления, транспортировки и т.п., а также условий жизни людей, способствующих или препятствующих их заражению гельминтами. Всё это Ш.Д.Мошковский(1958) охарактеризовал как истинную эпизоотологию, подлинное отражение движения заболеваемости животных и человека паразитами. Эти идеи в полной мере соответствуют также и нашим взглядам (Фёдоров, 2002; Фёдоров, Зубарева, 2005).

**Гельминтофауна и гельминтобиота.** Очевидно, что эти термины с полным основанием можно идентифицировать в терминах паразитологии в широком смысле этого слова как

**паразитофауна и паразитобиота, потому что сельскохозяйственных животных и человека поражают не только гельминты, но также и паразиты иной природы, не учитывать которых, отдавая предпочтение только гельминтам, вряд ли целесообразно. Если принять эту точку зрения, то тогда определение первого вышеприведённого термина, данное С.Шульцем (1969), будет выглядеть следующим образом: «Паразитофауна (гельминтофауна, по Шульцу) – исторически сложившийся комплекс паразитических организмов, инвазирующих определённый вид (или группу видов) животных-хозяев в совокупности с паразитами, полученных от других хозяев при общности территории обитания».**

В дополнение к рассмотренному понятию **гельминтофауна** М.М. Левашов (1950, 1953) предложил понятие **гельминтобиота**, которое он определил, как **«совокупность гельминтов, свойственных отдельным местностям в отличие от «гельминтофауны» – совокупности гельминтов, свойственных отдельным видам хозяев или группам хозяев»**, как это определено выше. В данном случае, нам кажется, в полной мере обоснованно – заменить слово **«гельминтобиота»** на **«паразитобиота»**, и тогда исследования эпизоотических процессов при инвазионных болезнях получат более широкую ориентировку.

Изучение **гельминтофауны** и **гельминтобиоты** (так же как и **паразитофауны** и **паразитобиоты**) является основой для последующих исследований эпизоотологических процессов инвазионных болезней, проявляющихся в той или иной мере среди домашних, сельскохозяйственных животных и в человеческом обществе. Отсюда, прогнозирование вспышек таких заболеваний, изучение их региональных особенностей. Этим вопросам посвящены исследования очень многих авторов (Диков, 1958, 1960; Шульц, 1959; Асадов, 1960; Боев, 1960;

Рухлядев, 1960, 1961; Вибе, 1961; Губанов, 1964; Маркевич, 1967; Контримавичус, 1969; Фёдоров, 1986; и многие другие).

**Геогельминтозы и биогельминтозы.** Эти термины до настоящего времени применяются только по отношению к гельминтам. Их предложили К.И.Скрябин и Р.С.Шульц (1940), чтобы различать *геогельминтов*, развивающихся в геосреде без участия промежуточных хозяев, от *биогельминтов*, в жизненном цикле которых обязательно принимают участие промежуточные (у диксенных видов) и дополнительные (у триксенных видов). Е.Е.Шумакович (1950) дифференцирует биогельминтов дополнительно на две категории – **семпитериальных** (полностью минующих внешнюю среду) и **партимальных**, то есть тех, что часть своей жизни являются паразитами, а часть проводят во внешней среде. Среди последних он также выделяет **партимальных почвенных и партимальных водных** в зависимости от того, какие среды, наземные или водные, требуются для развития их личиночных стадий.

**Геогельминтозы тоже могут быть дифференцированы на водных и почвенных.**

**Эпизоометрические величины** количественно характеризуют зараженность животных гельминтами (либо паразитами – в широком смысле слова), их заболеваемость и летальность. Специалисты гельминтологи в таких случаях чаще всего используют два показателя: **экстенсивность инвазии (ЭИ)** и **интенсивность инвазии (ИИ)**.

По Р.С.Шульцу (1959), «**экстенсивность инвазии – доля животных, охваченных инвазией данной этиологии в данном хозяйстве или на данной территории**». Эта величина выражается в процентах как отношение числа зараженных особей к общему числу исследованных. **Интенсивность инвазии – степень зараженности, измеряемая количеством найденных у зараженных животных паразитов данного вида.**

Эта величина выражается как среднее число паразитов, приходящееся на одну инвазированную особь хозяина. Показатели экстенсивности инвазии собирают в ходе прижизненных и посмертных исследований животных, интенсивность инвазии — только при посмертных вскрытиях, так как отражает число паразитов, извлекаемых из организма.

В действительности количество используемых специалистами эпизоометрических величин гораздо больше. В.Н.Беклемишев (1931) предложил ряд показателей, с помощью которых можно достаточно глубоко оценивать наземные сообщества, в том числе и паразитарные. В частности, им предложены такие индексы: *встречаемости, верности, обилия, коэффициент общности*. В ряде работ предлагаются приёмы статистической оценки показателей инвазированности животных паразитами разной природы (Бреев, 1972; Фёдоров и Ласкин, 1980), методы математического моделирования (Фрисман и др., 1972, 1975; Crofton, 1975). Все эти вопросы мы будем анализировать в отдельной главе.

**Инвазирующая масса.** По определению Р.С. Шульца, это насыщенность внешней среды или инициированных хозяев разных категорий инвазионным материалом: дефинитивных хозяев — взрослыми гельминтами, промежуточных, дополнительных и резервуарных — их личинками, в том числе почвы, подстилки в кошарах и других животноводческих помещениях — личинками геогельминтов. Здесь существенное значение приобретают размеры исследуемой территории, заселённой популяционными группировками этих хозяев, и их плотность в пределах этой территории. Отсюда — определение Р.С.Шульца: «инвазирующая масса — количество поступающего в окружающую среду инвазирующего материала или находящегося в организме пораженных животных, но представляющих определённую опасность для заражения

**еще неинвазированных особей». С** понятием «инвазирующая масса» согласуется другое понятие, предложенное Ш.Д.Мошковским (1943,1946), **лоймопотенциал**, характеризующее вероятность заражения свежего контингента восприимчивых хозяев. Кроме того, тот же автор предлагает термин **объемлемость инвазии**, который, с его точки зрения, означает «долю лиц (очевидно, и животных), заразившихся когда-либо в жизни данными возбудителями, независимо от того, поражены ли они в данный момент, а также независимо от того, привело ли это заражение к развитию клинически выраженного заболевания или только к носительству».

Все эти эпизоометрические величины хорошо оцениваются с помощью показателя экстенсивности инвазии и позволяют достаточно полно характеризовать эпизоотологическую ситуацию по любой паразитарной нозоформе как в пределах отдельных хозяйств, так и целых регионов, чему посвящена обширная научная литература. В ней отражена весьма ценная информация по засорённости пастбищ личиночными формами многих видов геогельминтов, почвенных и водных беспозвоночных – партенитами трематод и личиночными формами других гельминтов.

**Оборот инвазии.** Этим термином Ш.Д.Мошковский (1950, 1961) предложил характеризовать «**количество оборотов биологических циклов паразитов, завершающихся в течение одного сезона; оборот инвазии – завершение полного цикла возбудителя в позвоночном или беспозвоночном хозяине**». Эту сторону эпизоотического процесса можно характеризовать и другими терминами: **эпизоотическая ёмкость**, а также **время оборота инвазии**. Последний означает отрезок времени с момента заражения хозяина паразитом данного вида до его полного созревания (**от яйца до яйца**). Этот отрезок времени является минимальным для

биологии паразита данного вида с учетом, естественно, конкретных условий среды, в которых этот цикл осуществляется.

По всем этим характеристикам паразиты дифференцируются в очень широких пределах: 1. Длительное развитие в дефинитивном хозяине сочетается с коротким – в промежуточном. Например, нематода *Dracunculus medinensis* в организме человека или животных созревает до появления её личинок за 9 месяцев, а в её промежуточных хозяевах, пресноводных рачках, циклопах – за 3 недели; 2. И в дефинитивном, и в промежуточном хозяевах паразиты созревают одинаково медленно. Например, личинки скребня-гиганта *Macracanthorhynchus hirudinaceus* в организме майских хрущей созревают за 65 - 90 дней. Примерно за это же время (2 — 3 месяца) этот вид достигает половозрелости в кишечнике свиньи; 3. В организме промежуточного хозяина паразит созревает за больший срок, чем её имагинальная форма – в дефинитивном хозяине. Примером тому может служить нематода *Histrichis tricolor*, которая в организме уток становится половозрелой за 1 месяц, а в олигохетах достигает инвазионности за 5 месяцев, и потому время оборота инвазии этого вида затягивается до 6 месяцев и больше (Карманова, 1956, 1959).

Время оборота инвазии часто бывает более длительным у биогельминтов и более коротким – у геогельминтов. Надо отметить, что в литературе мало внимания, к сожалению, уделяется этому вопросу. Массовое же его изучение должно показать, что существует много данных, характеризующих оборот инвазии в природных и антропогенных условиях в соответствии с таким же большим разнообразием биологических характеристик отдельных видов. Всё это отражается в эпизоотологических процессах, свойственных каждой паразитарной нозоформе, реализующихся в конкретных экологических условиях. В отдельных случаях оборот инвазии может совершаться очень быстро, как это наблюдается у



нематод рода *Strongyloides*: в хозяине они созревают за 8 - 10 дней, во внешней среде – за 1 - 2 (Малыгин, 1940; Рискин, 1968). С другой стороны, один и тот же гельминтоз по-разному протекает в северных и южных широтах. Например, гемонхоз овец, вызываемый нематодой *Haemonchus contortus*, в республиках Средней Азии и Закавказья реализуется за 6-7 оборотов за сезон, а в более северных широтах – за 1–2. Это может быть обусловлено многими причинами. Главные из них – разные сроки созревания личиночных форм паразитов вне организма теплокровного хозяина (быстрое – в тёплом климате юга и медленное – в холодном умеренных широт) и возможное проявление торможения развития имагинальных форм в дефинитивном хозяине – **латентная форма развития паразитов**, которые придают ему пролонгированный характер. К анализу этого явления мы еще вернёмся.

В целом из изложенного видно, что основой изучения эпизоотологии паразитарных болезней является детальное изучение жизненных циклов, или моделей развития их возбудителей, их биологических особенностей, равно как и физиологического состояния инвазируемых ими хозяев. Иначе говоря, эпизоотологические процессы любой инвазионной нозоформы есть прямое отражение экологических особенностей их возбудителя (Фёдоров, 2002).

## **2.2. Эпизоотология инвазий и экология их возбудителей**

Эпизоотология имеет много общих точек соприкосновения с экологией. Подобно тому, как экология изучает взаимодействия разных организмов в конкретных условиях их обитания, так и эпизоотология исследует хозяев во взаимодействии с поражающими их паразитами. Имеются в виду те животные, которые участвуют в жизненных циклах паразитов и обеспечивают передачу возбудителей между восприимчивыми

особями хозяина. Именно это стало основой появления в России особого направления паразитологической науки — **экологической паразитологии**, основателями которой были классики отечественной паразитологии В.А.Догель (1927), Е.Н.Павловский (1934), А.А.Филипченко (1937). Экологическая паразитология по предмету исследования, методам и сути решаемых вопросов близка лоймологии (термин Мошковского) паразитозов, которая решает многие вопросы циркуляции паразитов, но не затрагивает проблем патологии, иммунологии и вирулентности паразитов, которые входят в круг интересов эпидемиологии и эпизоотологии паразитарных болезней. Иначе говоря, в компетенцию эпизоотологии инвазионных болезней входят многие вопросы, отражающие отношение паразитов с их хозяевами. К их числу относятся: 1) поведение паразитов в организме хозяина; 2) изучение всех сочленов эпизоотической цепи, принимающих участие в лоймопроцессе, их видовой состав и роль в жизни паразитов в качестве хозяев разных категорий — дефинитивных, промежуточных, дополнительных, резервуарных, а также облигатных, факультативных, абортивных, каптивных, спорадических; 3) исследование физиологического состояния каждого хозяина перечисленных категорий, движение их численности, ритма их сезонной и суточной активности, темпов размножения и т.д.; 4) выявление влияния факторов внешней среды (климатических, эдафических, гидрологических, биотических, антропокультурных) на жизнь и развитие паразитических организмов (Маркевич, 1943, 1944).

В раскрытии эпизоотических и эпидемических процессов паразитарных болезней специалисты используют методы многих наук: эпидемиологии, эпизоотологии, экологии, генетики (прежде всего популяционной генетики). Значительное внимание они уделяют также вопросам патологии

при паразитарных болезнях, в том числе – вирулентности паразитов, а также изучению их устойчивости к противопаразитарным препаратам и разработке различных мер, направленных на борьбу с возбудителями паразитарных болезней: – химиотерапии и химиопрофилактики, биологических методов и т.п.

### 2.3. Очаговость паразитарных болезней

Всем возбудителям болезней свойственен очаговый характер пространственного распределения вне зависимости от их природы. Не являются исключениями в этом отношении и возбудители инвазионных болезней, которые существуют в природе в форме паразитарных систем разной сложности. Их существование поддерживается благодаря симфизиологическим взаимодействиям между компонентами живой природы, объединёнными в сложные ценоотические сообщества.

Очаговость паразитарных болезней связана с понятием «очаг» в его следующем определении: **«очаг – focus, место, источник чего-либо. Место нахождения источника инвазии и возможности (условия) заражения новых хозяев. Это также биотоп, в котором осуществляется полный оборот инвазии (инфекции), то есть поддерживается эпидемический или эпизоотический процесс»** (Чеботарёв, 1965, 1971).

Различают множество форм очагов в зависимости от того, являются ли они естественными или связаны с деятельностью человека, а также от того, являются ли они источником заражения паразитами человека или животных, диких, сельскохозяйственных или домашних и т.д. В частности, **автохтонные** – местные очаги. Это – исторически сложившиеся на отдельных участках пространства естественные зоны, включающие все необходимые условия для успешных

завершений в пределах границ жизненных циклов паразитов. **Синантропные** очаги своим происхождением связаны с активной хозяйственной деятельностью человека, – это фермы, поля орошения, животноводческие помещения и примыкающие к ним территории, луга, используемые под пастбища, а также подвергаемые запашке, травосеянию, высеванию монокультур и т.д.

По степени участия в циркуляции возбудителей паразитарных болезней животных или человека различают также **эпидемические очаги** – зоны, в пределах которых циркулируют возбудители паразитарных болезней, инвазирующих человека, и **эпизоотические очаги** – участки территорий, в пределах которых существуют и циркулируют паразиты, инвазирующие представителей местной фауны или обитающих здесь же сельскохозяйственных и домашних животных. Кроме того, выделяют также **природные очаги**, в пределах которых циркулируют полигостальные виды паразитов, способные паразитировать как у представителей местной дикой фауны, так и у сельскохозяйственных животных и человека. Например, *токсоплазмоз*, *трипанозомозы*, *трихинеллёзы*, *описторхоз*, *дифиллоботриоз*, *макроканторинхоз*, *метастронгилёз* способны паразитировать у многих хозяев. Е.Н.Павловский (1946,1948) выделил **антропоургические очаги**, связанные с населёнными пунктами. В их пределах циркулируют возбудители паразитарных болезней, основным носителем которых является человек. В то же время существуют **смешанные, природно-антропоургические очаги**, в пределах которых происходит обмен инвазий между домашними и дикими животными и человеком (Чеботарёв, 1965).

Очаги могут также отличаться по времени возникновения и длительности существования как **свежие или затухающие, кратковременные или стационарные** (Новак, 1998). Наконец,

очагам паразитарных болезней свойственна приуроченность к определённым ландшафтам: относительно ограниченные участки земной поверхности, в пределах которых сочетаются определённые геоморфологические характеристики, почвы, растительные и животные сообщества при определённых условиях влажности, освещённости, формирующие характерный для таких очагов микроклимат и энергетический обмен.

Таким образом, существует значительное разнообразие очагов паразитарных болезней, отличающихся видовым составом паразитов, циркулирующих в их пределах, и условиями их успешного существования. Кроме того, они различаются по наличию и качественному составу хозяев-паразитоносителей, восприимчивых животных и других компонентов живой природы. Все они активно участвуют в жизни паразитов в качестве хозяев их разных жизненных форм или кондиционируют условия существования всех живых компонентов данного биоценоза, свободноживущих и паразитических, с которыми они находятся в постоянных трофико-топических связях, обеспечивающих передачу паразитических форм между компонентами данной экосистемы.

Концепция природной очаговости трансмиссивных болезней сформулирована Е.Н. Павловским (1939). Она представляет собой теорию циркуляции трансмиссивных болезней в природе с участием переносчиков, но без участия человека или опекаемых им животных. Эти болезни могут поражать человека и домашних животных при контакте последних с переносчиками или в ходе освоения ими соответствующих биотопов. В своём учении Е.Н. Павловский (1964) дал следующее определение природно-очаговой болезни: **«Это явление, когда возбудитель, его специфический переносчик и животные, резервуары**

**возбудителя, в течение смены своих поколений неограниченно долгое время существуют в природных условиях вне зависимости от человека как по ходу своей уже прошедшей эволюции, так и в настоящее время».** Развивая это учение, он высказал мысль, что понятие «природная очаговость» может быть приложено не только к болезням вирусной (клещевой энцефалит, лихорадки Ку, Денге и др.) и бактериальной природы (чума, туляремия), но и к болезням, возбудителями которых могут быть простейшие (лейшманиозы, трипаносоматозы) и гельминты (описторхоз, дифиллоботриоз, трихинеллёзы, клонорхоз и др.).

Проблема природной очаговости паразитарных болезней, как и их очаговости вообще, имеет большое теоретическое и практическое значение. Она основана на ряде общих положений, отражающих взаимосвязь в системе «паразит-хозяин» как особой формы биоценотических отношений. Особое значение в ней имеют тип паразитизма – моногостальность и полигостальность, а также ландшафтно-биотопическая приуроченность.

*Моногостальность* паразитов – это их адаптивность к жизни в организме одного хозяина определённого вида. В этом состоит их узкогостальная специфичность. Естественно, болезни, возбудителями которых являются подобные паразиты, регистрируются только в таких местах, где обитают их хозяева. За пределами их очагов могут существовать только пропатогенные формы. Очаги подобных паразитозов могут быть как автохтонными, так и антропогенными.

*Полигостальность* – способность паразита инвазировать хозяев многих видов как отражение их широкой адаптивности и специфичности по отношению к этим хозяевам, диким, домашним, сельскохозяйственным и даже человеку.

В соответствии с номенклатурой Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ) сформулировано представление о

**зоонозах** (от греческих слов «зоон» – животное и «нозос» – болезнь). Это – болезни животных и человека, передаваемые в прямом и обратном порядке как при контактах, так и с участием промежуточных хозяев или переносчиков. В последнем случае болезни относят к категории трансмиссивных. Отсюда – болезни, передаваемые от животных к человеку, называют *зооантропонозы* и от человека к животным – *антропозоонозы*.

Важной особенностью природно-очаговых паразитарных болезней является их биотопическая привязка. Это связано с тем, что жизненные циклы паразитов поликсенного типа нуждаются в определённых условиях, складывающихся из многих факторов и, прежде всего, с наличием в очаге инвазии должного числа видов, восприимчивых животных, способных играть роль окончательных, промежуточных, дополнительных и, нередко, резервуарных хозяев. Соответственно, не менее важно наличие должного видового состава растительности, определённых элементов рельефа местности, обуславливающих оптимальный микроклимат в конкретных местообитаниях. В связи с этим Е.Н. Павловский (1964) дал следующее определение природного очага: **«Природным очагом трансмиссивной или паразитарной болезни является биотоп или участок на территории определённого географического ландшафта, заселённый комплексом животных, образующих биоценоз; видовые и межвидовые отношения среди сочленов биоценоза обеспечивают при наличии благоприятных условий макро- и микроклимата непрерывную циркуляцию возбудителя болезни среди сочленов биоценоза природного очага болезни».**

Различают **облигатно-трансмиссивные природно-очаговые и факультативные трансмиссивные природно-очаговые болезни**. При облигатно-трансмиссивных возбудитель не имеет иных путей переноса от хозяина к хозяину, кроме как с помощью специальных переносчиков,

роль которых выполняют и неспецифические, то есть любые кровососы. При факультативных трансмиссивных болезнях передача возбудителя может осуществляться разными путями: и с помощью переносчиков, кровососущих членистоногих, и через воду и пищу.

Природные очаги могут быть связаны как с естественными экосистемами, так и с синантропными или антропогенными. Это значит, что в зонах деятельности человека возбудители нередко циркулируют с участием не только сельскохозяйственных и домашних животных, но и так называемых синантропных видов животных – воробьёв, голубей, ласточек, мышевидных грызунов и др.

Классическим примером природно-очаговых паразитарных болезней автохтонного типа являются лейшманиозы (пендинская язва, вызываемая *Leishmania tropica*, и висцеральный лейшманиоз, вызываемый *Leishmania donovani*), весьма распространённые в аридных зонах республик Средней Азии. В природе носителями этих возбудителей являются многие виды диких животных. В первом случае это грызуны: большая песчанка, суслики, хомячки и др. Во втором – преимущественно хищники: шакалы, одичавшие собаки. Переносчиками лейшманий являются москиты – мелкие кровососущие двукрылые насекомые из семейства *Phlebotomidae*. К ним относятся многие виды, в том числе *Phlebotomus papatasi*, *Ph. colchica* и др., которые используют норы животных в качестве укрытий от дневной жары и мест выплода личиночных форм. Циркуляция возбудителей между зараженными животными (донорами) и здоровыми (перцепиентами) осуществляется в результате выноса возбудителей переносчиками и при освоении человеком и опекаемыми им животными территорий, заселённых паразитоносителями.



Подобная природная очаговость характерна также для таких паразитарных болезней, как токсоплазмоз, трихинеллёз, описторхоз и др. Некоторыми паразитами человек заражается алиментарным путём – через пищу и воду. Например, возбудитель токсоплазмоза споровик *Toxoplasma gondii* паразитирует в клетках эпителия кишечника диких и домашних кошачьих, являющихся для него дефинитивными хозяевами. В их организме паразитируют трофозоиты и гамонты токсоплазм. В ходе полового процесса формируются спорозоиты, которые в ооцистах рассеиваются во внешней среде, где по завершении споруляции становятся инвазионными. Спорозоиты заглатываются многочисленными видами диких и домашних животных, а также человеком. В их организме токсоплазмы в форме эндозоитов инвазируют различные внутренние органы. В них они размножаются бесполом путём посредством как бинарного деления (при остром течении болезни), так и эндодиогении, почкованием. В паренхиматозных органах (при хронической форме болезни) они образуют псевдоцисты. Люди заражаются токсоплазмозом как при несоблюдении норм гигиены при контакте с кошками, проглатывая рассеиваемые ими ооцисты, так и при употреблении в пищу полусырого мяса от животных, пораженных эндозоитами и псевдоцистами.

Очаги токсоплазмоза носят, как правило, рассеянный характер и приурочены к местам обитания основных паразитоносителей – кошек и их жертв, действительных и потенциальных, мышевидных грызунов, мелких птиц, а также копытных, обитателей дачных посёлков, скотных дворов, свиноферм и т.д.

Сходная картина наблюдается в связи с очаговостью трихинеллёзов. Ю.А.Березанцев (1956) и В.А.Бритов (1969) сообщают об очагах трихинеллёза двух типов – синантропных и природных. Циркуляция трихинелл в каждом из них различна в связи с различиями трофико-топических отношений между

компонентами соответствующих ценозов, характерных для этих очагов. В синантропных очагах трихинеллёз, вызываемый *Trichinella spiralis*, поддерживается домашними животными (свиньи, кошки, собаки) и синантропными грызунами (крысы, мыши). Основными звеньями в цикле этой нематоды в этом случае являются крысы и свиньи. Пространственно очаги привязаны главным образом к зонам боен, утилизационных заводов, животноводческих ферм и хозяйств, рынков, то есть тех мест, где имеются наилучшие условия для крыс, поедающих боенские отходы. Крысы переносят в своём организме личинок в места содержания животных, где становятся жертвами свиней.

В Сибири и северо-восточных регионах России чаще распространены природные очаги трихинеллёза, возбудителем которого является *Trichinella nativa*. Центральное место в циркуляции в них возбудителя занимают хищные млекопитающие: медведи, бурый и белый, лисица, песец, барсук и т.п. Человек заражается этим видом трихинелл от медвежатины и мяса барсука.

Из других гельминтозов очаговый характер распространения носит альвеококкоз, возбудителем которого является лярвоциста многокамерного эхинококка *Alveosoccus multilocularis*. Его природные очаги распространены по всей Сибири – от Урала до Чукотки и от Алтая до Таймыра. Подобные очаги имеют широкое распространение и на Аляске (Rausch, 1972; Rausch & Wilson, 1973). Всюду они приурочены к поймам рек и прилегающим территориям в бассейнах Лены, Колымы, Яны, Енисея, Оби, Иртыша, на Аляске – на островах Нунивак и Святого Лаврентия. Основными хозяевами имагинальных форм этой цестоды являются лисицы, песцы; в степных зонах – корсаки, в тундровой – ездовые собаки. Их лярвоцисты инвазируют многие виды грызунов: ондатра, белка, водяная крыса, мышевидные грызуны и человек.

Природно-очаговый характер распространения имеют и некоторые энтомозы, вызываемые личинками насекомых: миазы, оводовые инвазии. В южных и восточных районах России широкое распространение имеют носоглоточные оводы родов *Oestrus* и *Crivellia*, откладывающие личинок в ноздрях овец и коз. В дикой природе они паразитируют у винторогого козла, аргали, архара, бухарского барана. Поскольку нередко пастбища сельскохозяйственных животных совмещаются с территориями, где обитают и дикие копытные, между ними происходит взаимообмен возбудителями многих паразитарных болезней, в том числе и носоглоточными оводами.

Очаги многих паразитарных болезней приурочены к определённым ландшафтам, в пределах которых всегда имеются участки, где поражаемость хозяев теми или иными видами паразитов регистрируется чаще, а отдельные особи поражены с большим обилием, чем в смежных или отдалённо расположенных. Эта особенность очагов отмечена в учении Е.Н. Павловского (1964). В этой связи он выделил в очагах центральную часть (элементарный очаг или его ядро) и зону выноса.

В любом очаге отдельные участки или элементы ландшафта можно дифференцировать по показателям насыщенности их паразитами данного вида: те, что обладают наиболее благоприятными условиями для осуществления жизненного цикла паразита, оцениваются как **ядровые** или **центральные**. В них наблюдается наиболее высокий лоймопотенциал по данной паразитарной нозоформе и поражаемость обитающих в них хозяев наибольшая по сравнению со смежными участками. В автохтонных очагах такие участки часто бывают приурочены к местообитаниям определённого типа. Это может быть участок среди степи, заселённый песчанками, участок леса среди большого массива тайги или на обширной степной территории, оазис среди

пустыни и т.д. Такие участки отличаются от смежных -видовым составом произрастающей на них растительности, микроклиматом, режимом влажности, фауной беспозвоночных и позвоночных животных и т.п. Если ядровая часть очага связана с водной средой, то для циркулирующих в его пределах паразитов благоприятные условия могут быть в водоёмах определённого типа. Это могут быть озёра, протоки, отдельные участки реки и отдельные части больших водоёмов. Паразиты циркулируют также на дне моря, в заливах, на литорали с определёнными характеристиками глубин, солёности, рН и минерального состава воды, набора видов макро- и микрофитов, планктона, бентоса и т.д. Подобные местообитания являются часто благоприятными для одного, но чаще – для нескольких видов паразитов. В синатропных или антропогенных очагах это могут быть участки, связанные с местами содержания животных: пастбища, помещения, где содержатся животные, и прилегающая к ним территория, выгульные площадки и т.д.

Смежные территории также могут иметь благоприятные условия для развития паразитов, но проявляются слабее, что отражается на выживаемости свободноживущих форм паразитов и возможностях заражения ими хозяев. Такие территории часто характеризуют как **зону выноса**. Чем дальше от центральной части очага расположены местообитания подобного типа, тем меньшее значение они имеют для данного вида или группы видов паразитов одного паразитарного комплекса (Фёдоров, 1986).

Чаще всего в зоне выноса встречаются те паразиты или их межзачаточные жизненные формы, которые выносятся из ядровой части очага животными-мигрантами. Например, трематоды *Plagiorchis elegans* и другие плагиорхиды во взрослой стадии являются паразитами кишечника многих теплокровных животных – от птиц (утиные, чайковые, воробьиные) до

млекопитающих (грызуны, лисицы, корсаки). Их элементарными очагами или основным местообитанием, где происходит их стадийное развитие от яйца до метацеркария, являются мелководные водоёмы дистрофного типа. Эти водоёмы изобилуют зарослями макрофитов, погруженной растительности, богаты бентосом и планктоном, в том числе лимнеидными моллюсками, являющимися промежуточными хозяевами этих трематод, и личинками насекомых, метаморфоз которых проходит в водной среде. Насекомые являются дополнительными хозяевами этих гельминтов. К ним относятся комары, стрекозы, ручейники и др. После созревания в организме моллюсков церкарии плагиорхид выходят в воду, где инвазируют этих насекомых, в организме которых они сохраняются в инцистированном состоянии и по завершении метаморфоза выносятся взрослыми насекомыми в воздушную среду вокруг данного водоёма. Лётные формы насекомых разносят инвазионных личинок трематод на далёкие расстояния, где их склёвывают птицы или поедают наземные млекопитающие, заражающиеся при этом взрослыми формами этих плагиорхид (Фёдоров, 1972).

Схожая картина наблюдается также на примере описторхид. Элементарными, ядровыми, очагами этих паразитов являются старичные озёра в поймах рек, мелководные малые реки, притоки больших рек. Во всех случаях водоёмы относятся к типу дистрофных; они мелководны, хорошо прогреваемы, богаты растительностью (тростник, рогоз, телорез, пузырчатка и т.д.) и заселены популяциями переднежаберных моллюсков семейства *Bithyniidae* – *Opisthorchoforus inflata*, *Bithynia tentaculata*. Здесь же обитают мальки и взрослые формы карповых рыб. Из яиц описторхид, попавших в такой водоём и заразивших моллюсков, формируются партениты, которые продуцируют описторхидных церкарий. Последние, выходя в водную толщу,

инвазируют рыб, в тканях которых превращаются в метацеркарии. Во время разлива паводковых вод инвазированные рыбы покидают эти озёра и по руслу реки уносят метацеркарии далеко за пределы элементарного очага – до нескольких сотен километров. Это наблюдается, например, в Тюменской области. Здесь от устья Иртыша до г. Салехарда в водоёмах нет битиниид, и потому отсутствуют благоприятные условия для развития партенит описторхидных трематод. Тем не менее, здесь обильны рыбы, пораженные метацеркариями, и местное население сильно поражено описторхозом. В верховьях Оби, в бассейне её притока реки Чарыш отсутствуют моллюски – битинииды, и поэтому нет условий для развития церкарий описторхид, но местное население поражено описторхозом на 10 – 30 %. Очевидно, это является результатом употребления в пищу рыб, приплывающих сюда из районов среднего течения Оби и приносящих в себе метацеркариев. Оба участка Оби являются типичными зонами выноса инвазии.

Таким образом, очаг любой паразитарной нозоформы можно представить, как сложно организованное сообщество популяций многих видов организмов, паразитических и свободноживущих. Паразитические виды в таких сообществах являются облигатными компонентами и представлены разными жизненными формами в соответствии с биологическими особенностями, свойственными каждому виду. Свободноживущие виды находятся в определённых симфизиологических связях друг с другом и с сосуществующими с ними пропативными формами паразитических видов. Они являются их хозяевами разных категорий, поскольку принимают активное участие в их жизненных циклах.

По своему происхождению такие сообщества являются большей частью автохтонными, но среди них немало антропогенных и синантропных. В любом случае очаги

паразитарных болезней, как компоненты биоценологических сообществ, являются многовидовыми объединениями, и потому их часто именуют как **паразитоценозы**. Этот термин впервые применил Е.Н.Павловский(1937, 1945, 1948), который в разных своих работах придавал ему разное содержание – и как совокупность разных видов паразитов организме одной особи хозяина, и как совокупность паразитов в сообществе хозяев. В настоящее время специалисты чаще понимают этот термин как совокупность разных видов паразитических организмов, от вирусов и микроорганизмов до паразитических простейших, гельминтов и членистоногих, поражающих совокупность популяций разных видов хозяев, обитающих в сходных экологических условиях. С ними они образуют **симбиогенную гемисистему**. Такой смысл придали ему А. П. Маркевич и его ученики (1985а, б и др.). Эта идея была положена в основу нового направления в паразитологии – **паразитоценологии**. По А.П. Маркевичу, **«паразитоценология – комплексная теоретико-прикладная медико-ветеринарная, фитопатолого- и биоценологическая наука об экопаразитарных системах, которая включает паразитические и условно-патогенные организмы, ассоциации их свободноживущих поколений, а также гостальную среду или «симбиосферу». В её задачу входит изучение указанных систем, их структуры, причинно-следственных связей, зависимости и взаимодействия составляющих их компонентов, закономерностей их формирования, функционирования, эволюции с целью разработки теории и методов управления ими»**.

Таким образом, в современных представлениях о популяциях и биоценозе как системе взаимодействующих популяций особую роль и важность приобрели исследования паразитоценозов как неперенных компонентов любых экосистем. При этом особое значение придаётся структуре

паразитоценозов, раскрытию антагонистических и синергических связей между паразитическими видами, компонентов одной системы, а также выявлению их влияния на своих хозяев как порознь, на уровне отдельных видов, так и в совокупностях, и в различных сочетаниях взаимосвязанных видов. Всё это в целом даёт возможность определить роль паразитов как особого экологического механизма, регулирующего состояние биоценотических систем. Здесь смыкаются интересы теоретической экологии, патологии, терапии и профилактики паразитарных болезней человека и сельскохозяйственных, равно как и промысловых, животных и других представителей дикой фауны, компонентов естественных экосистем.

Все паразитоценозы, образующие автохтонные, антропогенные или синантропные очаги, представлены, как правило, многовидовыми совокупностями и разными формами паразитов, которые частично являются свободноживущими пропативными формами, обитателями внешней среды. Это яйца, развивающиеся личинки, способные обитать в верхнем слое почвы (некоторые группы нематод подотряда Strongylata) или в воде (корацидии псевдофиллидных цестод, мирацидии и церкарии трематод). Иные пребывают во внешней среде в инцистированном состоянии (цисты паразитических амёбиид, дипломонадид, ооцисты эймериид и других споровиков). Наконец, это взрослые насекомые, личинки которых ведут паразитический образ жизни, мухи тахины, саркофагиды, вольфартовы, оводы. Все эти жизненные формы могут быть разделены на 2 группы – **активные** и **пассивные** по поведенческим особенностям и способам проникновения в организм хозяина.

**Активные формы.** Часть из них совершает вертикальные и горизонтальные миграции и способны внедряться в организм хозяина через его покровы. Так проникают личинки



протостронгилидных нематод 1-й стадии развития в организм наземных моллюсков, их промежуточных хозяев. Перкутанно проникают в организм дефинитивного хозяина инвазионные личинки анкилостоматидных нематод, зрелые церкарии шистозоматидных трематод и др. Иные попадают на тело хозяина благодаря активности самок, которые откладывают свои яйца на шерсть хозяина, живородящие виды впрыскивают отрождаемых ими личинок в нос, рот, глаза или раны теплокровного хозяина (оводы, вольфартова муха и др.).

**Пассивные формы.** Это такие виды паразитов, которые во внешней среде находятся в инактивированном состоянии (яйца, цисты). В организм хозяина они попадают случайно. Большая часть из них гибнет или становится объектом питания многочисленных обитателей воды, почвы – различных илоедов, копрофагов, детритофагов, которые являются элиминаторами подобных жизненных форм паразитов, регулируют их численность в биоценозе.

В этой связи многие экзогенные жизненные формы паразитов, такие как яйца аскарид, ооцисты кокцидий, личинки стронгилят и др., проявляют значительную устойчивость к агрессивным агентам среды и способны многократно проходить через желудочно-кишечный тракт элиминаторов без видимого для себя вреда но, попав в организм своего специфичного хозяина, приживаются в нем.

Циркуляция паразитов внутри биоценозов происходит по трофическим связям между его сочленами и нередко сопровождается сменой хозяев и сред обитания. В организме неспецифических хозяев они погибают. Такие виды хозяев являются для них экологическим тупиком. Сами же хозяева характеризуются для таких паразитов **каптивными**. Таковыми, например, являются мышевидные грызуны для яиц и личинок анизакид собак и других хищников. В организме грызунов личинки таких нематод проходят только часть своего развития,

мигрируют в тканях, где инкапсулируются и погибают. Возможно, мышевидные грызуны некогда выполняли функцию промежуточных хозяев этих нематод, но в последующем эта функция была утрачена.

Характер отношений отдельных представителей паразитоценоза со свободноживущими видами данного биоценоза неоднозначен. Моногостальные виды используют в качестве своего хозяина животных только одного строго определённого вида. Полигостальные способны паразитировать в организме животных многих видов. В последнем случае это происходит как: 1) последовательная смена хозяев по ходу развития паразита, его онтогенеза, когда в этом развитии принимают участие хозяева разных категорий – промежуточные, дополнительные, резервуарные и, наконец, дефинитивные; 2) участие в качестве параксенных хозяев одной из жизненных форм паразита нескольких разных видов животных, компонентов данного биоценоза. Это могут быть экологически или таксономически близкие виды, представляющие в данном биоценозе определённую совокупность.

Характеризуя отношения между сочленами одного биоценоза, Е.Н. Павловский (1948) подчеркнул следующие градации:

1. Свободноживущие в природе эктопаразиты вступают в кратковременный контакт со своими хозяевами лишь для принятия пищи – это комары, мошки, слепни и прочие представители комплекса «гноса».

2. Эктопаразиты, живущие большую часть времени свободно в природе, на какое-то время присасываются к своим хозяевам на разных стадиях своего метаморфоза и оказываются в это время со своим хозяином «в сцепленном состоянии». В

свободноживущем состоянии они находятся дольше, чем в паразитическом. К ним относятся иксодовые клещи, которые в разных фазах своего развития нападают для кровососания на мышевидных грызунов и землероек, затем – на белок, зайцев, собак, далее – на крупных копытных и человека, что свойственно трёххозяинным видам.

3. Паразиты с ярко выраженной спецификой форм существования в разных фазах своего развития. Взрослая форма живёт свободно и ничем не питается, а её личинки являются полостными или тканевыми паразитами, или – наоборот. Соотношение периодов свободной жизни и паразитического состояния сдвинуто в сторону удлинения последнего – это оводы, мухи-кровососки, блохи.

4. Паразиты во взрослом состоянии почти не способны жить во внешней среде, где пребывают только их пассивные, личиночные формы. К ним относятся многие гельминты.

5. Эктопаразиты, весь жизненный цикл которых связан с хозяином. Вне его они жить не могут – это пероеды, власоеды, вши, акариформные клещи.

6. Эндопаразиты, паразитирующие в организме хозяина во взрослой стадии; их расселительные, пропативные, формы пребывают во внешней среде. Это большая часть паразитических червей, многие паразитические простейшие.

7. Эндопаразиты, сменяющие в течение своего онтогенеза нескольких хозяев, их расселительные формы в какой-то промежуток времени проводят во внешней среде (биогельминты).

8. Паразиты во всех их жизненных формах ведут паразитический образ жизни и, будучи расселяемыми с

помощью переносчиков, никогда не соприкасаются с внешней средой обитания. Это трансмиссивные простейшие, филяриатные нематоды.

Изучение биоценотических отношений паразитов и их хозяев, объединённых в ценотические сообщества в пределах определённых ключевых участков или очагов, позволяет увидеть, с одной стороны, что подобные сообщества представляют экологические объединения, важной чертой которых является биоценотическая целостность. В её основе лежат филогенетическая и экологическая близость хозяев и полигостальность многих видов поражающих их паразитов. С другой стороны, наблюдается неравнозначность отдельных компонентов такого сообщества, которая проявляется в неравенстве показателей частоты заражения хозяев отдельными видами паразитов, а также в неравных показателях численности их хозяев в данных конкретных условиях. По этим признакам паразитов можно дифференцировать на отдельные ранги – доминантных, субдоминантных (первостепенных), редких и случайно регистрируемых (второстепенных) видов. Эта закономерная неравнозначность замечена многими исследователями. В частности, Ф.Тенора (Tenora, 1967) отмечает это у мышевидных грызунов Словакии, Я. Прокопич и Т. Генов (1974) – у тех же зверьков в Чехословакии и Болгарии, В. Хаукисалми (Haukisalmi, 1991) – в Финляндии. Всюду эта закономерность регистрируется с высокой достоверностью при  $P > 0,95 - 0,99$ .

Подобная неравнозначность отдельных видов паразитических организмов в сложных многовидовых сообществах обуславливается многими причинами. Среди них главными, по-видимому, следует считать те, что благоприятствуют или, наоборот, тормозят развитие их имагинальных форм в организме хозяина, и пропагативных форм во внешней среде в данных экологических условиях. Это

могут быть, например, конкурентные отношения между разными видами, взаимодействующими в пределах отдельных популяций их хозяев или их многовидовых совокупностей. Такие конкурентные отношения приводят к формированию разных уровней численности партипопуляций отдельных видов паразитов в пределах их многовидовых сообществ. Они отражают экологические закономерности, сформулированные в правилах Гаузе и Филипа. Первое гласит: **«животные разных видов, конкурирующие на едином поле конкуренции, никогда не достигают равных уровней численности»**. Второе звучит так: **«несовершенная конкуренция служит лимитирующим фактором; она ограничивает численность конкурирующих видов, но не приводит их к полной элиминации»** (цитировано по Одуму, 1975 и 1986).

Конкурентные отношения складываются не только из-за пищевых ресурсов и пространства, но и в форме **аллелопатии**, когда конкурирующие виды выделяют в окружающую их среду или способствуют появлению веществ, обеспечивающих преимущества одних видов над другими, особенно когда паразиты находятся в организме одной особи хозяина. Следствием подобного гуморального воздействия конкурирующих видов друг на друга могут быть физиологические сдвиги в организме хозяина – иммуносупрессия, неспецифические иммунные реакции, изменения реакций тканей в месте локализации паразита и т.д. В итоге формируется такая среда, которая способствует приживаемости одних видов, ограничивает приживаемость других, снижает жизненность и репродуктивные способности третьих и т.д., что обеспечивает возможности процветания одним видам и ограничение численности другим в зависимости от их адаптивных способностей и характера взаимоотношений с хозяином (Holms, 1973, 1986; Holms & Price, 1986; Фёдоров, 1986, 1996).

Следующим свойством паразито-хозяинного сообщества является неравномерность распределения отдельных видов паразитов данного паразитарного комплекса среди разных видов хозяев, которые оказываются неодинаково заражаемыми отдельными видами паразитов, что отражается на их показателях экстенсивности и обилия инвазии. По этому признаку хозяев одной гостальной группировки можно дифференцировать на ряд категорий, именуемых разными авторами по-разному. Р.С. Шульц и Э.А. Давтян (1955, 1957), а также К.М.Рыжиков (1973) делят хозяев, инвазируемых одним видом паразита в разной степени, на **облигатных, субоблигатных, мортальных, абортивных и каптивных**. Клаус Оденинг (K.O dening, 1968) выделяет только две градации хозяев по этому признаку – **облигатных и факультативных** на основании широкой гостальной специфичности ряда стригеидных трематод. В работах К.П.Фёдорова (1986, 1996) показано, что подобная неравнозначность хозяев в одном гостальном комплексе – явление очень динамичное. Это несложно показать путём вычисления показателей достоверности разностей значений, экстенсивности их инвазии данным видом гельминта. Эти различия могут быть обусловлены многими причинами, в частности, такими:

- частотой регистрации паразита данного вида в исследуемом очаге инвазии в определённый момент времени;
- особенностями отношений паразитов и их хозяев разных видов в связи с разной вероятностью их встреч в данной экологической обстановке, то есть от пространственного распределения как хозяев, так и инвазионных форм данного паразита;
- трофическими особенностями хозяев, которые обуславливают возможности их инвазирования паразитом данного вида в

зависимости от биологических характеристик последнего и от способа заражения им разных хозяев;

- особенностями морфофизиологического состояния и обмена веществ хозяев, определяющих приживаемость паразитов у хозяев разных видов и их созревание до имагинального состояния.

Эта неравномерность отдельных видов параксенных хозяев в отношении их неравной поражаемости отдельными видами паразитических организмов данного паразитарного комплекса определяет их разную роль в движении инвазии в пределах данного гостального комплекса. Некоторые авторы (Holms, 1973, Контримавичус, 1982) придают доминирующим, облигатным видам хозяев роль доноров инвазии в пределах данного паразитарного комплекса, факультативным и редко поражаемым – роль перципиентов. Это обосновывается тем, что популяции доминирующих хозяев являются наиболее часто и обильно поражаемыми данным видом паразита и потому они формируют наибольший поток инвазионного начала и рассеивают его во внешней среде. Созревшие вне их организма инвазионные формы инвазируют других восприимчивых особей хозяина данного вида, относящегося к категории первостепенных, и других видов, второстепенных, факультативно и редко поражаемых. Особенно существенное значение обсуждаемое явление может иметь в отношении регулирования численности животных-интродуцентов, мигрирующих или завозимых человеком из других мест обитания. Такие животные не обладают должной резистентностью к местным паразитам, циркулирующим в данном биоценозе, по сравнению с местными популяциями параксенных хозяев. Оказывая более острое патологическое влияние на хозяев-интродуцентов, паразиты проявляют

регулирующее влияние на сложившийся состав местного биоценоза (Контримавичус, 1982).

Следующей особенностью паразитарного сообщества является упорядоченный характер распределения популяций паразитов в популяциях их хозяев. Правда, это явление в той или иной мере обосновано лишь на примере паразитических червей и некоторых членистоногих (вши, личинки оводов). Во многих работах показан закономерный характер частотного распределения паразитов в популяциях их хозяев (Bliss & Fischer, 1953; Williams, 1964; Бреев, 1968-а, б, 1972; Crofton, 1971а и б; Фрисман и др., 1972, 1975; Фёдоров и Ласкин, 1980; Фёдоров, 1986; и др.). Показано, что основными моделями такого частотного распределения является негативно-биномиальное распределение и распределение Пуассона. Первое свойственно доминирующим, первостепенным видам, второе – второстепенным, субдоминантным, редким и случайно регистрируемым в данной популяции хозяина. К сожалению, пока нет данных, кроме показателей инвазированности хозяев, по которым можно было бы судить о механизмах этой закономерности. Чаще она раскрывается в ходе статистической оценки данных при вычислении основных параметров негативно-биномиального распределения и определения меры соответствия распределения эмпирических данных теоретической модели. Подлинные биологические механизмы, действие которых, в конечном счете, приводит к тому или иному виду частотного распределения, могут быть раскрыты лишь при углублённых экологических исследованиях. Они позволяют раскрыть характер эпизоотологических процессов, отражающих жизненные циклы разных видов паразитов в конкретных условиях их реализации. Ряд авторов (Crofton, 1971; Бреев, 1972; Naukiasalmi, 1986, 1991) выделили некоторые механизмы. Из них, нам кажется, ведущее значение имеет индивидуальная неравнозначность отдельных особей данной



популяции хозяина. Эти особи отличаются поведением, физиологическим состоянием на момент заражения. Им также свойственны различия по-генетически и фенотипически обусловленными конституцией и резистентностью. Всё это в целом влияет на приживаемость паразитов данного вида в особях данной популяции хозяина (Фёдоров, 1996).

Это частотное распределение однотипно по форме и графически изображается ниспадающей кривой, отражающей снижение частот разных численностей паразитов у отдельных особей данной популяции хозяина. По характеру этой кривой распределения можно словами выразить следующее правило: **в каждой популяции хозяина подавляюще большая часть особей поражена малым числом паразитов, большое число последних регистрируется у малого числа хозяев.** Это правило отражает характер отношений между паразитами и их хозяевами. Ранее было показано, что паразитизм есть антагонистическая форма онтобиоза. Из этого правила вытекает, что антагонистические отношения завершаются тем, что в организме разных особей хозяев, отличающихся разной резистентностью по отношению к данному виду паразита, приживается лишь малая доля инвазирующих форм, остальные подвергаются элиминации.

Рассмотренные биоценотические отношения паразитов и их хозяев, объединённых в целостные сообщества, дают представление об основных механизмах их саморегуляции и в определённой мере освещают уязвимые места их связей. Воздействие на них может помочь в решении некоторых задач профилактики и управления системами «паразит-хозяин», особенно теми, которые включают наиболее опасные и патогенные формы для человека и сельскохозяйственных животных. Однако эти задачи чрезвычайно сложны, поскольку паразитарные системы связаны со сложными природными экосистемами. Их решения возможны при условии

углублённого изучения механизмов, определяющих циркуляцию паразитов в природе. Кроме того, здесь важен также учет характера эпизоотических процессов, свойственных отдельным возбудителям паразитарных болезней, отличающихся природой и биологическими особенностями.

## **2.4. Специфика эпизоотических процессов инвазионных болезней**

Эпизоотический процесс природноочаговых зоонозов – явление биоценотическое, процесс взаимодействия между популяциями возбудителя и его хозяев. Он связан с количественным составом и физиологическим состоянием каждого сочлена паразитарной системы, обеспечивает непрерывное существование паразитических видов в энзоотичных очагах болезней (Новак, 1998). По мнению многих эпизоотологов, в том числе таких, как А.А.Сохин (1979), И.А.Бакулов (1991,1996), эпизоотический процесс – способ сохранения паразитического вида. Он обеспечивает взаимодействие источников возбудителей, механизма их передачи и заражения восприимчивых животных.

К сожалению, далеко не все типы возбудителей паразитарных болезней проанализированы в достаточной мере в эпизоотологическом аспекте. Особенно это касается протозоозов и арахноэнтомозов. Это в значительной мере мешает провести сравнительный эпизоотический анализ паразитозов разной природы и показать, в какой мере закономерна специфика их эпизоотологических процессов. Стремление показать эту специфику проявляют в основном гельминтологи. Точка зрения по этому вопросу Р.С.Шульца и ряда других специалистов нами показана выше. Близкую позицию занял В.В.Филиппов (1988). Он, анализируя большой и весьма репрезентативный материал, показал, что при изучении эпизоотических процессов гельминтозов, поражающих животных в самых различных

условиях ведения животноводства, необходимо учитывать характер отношений гельминтов с организмом хозяина, развитие патологических процессов и иммунную реактивность последнего, специфические особенности жизненных циклов всех основных классов паразитических червей, условия их успешной реализации и, наконец, пути и способы проникновения инвазионных форм гельминтов в организм новых хозяев.

Исходя из такой комплексной оценки проблемы эпизоотологии инвазионных болезней, он дал следующее определение эпизоотического процесса: **«эпизоотический процесс – это непрерывная цепь последовательного перехода возбудителя, благодаря присущему ему механизма передачи, от больных животных к здоровым (восприимчивые животные), сопровождающегося возникновением, распространением и угасанием заболеваемости у последних в конкретных природно-климатических и хозяйственных условиях ведения животноводства».**

Таким образом, основой инвазионных болезней, по В.В.Филиппову (1988), являются те же закономерности, что определяют эпизотологию любых паразитарных болезней, и инфекционных, и инвазионных. Но биологические свойства возбудителей инвазионных болезней являются причиной сложного характера механизмов передачи возбудителей в ходе эпизоотического процесса. Они включают биотические элементы (дефинитивных, промежуточных, дополнительных и, нередко, резервуарных хозяев) и абиотические (влажность, интенсивность инсоляции, температура и т.д.). Это придаёт эпизоотическому процессу инвазий ряд особенностей, существенно отличающих их от инфекций. На это давно обратили внимание многие исследователи (Шумакович, 1950; Машковский, 1946, 1958; Лейкина, 1969; Брудастов, 1978; и др.). В этой связи отмечается:

1. Принципиально различны типы размножения возбудителей. Прокариотам свойственен только мультипликативный характер размножения, что обеспечивает рост их численности в организме зараженного хозяина за счет процессов деления. Из эукариотных паразитов это свойственно только простейшим, а многоклеточным — пропативный тип размножения, продуцирование пропативных или расселительных форм, яиц или личинок. Формирование расселительных форм свойственно также и многим простейшим, которые рассеиваются во внешней среде в форме цист или ооцист.

2. Различны также пути проникновения паразитов в организм хозяина. Возбудители инфекций проникают в хозяина, не претерпевая никаких морфологических изменений. Гельминты же продуцируют яйца или личинок, которые должны какое-то время пребывать во внешней среде, где осуществляют определённый метаморфоз по ходу реализации своего жизненного цикла, длительность и характер которого различны у разных видов. Геогельминты развиваются во внешней среде, достигая инвазионной стадии. Биогельминты для этой цели используют промежуточных и дополнительных хозяев: моллюсков, членистоногих, аннелид и широкий круг позвоночных животных. Одни паразитические простейшие, относящиеся к категории трансмиссивных, используют в ходе эпизоотического процесса переносчиков, другие — промежуточных хозяев, роль которых выполняют различные виды, являющиеся жертвами хищников. Вот почему практически все паразитические прокариоты обязательно являются компонентами определённых биогеоценозов, и их пространственное распределение носит очаговый характер. Отсюда и географическое, и биотопическое распространение прокариот находятся в тесной зависимости от многих

факторов среды и, прежде всего, от климатических условий, обеспечивающих успешное созревание их инвазионных форм.

Особую группу гельминтозов и некоторых протозоозов составляют зооантропонозы: токсоплазмоз, малярия, описторхоз, дифиллоботриоз, тениаринхоз и другие тениидозы, в жизненных циклах которых ведущее место занимает человек.

Таким образом, эпизоотический процесс инвазионных болезней в отличие от инфекционных обладает рядом особенностей. Но общим для любых паразитарных систем вне зависимости от природы возбудителей является их соответствие эпизоотическим процессам, отраженным в известной триаде П.В. Громашевского (1965), которая складывается из трёх этапов как отражение её подчинённости самому общему закону эпизоотического процесса: система существует только до тех пор, пока осуществляется передача возбудителя от донора к реципиенту. Содержание каждого из этих этапов эпизоотического процесса, особенно на этапе механизмов передачи, отражающих распространение возбудителей инвазионных болезней, значительно отличается от того, что свойственно эпизоотическим процессам при инфекционных болезнях. Эти различия настолько глубоки и разнообразны, насколько специфичны и разнообразны эукариоты по своей природе и биологическим свойствам. В отношении инфекционных болезней также признаётся определённое разнообразие, особенно когда речь идёт об источниках заражения животных. Это отражено в определении, данном одним из крупнейших эпизоотологов нашей страны И.А.Бакуловым(1996): «Источником возбудителя инфекции (инвазии) для животных, как правило, является организм зараженного домашнего или дикого животного (больного или микробоносителя) и, в редких случаях, – человека. При

некоторых заразных болезнях (сапронозы) источником возбудителя инфекции (инвазии) может быть внешняя среда. В её объектах эти организмы ведут «сапрофитический образ жизни». В этом определении допускается, что источником возбудителей лишь некоторых болезней, в частности, сапронозов, способных вести «сапрофитический» образ жизни, то есть являющихся и паразитами, и свободноживущими, может быть внешняя среда. В ней они не только успешно выживают, но и размножаются. Лишь некоторые из них во внешней среде пребывают в инактивированном состоянии в спорах (возбудители сибирской язвы, ботулизма и др.). При инвазионных болезнях такой важный в теоретическом и практическом отношениях вопрос: «Что есть источник заражения восприимчивого животного?» – решается по-разному в каждом конкретном случае. Это определяется тем, как завершается эпизоотический процесс каждой конкретной паразитарной нозоформы в зависимости от биологических особенностей её возбудителя. В частности, Е.Е.Шумакович (1950), исходя из высказанной им ранее позиции, что основой эпизоотологии гельминтозов являются биологические особенности их возбудителей, разделил жизненные циклы гельминтов на четыре периода: **1) период преинвазионного развития, 2) время инвазионного состояния, 3) период преимагинального развития, 4) время имагинального состояния.** Первые два периода — пропативная часть жизни паразитов (время их рассеивания вне организма хозяина). Вторые два периода – дефинитивная часть их жизни (конечный период). В соответствии с этой дифференцировкой отдельных этапов жизненных циклов паразитов он дифференцирует личиночные формы гельминтов на **преинвазионных**, тех, что развиваются во внешней среде (геогельминты) или внедряются в промежуточного хозяина (биогельминты), и **инвазионных** – тех, что внедряются в дефинитивного хозяина. Кроме того, по признаку, определяющему местонахождения инвазионных личинок, он

различает среди них следующие формы: **геостативные** – пребывающие в открытой внешней среде( личинки многих видов стронгилят, адолескарии трематод и др.), **зоостативные** – пребывающие в инвазионном состоянии в организме промежуточных хозяев( лярвоцисты цестод, акантеллы скребней, метацеркарии многих видов триксенных трематод и др.), **мисцеостативные** – те, что по достижении инвазионной стадии развития могут покидать организм промежуточного хозяина и находятся во внешней среде, но могут и оставаться в организме промежуточного хозяина (протостронгилиды).

Точка зрения Е.Е.Шумаковича может рассматриваться как своеобразная предтеча сближения моделей развития возбудителей инвазионных болезней (в данном случае – гельминтозов) с классической триадой эпизоотического процесса Л.В.Громашевского(1965).

Рассмотрим содержание отдельных звеньев этой эпизоотической триады применительно к инвазионным болезням.

Графически эпизоотологическая триада выглядит следующим образом:



*Первый этап эпидпроцесса — паразитоноситель.* Обычно его именуют также фазой донора (от латинского слова donare – дарить). В данном случае здесь имеется в виду

совокупность видов хозяев, давших приют в своём организме паразиту данного вида. В определённом смысле этот термин может служить синонимом слова «паразитоноситель». Это исходная позиция эпизоотического процесса. Донор или паразитоноситель может быть представлен и одним видом хозяина паразита данного вида, если последний является моногостальным, то есть специфичным к хозяину только одного определённого вида, и несколькими параксенными видами, если инвазирующий их паразит является полигостальным. В любом случае паразитоносители должны быть представлены популяциями хозяев определённой видовой принадлежности. Каждый из них является компонентом определённого автохтонного, синантропного или антропогенного сообщества. Примерами узкоспецифичных отношений в группе доноров могут быть упомянуты кокцидии, способные паразитировать только у хозяина своего вида, трипаномы, возбудители случайной болезни лошадей, свиные аскариды, диктиокаулы, некоторые виды акариформных клещей, вши и т.д. Возбудитель болезни суауру трипанозома *Trypanosoma evansi* полигостальна. Она способна паразитировать в пределах отдельных автохтонных и синантропных ценозов в организме нескольких видов животных: крупного рогатого скота, верблюдов, собак, грызунов. Все вместе они могут образовывать донорскую гостальную совокупность. Все они экологически близки и могут входить в состав одного биоценоза. Много подобных примеров и среди гельминтов.

Ограниченность и определённость видовой принадлежности хозяина по отношению к данному виду паразита обусловлена эволюционно сложившимися специфическими отношениями между ними. Следствием этого является приуроченность паразита к хозяину определённого вида или группы видов (Фёдоров, Зубарева, 2005). Особенно важно подчеркнуть это в связи с тем, что паразитарная система



всегда входит в состав определённого ценоза, автохтонного, синантропного или антропогенного.

Виды, сочлены паразитарной системы, инвазированные данным видом паразита, не всегда бывают равноценными по отношению к другим сочленам данного сообщества по трофической специализации и по состоянию численности их популяций. По последнему признаку виды данного сообщества дифференцируются на доминантов, субдоминантов и редких видов.

Неравнозначны эти хозяева и в отношении заражаемости паразитом данного вида. В этом отношении их разделяют в соответствии с номенклатурой Р.С.Шульца и Э.А.Давтяна (1956) на облигатных, субоблигатных, факультативных, спорадических или случайно инвазируемых, абортивных и каптивных. Из них чаще и интенсивнее других поражаются паразитом данного вида облигатные хозяева, реже — субоблигатные и факультативные. Остальные существенного эпизоотологического значения могут не иметь, так как-либо инвазируются очень редко, либо служат своего рода элиминаторами инвазии. Проникшие в их организм инвазионные формы данного паразита не развиваются до стадии яйцепродукции и сравнительно быстро погибают.

Эти хозяева неравнозначны также и в отношении силы антагонистических отношений с поражающим их паразитом. По-видимому, у облигатных хозяев патология, вызванная паразитом данного вида, в силу хорошо выраженных специфических отношений будет выражена несколько слабее, чем у субоблигатных и факультативно инвазируемых хозяев.

Неравноценны в отношении поражаемости паразитом данного вида также внутривидовые группировки любого из хозяев паразитарной системы. Это является следствием их неравнозначности по иммунологическому статусу. Ш.Д.Мошковский (1946) выделяет первичную и

вторичную иммунологические структуры. Первичная иммунологическая структура – те группы особей одной популяции инвазируемого хозяина, которые поражаются впервые и ранее никогда не заражались. Вторичная иммунологическая структура – те особи популяции хозяина, которые уже инвазировались и, следовательно, проявляют относительно более слабую восприимчивость к паразиту данного вида.

Несколько иначе к этому вопросу подходил Е.Е.Шумакович(1950), который выделил две формы невосприимчивости хозяев к гельминтозам – **врождённую и возрастную невосприимчивость**. Первая присуща многим видам хозяев, контактирующим с неспецифичными им паразитами и невоспринимающими их инвазионные формы в силу свойственного им морфофизиологического состояния. Причем породные отличия животных не сказываются на врождённой невосприимчивости. У гибридов она может даже усиливаться. Например, у хайнаков (гибрид яка и монгольской коровы) гельминтофауна существенно беднее, чем у их родительских форм – яка и коровы. В анализе второй формы невосприимчивости выявляются следующие закономерности: 1) разная поражаемость животных разных возрастов может определяться различиями условий их жизни, в частности – молодняка и взрослых животных; 2) меньшая поражаемость взрослых определяется наличием у них приобретённого иммунитета; 3) физиологическое состояние взрослых часто существенно отличается от молодых. Последнее условие отражает истинную возрастную невосприимчивость, так как в её основе лежат морфобиологические и биохимические отличия животных разных возрастов, хотя здесь могут действовать и другие факторы, и их комбинации.

В любом случае имеется в виду, что в любой популяции особи, её составляющие, по-разному восприимчивы к заражению и проявляют и очень высокую иммунную реактивность, и очень слабую. Максимальное число наиболее поражаемых особей приходится на тех, которым свойственна слабая иммуногенность. Они же являются основным резервуаром паразитов и ведущими дессиминаторами инвазионного начала. Слабая иммуногенность одних особей обусловлена их генотипом, у других восприимчивость к паразиту данного вида определяется их фенотипическими характеристиками и физиологическим состоянием, приобретённым под воздействием разных условий жизни: дефицитный пищевой рацион, вторичные, хронические, болезненные состояния и т.д. Например, Г.Ф.Толстов (1963), изучавший хабертиоз у каракульских овец, показал, что ослабление овцематок, вызванное излишним стимулированием их к рождению двоен и троен, введением им сыворотки жеребых кобыл, приводит к усилению их поражения нематодой *Habertia ovis*. Свиньи, лишенные прогулок или не получающие минеральных подкормок, поражаются сильнее стронгилоидозом, чем животные, содержащиеся на нормальной диете. Повышенной поражаемости гельминтозами могут способствовать и плохое кормление, и перегрев в жару, и переохлаждение зимой, и физиологические напряжения (стрессированность).

Существенное значение имеет возрастной статус животных. При иных паразитарных болезнях (бабезиоз) чаще и тяжелее переболевают взрослые животные. Многие гельминтозы чаще и в более тяжелых формах поражают молодняк. Некоторые исследователи связывают это с недоразвитием органов иммунитета, что в ряде случаев сопровождается либо пассивной формой иммунитета, передаваемого с молоком матери, плацентарным кровообращением и даже развитием

полной ареактивности, толерантности (Шульц и Даугалиева, 1968 а, б). В их опытах цыплята полностью погибали от аскаридий при заражении в 1 – 8 - дневном возрасте. Гибель наступала на 40 – 60-й дни. У таких пораженных цыплят серологическая реакция (кольцепреципитации) отсутствовала в течение 2 месяцев. При других паразитарных болезнях (кокцидиоз, ряд трематодозов, цестодозы) заражаются животные разных возрастов. Патология у молодых протекает тяжелее. В то же время их разная инвазируемость может определяться также экологическими и этологическими условиями, которые обуславливают разную встречаемость отдельных особей (в том числе и отличающихся по возрасту) с участками территории, по-разному насыщенными инвазионными формами паразитов.

Условия кормления животных оказывают существенное влияние на заражаемость их паразитами. Например, С.А. Гевондян (1965), изучавший мюллериоз овец в Армении, показал, что клинические проявления мюллериоза у овец смягчались, если им в корм добавляли витамин А.

Патологические и иммунологические проявления у инвазируемых животных можно наблюдать в форме инвазионных градиентов, если в экспериментах они получали инвазию дозированно. Подобного рода опыты проводили многие исследователи и показали, что иммунологические проявления наблюдаются во многих формах, в том числе:

1. В форме паразитоносительства. В подобных случаях патологические нарушения в организме хозяина наблюдаются даже если им давали минимальную дозу искусственного заражения.

2. Патологические изменения в организме экспериментально заражаемых животных пропорционально

величинам доз инвазионного материала. Причем нарастание патологии идёт до определённого порога, за пределами которого эта пропорциональность нарушается.

3. По достижении определённого максимального уровня тяжелые формы патологий и высокая летальность экспериментальных животных сохраняются.

4. По мере увеличения доз за пределы порогового уровня иммунологические проявления и летальность начинают сокращаться вплоть до полного прекращения.

5. Устойчивость хозяев к ультрадозам при экспериментальном инвазировании животных гельминтозами имеет в своей основе неспецифические иммунологические проявления. Это выражается в том, что в организме экспериментальных животных сохраняется восприимчивость к данному виду паразита при полном отсутствии у него серологических реакций.

6. Инвазирование подопытных животных гельминтами разных видов показывают, что каждому виду паразита свойственна способность вызывать у хозяина иммунологическую реакцию, характерную только для паразита определённого вида.

7. В самом раннем возрасте животные ареактивны, то есть иммунотолерантны к гельминтозам. В таких случаях возможно неограниченное приживание паразитов.

Наконец, следует рассмотреть еще одну важную характеристику, свойственную паразитарной системе на уровне первого этапа эпизоотического процесса – ограниченность во времени существования паразитов в организме пораженных ими хозяев. Особенно четко это наблюдается на примере гельминтозов.

Гельминтозы чаще проходят в организме хозяина без видимых клинических проявлений и острого течения болезни. Чаще они имеют смягченный и даже «стёртый» характер, и потому летальность от гельминтозов – явление редкое. Это даёт возможность наблюдать отношения в системе «паразит-хозяин» без отклонений, связанных с патологическими процессами, и определить “ естественные сроки жизни отдельных видов гельминтов. К сожалению, далеко не по всем видам имеются объективные данные о сроках их жизни в организме хозяев. Но по ряду видов такие данные имеются. Их приводит в своей монографии В.В.Филиппов (1988). Вот эти материалы. Фасциолы в печени крупного рогатого скота паразитируют около 5 лет. Описторхи у плотоядных – более 25 лет. Парамфистоматиды у овец — более 7 лет. Мониезии у овец живут около 2 - 8 месяцев, диктиокаулы — 2 – 12, гемонхи — 3 - 8. Телязии живут в конъюнктивальном мешке глаза телят 8 - 12 месяцев. Трихоцефалы в кишечнике свиней — не более 2,5 – 4,0 месяцев. Личинки трихин в мышечных тканях свиньи сохраняют жизнеспособность всю её жизнь. Парафилярии в подкожной клетчатке лошадей живут несколько лет. И так далее. Здесь можно видеть, что среди гельминтов нередко встречаются долгоживущие виды: описторхи, фасциолы, широкий лентец, личинки трихинелл, но большая часть видов гельминтов в организме теплокровного хозяина живет в пределах от нескольких месяцев до года.

*Второй этап эпизоотического процесса — механизмы передачи.* Эпизоотологи, исследующие эти механизмы в связи с инфекциями, отмечают, что начало этого процесса связано с выходом из организма хозяина во внешнюю среду размножившихся нём возбудителей болезни. Д.Д.Новак (1998) подчеркивает, что за период пребывания в организме хозяина для сохранения вида в природе необходимо, чтобы происходило его перемещение из зараженного организма на другой

восприимчивый к данному возбудителю организм, образование новой колонии данного паразитического вида. Этот процесс при любой инфекции складывается из трёх фаз: 1. Выведение заразного начала из организма больного хозяина; 2. Пребывание его во внешней среде; 3. Его внедрение в новый организм того же вида. Рассматривая этот процесс в связи с инвазионными болезнями, следует подчеркнуть, что такой путь передачи свойственен лишь немногим видам возбудителей инвазионных болезней. В основном это те виды паразитических простейших, которые не обладают специальными адаптациями, обеспечивающими им выживаемость во внешней среде. Вот почему такие возбудители передаются контагиозно. В качестве примеров, подтверждающих это, можно назвать болезни, вызываемые жгутиконосцами. Это случайная болезнь лошадей, возбудителем которой является трипанозома *Trypanosoma equiperdum*, болезни органов половой сферы крупного рогатого скота и человека, возбудителями которых являются полимастиготные жгутиконосцы *Tritrichomonas foetus* и *Trichomonas vaginalis* соответственно. Заражение нового хозяина возбудителями этих болезней происходит при переносе их трофозоитов, размножившихся в организме донора-паразитоносителя, к новому восприимчивому хозяину либо через предметы ухода, но чаще — при половом контакте. Возбудители других инвазий продуцируют специальные пропативные или расселительные формы, которые выносятся из организма пораженного хозяина во внешнюю среду. Выход пропативных форм во внешнюю среду знаменует начало пропативной фазы развития паразита. Во внешней среде они пребывают какое-то время, рассеиваются и подвергаются метаморфозу до того, как попадут в организм нового хозяина.

Формирование пропативных форм свойственно и паразитическим простейшим, размножающимся в организме пораженного ими хозяина мультипликативно, и

паразитическим червям. Нет их только у многих паразитических членистоногих, иксодовых и акариформных клещей, некоторых паразитических насекомых, таких как вши, пухоеды, власоеды, блохи. Членистоногие инфецируют нового хозяина, переползая на него с больного животного практически во всех стадиях своего развития (имаго, личинки, нимфы) и этим уподобляются контагиозным формам инфекций.

У многих паразитических простейших (ризопод, диплонадид, цилиат) в ходе мультипликативного размножения в организме хозяина формируются пропативные формы, цисты, которые выносятся во внешнюю среду, где в инактивированном состоянии могут пребывать длительное время. Они обладают инвазионными способностями почти сразу по выходу из больного хозяина и тем уподобляются некоторым возбудителям инфекционных болезней, которым свойственно формирование спор (сибирская язва, ботулинус и др.).

Многие виды споровиков формируют специальные расселительные формы, ооцисты, особые жизненные формы, под оболочками которых во внешнюю среду выносятся их инвазионные формы, спорозоиты. Последние образуются по окончании особого процесса, споруляции, завершающегося этапа гаметогенеза, полового размножения, этих одноклеточных. У большинства видов созревание спорозоитов до инвазионного состояния происходит во внешней среде (*Eimeriidae*). У других это созревание совершается еще в организме хозяина (саркоцистины и некоторые другие).

В любом случае во внешнюю среду попадают пропативные формы таких простейших, откуда последние инвазируют нового хозяина.

У большинства возбудителей инвазионных болезней пропативные формы в период пребывания во внешней среде проходят стадии метаморфоза, который завершается переходом



в инвазионную стадию. Только достигнув этой стадии, они приобретают способность приживаться в организме теплокровного хозяина, преодолевать различные барьерные свойства его тканей и органов иммунитета. Всё это Ш.Д.Мошковский (Mochkovski, 1936) обозначил как **сопротивляемость** по отношению к проникающему в него паразиту. Соответственно он показал, что и у паразитов появляется способность преодолевать такую сопротивляемость хозяина, которую он обозначил как **инвазионность**.

Р.С.Шульц и Э.А.Давтян (1954) дали своё определение этому свойству паразитов: «**инвазионность есть стадийно предельное развитие, которое может быть достигнуто в данных условиях существования (нормальных для определённых стадий развития паразита) и как стадийную готовность к успешному заражению окончательного хозяина (или последующего хозяина)**».

Инвазионность — это также способность паразита сохранять жизнедеятельность и активность развивающихся форм паразитов, проявление способности инвазировать хозяина. Однако эта способность нестабильна, она может снижаться по ряду причин. Главная из них — длительность пребывания паразита во внешней среде до проникновения в хозяина. Возможно и её усиление, что, по определению Б.С.Москалёва (1956), можно оценить, как «закалку» инвазионных форм паразита, что подтверждается его наблюдениями на примере инвазионных личинок *Ascaris suum* под оболочками яиц, подвергшихся длительному хранению.

Помимо понятия «инвазионность» Р.С.Шульц и Э.А.Давтян (1957, 1959) вносят представление об **инвазивности**, которое по смыслу несколько отличается от предыдущего термина. Эти авторы дают такое определение «**инвазивность — заражающая активность инвазионных**

**личинок по отношению к данным хозяевам; инвазивность может меняться под влиянием предшествующего развития и жизнедеятельности не только самих личинок, но и гельминтов предшествующих поколений (пассажи через определённых хозяев, условия существования хозяев, условия существования личинок в открытой внешней среде и т.д.).».**

Процесс морфогенеза паразита и формирование его инвазионной стадии осуществляются либо в организме переносчика, кровососущего членистоногого (трансмиссивный путь передачи), либо в организме жертвы (предаторный путь передачи), либо в организме промежуточных и дополнительных хозяев, либо непосредственно в открытой внешней среде – в верхнем слое почвы, лужах, мелководных водоёмах и т.д.

Таким образом, инвазированный данным видом паразита хозяин-донор (паразитоноситель) не может рассматриваться как источник инвазии для восприимчивых особей нового хозяина, обитающих в данном очаге, потому что рассеиваемые им пропативные формы паразита не обладают необходимыми инвазионностью и инвазивностью. Их можно оценить лишь, как **инвазионное начало эпизоотического процесса**. Естественно, существует множество форм такого инвазионного начала в соответствии с разнообразием природы и биологических свойств различных видов возбудителей паразитарных болезней. Это цисты и ооцисты паразитических простейших. У некоторых из них это могут быть и трофозоиты при капельном рассеивании возбудителей. У гельминтов это яйца или личинки 1-й стадии развития. Все эти формы должны то или иное время пребывать в открытой внешней среде и, во-первых, обладать определённой жизнестойкостью, чтобы выжить под воздействием неблагоприятных факторов, которыми изобилует эта среда, и, во-вторых, пройти стадии созревания до приобретения необходимых инвазионных свойств. Это

происходит либо во внешней среде, либо в организме других животных, сочленов данного биоценоза, играющих роль промежуточных, дополнительных или резервуарных хозяев.

Таким образом, источниками заражения новых хозяев следует считать те условия, которые обеспечивают созревание инвазионных форм паразитов, их накопление, выживаемость и сохранение до попадания тем или иным способом в организм восприимчивого хозяина. Эти условия весьма разнообразны и всякий раз конкретны и характерны для соответствующих моделей развития паразитов в период 2-го этапа эпизоотического процесса.

Источниками заражения новых хозяев паразитическими простейшими являются, в значительном числе случаев, почва или другой субстрат, на которых рассеяны во внешней среде их пропативные формы цисты или ооцисты, приобретшие инвазионные свойства. Заражение трофозоидами чаще происходит контагиозно при половом контакте больных и здоровых животных. При рассеивании их во внешней среде капельным путём заражения происходит значительно реже в силу их слабой выживаемости под влиянием переменных температур и солнечного света, и других неблагоприятных факторов. Цисты же и ооцисты снабжены прочными оболочками, которые хорошо защищают находящихся в них инвазионных форм паразитов. У других простейших источником заражения нового хозяина являются либо промежуточные хозяева, в тканях которых накапливаются вегетативные формы паразитов (токсоплазмоз), либо переносчики, в организме которых созревают инвазионные формы трансмиссивных простейших.

Интересно в этом отношении высказывание В.В.Филиппова (1988). В результате глубокого анализа эпизоотических процессов гельминтозов он отмечает, что источник возбудителя гельминтоза – естественная среда обитания гельминта (или его личиночных стадий),

являющегося паразитом хозяина. В то же время он подчеркивает, что, в отличие от инфекционных болезней, источниками которых являются больные животные (доноры), гельминты нуждаются во внешней среде, где они должны пройти развитие до инвазионной стадии. На примере дикроцелий автор отмечает, что источником заражения моллюсков являются дефинитивные хозяева, рассеивающие яйца трематод, моллюски являются источником заражения муравьев, так как рассеивают во внешней среде церкарии паразитов. Муравьи же становятся источником заражения теплокровных животных, так как в их организме созревают и какое-то время сохраняются инвазионные метацеркарии дикроцелий. То же самое отмечается и на примере фасциолёза: сельскохозяйственные животные являются источником заражения моллюсков, малых прудовиков, партенитами трематоды. Моллюски засоряют водоёмы, которая становится источником заражения растительноядных животных фасциолами. То же самое отмечается и в отношении описторхоза. Зараженные описторхами плотоядные животные являются источником заражения битиниид, которые являются продуцентами церкарий описторхов, и потому являются источником заражения ими карповых рыб. Рыбы же, зараженные инвазионными метацеркариями, становятся источником заражения описторхозом человека и плотоядных животных.

**В этой связи он приходит к выводу, что «эпизоотический процесс при биогельминтозах возникает и развивается только при взаимодействии четырёх непосредственно движущих его биологических сил – источника возбудителей гельминтозов, его промежуточных и дополнительных хозяев, механизмов передачи возбудителя и восприимчивых к данному возбудителю сельскохозяйственных животных».**

### *Третья фаза эпизоотического процесса*

При контакте восприимчивых животных с источниками инвазий они заражаются различными видами паразитов в зависимости от характера инвазирующей массы этих паразитов в данном ценозе – видовом составе имеющихся здесь инвазионных форм, насыщенности ими среды обитания, почвы, промежуточных или дополнительных хозяев и т.д., что в совокупности определяет лоймопотенциал данного местообитания.

В организме нового хозяина паразиты развиваются. У простейших, размножающихся мультипликативно, растёт численность, в течение определённого времени, препатентного периода, разного у разных видов возбудителей и при разном состоянии пораженного хозяина, реализуется процесс эндогенной агломерации. У гельминтов происходит созревание имагинальных форм до начала продуцирования их пропатентных форм, яиц или личинок. На этом этапе завершается полный оборот инвазии (термин Р.С.Шульца, 1969), рассмотренный нами в разделе, посвященном оценке общих понятий в эпизоотологии инвазий. Здесь мы лишь заметим, что успех осуществления полного оборота инвазии по любой инвазионной нозоформе нестабилен и зависит от очень многих факторов, из которых ведущее значение принадлежит иммунологическому статусу инвазируемых особей хозяев и их физиологическому состоянию на момент заражения, которое определяется возрастом животного, условиями его содержания, кормления и т.д. Иначе говоря, эпизоотии и энзоотии паразитарных болезней протекают по-разному в зависимости от:

1. Насыщенности среды инвазионным материалом, величины инвазирующей массы.

2. Иммунологических реакций, которые могут возникать очень быстро и затухать с разной постепенностью в зависимости

от метаболической активности инвазирующих паразитов, а также в связи с сокращением до минимума адсорбируемости метаболитов. Отсюда – переход острой фазы паразитарной болезни в хроническую, сокращение образования антител, снижение титра уже образовавшихся.

3. После угасания иммунологического состояния организма хозяина не исключается реинвазия через определённый промежуток времени (разный при разных паразитарных нозоформах) (Шульц, 1969).

Существенное значение могут иметь так называемые **латентные течения инвазий**. По-видимому, они возможны при многих паразитарных болезнях. Например, известны скрытые формы малярии (Сергиев, Якушева, 1956; Сергиев и др., 1968). Однако имеется достаточно обширная литература по латентным формам гельминтозов. Их также рассматривают как прологированную форму реализации инвазирования перцепиентов инвазионными формами гельминтов. Эта форма течения гельминтоза показана на диктиокаулёзе овец (Пухов, 1940; Боев, Бондарева, 1944; Крастин, 1944, 1949; Крастин, Ивашкин, 1945; и др.), на протостронгилюсах, паразитирующих у зайца-беляка (Контримавичус, Попов, 1956; Контримавичус, 1957; Фёдоров, 1962). Описаны латентные формы описторхоза в Новосибирской области (Фёдоров, Кузнецова, 2001).

Р.С.Шульц и Э.А.Давтян (1952) обобщили многочисленные наблюдения по этой форме гельминтоза и пришли к следующим выводам:

1. Под влиянием иммунных сил организма хозяина гельминты могут приостанавливать своё развитие и рост.

2. Под влиянием тех же факторов самки круглых червей могут прекратить продуцирование их яиц.

3 Стабилизация развития или прекращение яйцекладки могут быть обратимыми. Латентное развитие паразитов может

вызываться влиянием температурного фактора, неполноценного питания и другим причинами.

В целом эпизоотический процесс любой инвазионной болезни представляет собой отражение моделей развития их возбудителей и реализуется в трёх периодах: паразитоносительства, развития пропативных форм и инвазирования восприимчивого хозяина. Первый период отражает паразитирование имагинальных форм паразитов в одном или совокупности видов хозяев. На этом этапе формируется поток пропативных форм паразитов, рассеиваемых во внешней среде. Это инвазионное начало любой паразитарной нозоформы и означает начало эпизоотического процесса. Это также означает переход этого процесса ко второму периоду, развитию пропативных форм, которое осуществляется вне тела хозяина, сопровождается метаморфозом расселительных форм и завершается формированием их инвазионных стадий. Источником заражения восприимчивого хозяина являются условия формирования, сохранения и накопления инвазионных форм паразитов. Третий этап эпизоотического процесса – заражение нового восприимчивого хозяина.

Интенсивность эпизоотического процесса изменчива и находится под влиянием очень многих факторов. К сожалению, не все паразитарные болезни изучены в этом аспекте, но в отношении гельминтозов его обобщающую оценку со ссылками на многочисленных исследователей дают Р.С.Шульц (1969) и В.В.Филиппов (1988). Последний, в частности, отмечает, что эпизоотический процесс гельминтозов развивается под действием либо трёх (для геогельминтозов), либо четырёх (для биогельминтозов) движущих биологических сил: источника возбудителя, его звеньев (промежуточных этапов развития паразитов вне тела хозяина-паразитоносителя), механизма передачи и восприимчивого животного.

Интенсивность эпизоотического процесса различна у разных видов гельминтов и в разные сезоны года. Чаще всего животные заражаются в начале тёплого сезона года, в весенне-летний период. Зимой – значительно реже и в основном моногостальными видами, реже лярвальными формами тениат. Это возможно при содержании животных в скученном состоянии в закрытых помещениях или при кормлении плотоядных животных некоторыми мясными и рыбными продуктами. Так животные заражаются трихинеллёзом, эхинококками, описторхозами, дифиллоботриозом, реже аскаридозом, эзофагостомозом.

Всем гельминтозам свойственно зональное размещение, что определяет энзоотичность этих зон или отдельных местностей по определённым гельминтозам, что обусловлено влиянием местных биотических и абиотических факторов. Гельминтозы могут проявляться либо спорадически (единичными вспышками), либо регулярно в пределах отдельных территорий, ферм, хозяйств, на которых возможна повторяемость таких вспышек через определённые промежутки времени при условии наличия на таких территориях соответствующих движущих сил эпидпроцесса по конкретным нозоформам.

Таким образом, эпизоотические процессы осуществляются в пределах определённых очагов гельминтозов. Различают несколько типов таких очагов: **затухающий, свежий, природный, стационарный, эпизоотический**. В каждом из очагов эпизоотический процесс протекает с разной интенсивностью, но с определённым периодизмом (Шумакович, 1950; Шульц, Давтян, 1952):

1. Препатентная фаза — начало заражения животных до момента выделения ими яиц или личинок данного вида. Иммуитет напряжен слабо.



2. Фаза нарастания половой активности гельминтов. Количество яиц или личинок, выносимых во внешнюю среду, нарастает.

3. Вершина гельминтоза — максимальная воспроизводительная функция гельминтов. Во внешнюю среду поступает максимальное число их пропативных форм.

4. Угасание гельминтоза — снижение половой активности и жизнедеятельности гельминтов. Иммуные реакции хозяина возрастают.

5. Постпатентная фаза. Паразиты прекращают спаривания, продуцирование ими пропативных форм прекращается, они почти не поступают во внешнюю среду. Если поступления наблюдаются, то это остатки того, что сохранилось в криптах кишечника.

6. Фаза выздоровления. Организм хозяина естественным образом освобождается от гельминтов данного вида.

В этой связи сформулирована следующая закономерность эпизоотического процесса при инвазионных болезнях: **«Форма и содержание эпизоотического процесса взаимосвязаны и взаимообусловлены и находятся в прямой пропорциональной зависимости: чем выше степень интенсивности эпизоотического процесса (И.Э.П.), тем выше заболеваемость животных гельминтозами. Чем меньше время биологического цикла (В.Б.Ц.) и больше интенсивность биологического цикла (И.Б.Ц.), тем эпизоотический процесс развивается интенсивнее, то есть интенсивность эпизоотического процесса прямо пропорциональна интенсивности биологического цикла и, обратно пропорциональна времени биологического цикла»** (Филиппов, 1988).

Процесс инвазирования восприимчивого хозяина означает обратимость эпизоотического процесса, поскольку инвазионные или созревшие пропативные формы инвазируют как здоровых особей восприимчивого вида, так и в порядке реинвазии тех, которые уже были инвазированы или всё еще продолжают быть таковыми. Время биологического цикла (В.Б.Ц.) и интенсивность биологического цикла (И.Б.Ц.) различны у гео- и у биогельминтов. У первых они проходят быстрее, так как на созревание инвазионных форм требуется значительно меньшее время, чем у вторых. Интенсивность эпизоотического процесса (И.Э.П.) у биогельминтов зависит от многих экологических факторов и, прежде всего, тех, в которых нуждаются виды животных, выполняющие функции промежуточных, дополнительных и резервуарных хозяев, и от которых зависят численность их популяций в данном биогеоценозе и её изменчивость.

Интенсивность эпизоотического процесса во многом зависит от иммунологического статуса инвазируемых партипопуляций животных восприимчивого вида. Чем больше в них особей с высоким иммунологическим статусом, то есть в определённой мере резистентных к паразиту данного вида, тем слабее они поражаются его инвазионными формами и тем дольше реализуется эпизоотологический процесс. Кроме того, этот процесс напрямую зависит также от особенностей климата данной местности, сезона года. Это придаёт вспышкам гельминтозов сезонный характер, отражающийся на показателях экстенсивности поражения разных особей данной группировки инвазируемого хозяина и обилия приживающихся в них паразитов.

В связи с изложенным, изменчивость эпизоотического процесса можно представить как ряд последовательно реализуемых стадий.

**Межэпизоотическая стадия** – время между двумя - тремя максимальными подъёмами зараженности животных данным видом паразита, время самых низких показателей экстенсивности и обилия паразитов в инвазированной группировке хозяев. Возможны регистрации спорадических случаев.

**Предэпизоотическая стадия.** Время начала инвазирования, возрастающая частота регистрации инвазированных особей. Растёт обилие в них гельминтов как за счет большей их приживаемости в организме вновь заражаемых особей, так и за счет учащения случаев реинвазии уже пораженных животных.

**Развитие эпизоотии.** Это время усиления инвазированности животных паразитом данного вида. В ходе прижизненной диагностики растут показатели экстенсивности инвазии, при посмертных исследованиях отмечаются случаи значительного обилия паразитов, часто регистрируются случаи острых клинических проявлений инвазионной болезни данной этиологии.

**Стадия пика эпизоотии.** Это время регистрации наибольших показателей экстенсивности инвазии. При посмертных исследованиях отмечаются случаи очень интенсивного поражения. Отмечаются случаи летальных исходов.

**Стадия угасания эпизоотии.** Время снижения показателей экстенсивности инвазии. У вскрытых животных отмечается снижение обилия паразитов данного вида. Интенсивность эпизоотического процесса (И.Э.П.) снижается за счет ослабления действия механизмов передачи. Сокращается процесс постадийного развития пропативных

форм паразитов до инвазионного состояния. Уменьшается инвазирующая масса за счет убыли в ходе инвазирования восприимчивых хозяев, но чаще – за счет естественного отхода инвазионных форм под влиянием элиминирующих факторов внешней среды, в том числе – изменения микроклимата в местах их накопления в ухудшающуюся сторону.

**Постэпизоотическая стадия.** Это время завершения эпизоотической вспышки паразитарной болезни данной этиологии. В популяции инвазированного хозяина появляются особи с высоким иммунологическим статусом. Экстенсивность инвазии среди них снижается до минимума или исчезает полностью. Возможны случаи скрытого паразитоносительства без проявления явных клинических признаков болезненного состояния.

Сезонная динамика инвазированности животных паразитами отражает ход индивидуального созревания паразитов. Первый пик подъёма зараженности связан с наступлением оптимальных условий передачи возбудителя. Это характерно для зимне-весеннего и весенне-летнего периодов. Определённое значение при этом имеет снижение к весне титра антител в крови животных. Отсюда – увеличение плодовитости гельминтов и рост числа их пропативных форм, рассеиваемых во внешней среде.

По данным В.Н.Трача (1975), весной с усилением инсоляции у животных интенсифицируются гормональные функции гипоталамуса. Это усиливает их гормональную систему и оказывает стимулирующее влияние на поражение хозяев стронгилями, хотя, конечно, здесь проявляется также влияние и иммунологического статуса в совокупности особей данной популяции хозяина.

Второй пик инвазированности приходится, как правило, на конец лета — осень, когда происходит массовое заражение молодняка текущего года рождения.

Значительное влияние на интенсивность эпизоотического процесса, сохранение инвазионной способности созревшими пропативными формами паразитов оказывают местные климатические условия в соответствии с географическим положением местности, её геоморфологическими характеристиками, свойствами почв, режимом влажности и солнечной освещенности внешней среды. Всё это в целом определяет численность и пространственное распределение всех представителей местной фауны, в том числе и тех видов, которые играют роль промежуточных, дополнительных и резервуарных хозяев паразитов, равно как и переносчиков возбудителей трансмиссивных заболеваний. Это обуславливает их максимальную активность и способствует усилению их зараженности личиночными формами паразитов. Такие условия возникают в тёплый сезон года, весенне-летний.

Существенное значение для реализации и усиления интенсивности эпизоотического процесса имеет влияние хозяйственной деятельности человека, антропогенный фактор. Например, выполнение мелиоративных работ может привести к ликвидации мелководных прогреваемых водоёмов. Это приводит к исчезновению пресноводных моллюсков, что влечет за собой исчезновение ряда трематодозов. Не меньшее значение имеет правильное соблюдение технологии содержания животных и их разведение с соблюдением соответствующих правил. Это позволяет предотвращать заражение животных, например, лярвоцистами некоторых тениид. Правильное землепользование, смена пастбищ могут оказать влияние на снижение численности, например, панцирных клещей и сокращение возможностей инвазирования растительноядных животных мониезиезом.

Подобные примеры можно продолжать и дальше, но это - предмет самостоятельного обсуждения в частном порядке.

### **Проверь себя**

1. Дайте определение терминам: инфекции, инвазии, микозы, инфестации.
2. Что включает понятие эпизоотология гельминтозов.
3. Дайте определение терминам: паразитофауна, гельминтобионта, геогельминтозы, биогельминтозы.
4. Дайте определение терминам: оборот инвазии, инвазивность.
5. Охарактеризуйте типы паразитарных систем.
6. Эпизоотический процесс и его специфика при паразитарных болезнях.

### **3. ОЦЕНКА ИНВАЗИРОВАННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ХОЗЯЕВ ПАРАЗИТАМИ**

#### **3.1. Общие положения**

В настоящее время существует значительное разнообразие методов выявления инвазированных особей в исследуемых популяциях хозяев. Оно определяется разнообразием природы паразитов, их биологическими характеристиками, среди которых преобладают такие, как способность паразитов к мультипликативным и пропативным формам размножения. В любом случае задача исследователя сводится к тому, чтобы в ходе изучения инвазированности популяций хозяев: 1) найти в них паразитов; 2) определить их видовую принадлежность; 3) установить, сколько видов паразитов инвазирует каждого из исследуемых видов хозяев; 4) правильно их зафиксировать; 5) определить количество особей хозяев, инвазированных паразитом данного вида, на фоне общего числа исследованных особей данной популяции хозяина, точнее,— исследованной выборки особей из популяции хозяина данного вида. В первом итоге проведённой работы исследователь должен располагать следующим:

1. Точным определением видовой принадлежности исследуемых хозяев.

2. Точной информацией об условиях, в которых обитают хозяева.

3. Быть уверенным в том, что исследованная выборка из популяции хозяина данного вида в количественном отношении в полной мере репрезентативна и рандомальна (все особи взяты наугад).

4. Точное и конкретное число исследованных особей изучаемой выборки популяции хозяина (величина N).

5. Все паразиты должны быть определены до вида.

6.Собранные данные должны точно и конкретно показывать, у какого числа особей хозяев в исследуемых выборках регистрируются паразиты данной видовой принадлежности (величина «n»).

7.Необходимо показать также, какое число паразитических видов встречается в организме каждой инвазированной особи исследуемой выборки (1,2,3....i- е число видов).

8. В материалах должно быть точно и конкретно отражено обилие паразитов каждого выявленного вида в исследованных особях изучаемой выборки (величина «х»).

Располагая этими данными, исследователь получает возможность осуществить достаточно полную оценку состояния инвазированности паразитическими видами популяций исследованных хозяев. Для этого с помощью имеющихся исходных данных вычисляют показатели, количественно характеризующие степень инвазированности исследуемых популяций хозяев, обитающих в данных условиях. Этими показателями являются **экстенсивность инвазии (ЭИ) и обилие паразитов данного вида (ОИ)**. Прежде чем показать, как можно использовать эти показатели, рассмотрим методы сбора исходных данных.

Существует большое разнообразие методов выявления инвазированности хозяев паразитами или методов диагностики паразитарных болезней. Они делятся на две крупные категории – **прижизненных и посмертных**. Ниже они рассматриваются в соответствующей последовательности.



1. *Прижизненные методы* позволяют получать материалы от живых объектов, исследуемых особей хозяев без их умерщвления. Первым эпизоотологическим тестом в числе прижизненных методов являются **эпизоотологические методы**, которые позволяют собирать информацию, характеризующую **энзоотичность** данной территории, местности или хозяйства, в отношении определённых паразитарных нозоформ. Обычно подобную информацию удаётся получить из отчетных материалов, характеризующих инвазированность животных теми или иными паразитарными болезнями в данном районе или хозяйстве в предыдущие годы – материалы наблюдений, выполненные предшественниками. Как правило, подобная информация отражает случаи ранее регистрировавшихся вспышек заболеваний данной этиологии и, следовательно, показывающих, что в данном регионе существуют возбудители соответствующих паразитарных болезней. Если эти возбудители регистрировались, и вызываемые ими болезни давали когда-либо вспышки среди животных, то такую территорию следует считать энзоотичной в отношении возбудителей паразитарных болезней данной этиологии, даже если в настоящий момент подобные вспышки не наблюдаются, и возбудитель существует в скрытом состоянии. Паразитарные болезни протекают у животных по разным причинам в субклинических формах. Кстати, вопрос о том, в каких формах и где сохраняются возбудители паразитарных болезней в межэпидемический период, до сих пор остаётся неизученным. Факты регистраций тех или иных возбудителей паразитарных болезней показывают, что подобные вспышки возможны, и потому очень важным является изучение условий, при которых паразиты переходят из скрытого состояния в манифестное. Это касается любых паразитарных болезней вне зависимости от их природы.

Второй диагностический тест – **клинические проявления паразитарных болезней определённой этиологии**. В данном случае следует иметь в виду, что явно выраженные (особенно у взрослых животных) клинические проявления, вызванные паразитами, проявляются слабо. В то же время у больных животных очень часто развиваются сильные патологии, нередко приводящие к истощению хозяев и даже к их гибели. Иначе говоря, специфических патологий, свойственных конкретным видам возбудителей паразитарных болезней, практически не бывает. Кстати, близкие высказывания на эту тему в отношении гельминтозов имеются у Е.Е.Шумаковича(1950). Он писал, что гельминтозы чаще существуют в хронических формах. Вирулентные свойства гельминтов значительно отличаются от возбудителей инфекционных болезней. Как таковая вирулентность у гельминтов отсутствует, менее выражена и их токсичность. Кроме того, им свойственно то, что несвойственно инфекциям – гематофагия, травматогенность, которые могут усиливать их негативные воздействия на организм хозяина, хотя и не меняют хронического характера течения гельминтоза. Эпизоотические отличия гельминтов связаны с особенностями их экологии и биологии. Патогенные последствия внедрения паразитов в организм хозяина определяются их локализацией и степенью пораженности жизненно важных органов: мозга, кровеносной системы, кроветворных органов и тканей, иммуногенных органов и т.п. Таким образом, специфичность патологических нарушений, как и специфичные клинические проявления болезненного состояния в организме хозяина, инвазированного паразитами, проявляются редко. По этой причине этот тест не может служить достаточным основанием для правильного суждения об этиологии ожидаемого паразитарного заболевания для постановки правильного диагноза исследуемой болезни. Правильный диагноз и определение точной этиологии паразитоза возможно только при условии выявления и изучения

самого возбудителя. Те или иные клинические проявления паразитарной болезни могут служить только относительными показателями возможности пораженности хозяина ожидаемым видом паразита. Обнаружение возбудителя достигается разнообразными методами в зависимости от его природы, особенностей его жизненных форм, выявляемых в ходе анализа конкретных материалов. Например, при протозоозах это могут быть трофозоиты, мерозоиты, гаметоциты, обнаруживаемые в кровеносном русле, полостных жидкостях исследуемого хозяина, пунктатах его тканей из разных органов, а также пропативные формы – цисты, ооциты, спороциты и любые другие формы, выносимые во внешнюю среду в фекальных массах, моче, каплях рассеиваемых выделений больных животных. Иначе говоря, исследователь избирает различные методы сбора материалов в соответствии с теми задачами, которые перед ним стоят. Это могут быть различные приёмы взятия проб от больных животных и извлечения из них возбудителей, разнообразные способы правильной фиксации найденных паразитов фиксирующими жидкостями, использование разнообразных красителей, изготовление влажных или сухих препаратов. Изучение изготовленных препаратов возбудителей протозоозов возможно только с использованием соответствующих оптических средств. В любом случае решается главная задача – изучение морфологии возбудителя, определение его видовой принадлежности и получение информации о частоте встречаемости паразита данного вида в изучаемой популяции хозяина и насыщенности возбудителем одной её особи.

Если насыщенность организма инвазированного хозяина паразитом данного вида мала настолько, что выявить возбудителя не представляется возможным, то прибегают к различным иммунологическим методам (серодиагностике) или используют методы культивирования паразитов в культуральных средах *in vitro*. При гельминтозах возможно применение как

прижизненных, так и посмертных методов. Применение прижизненных методов не всегда даёт возможность получения полноценных данных. Они позволяют лишь зарегистрировать факт инвазирования отдельных особей хозяев паразитом данного вида по обнаружению в их выделениях пропативных форм, яиц или личинок. Более того, далеко не всегда такие методы позволяют получить информацию о видовой принадлежности регистрируемого паразита потому, что лишь в отдельных случаях можно по пропативным формам определить таксономическое положение паразита. Чаще удаётся определить его отношение к крупным таксонам – классам, отрядам, реже – семействам и значительно реже – к таксонам более низкого ранга – родам и видам. Ряд форм паразитических червей – мигрирующие в тканях хозяина, личинки нематод, лярвоцисты цестод, незрелые формы трематод и скребней, практически не регистрируются, и если регистрируются (например, серологическими методами), то далеко не всегда удаётся определить их отношение даже к таким таксонам, как класс. Наконец, практически никогда не удаётся установить обилие паразита, потому что число яиц или личинок, регистрируемых в выделениях хозяина, практически никогда не отражает число особей паразитов, продуцирующих эти пропативные формы.

2. Наиболее полноценный паразитологический материал при диагностике гельминтозов можно получить только *при посмертных вскрытиях* животных. Этим методом можно пользоваться, производя выборочные вскрытия отдельных особей исследуемой популяции (группы, отары, стада) хозяев. Для этого отбор животных следует делать рандомально, то есть наугад, используя принцип случайных чисел. Только в этом случае можно получить удовлетворительные материалы, анализ которых даст возможность правильно оценить других особей исследуемой популяции, оставшихся в живых. Подобную работу следует проводить регулярно на бойнях, зверофермах, когда животных

забивают «на шкурку», промышленных комплексах и т.д. в порядке осуществления мониторинга за состоянием инвазированности животных гельминтозами.

Важно, чтобы собираемый материал отражал максимально полную информацию о вскрываемых животных, заносимую в специальный журнал. Она должна отражать видовую принадлежность хозяина; индивидуальный номер (маркировочную метку) каждой особи; возраст животного, его пол, состояние генеративной системы; дату вскрытия; место содержания животного – область, административный район, хозяйство; пораженность инфекциями, микозами, наличие зон поражения паразитическими членистоногими и т.д. Всё это в целом в последующем даст возможность при оценке инвазированности исследуемой популяции хозяина гельминтами определить многие корреляционные связи и ответить на многие вопросы, освещающие причины и закономерный характер инвазированности исследуемой популяции паразитическими червями. Кроме того, во время вскрытий производят обязательную общую и местную (в месте локализации паразита) патологическую оценку состояния органов и тканей изучаемого животного.

Посмертные вскрытия позволяют собрать комплексную информацию, которая характеризует: 1) видовую принадлежность найденных паразитических червей; 2) число особей хозяина, инвазированных паразитом данного вида; 3) число особей паразита данного вида в его конкретной жизненной форме (имаго, личинка, циста); 4) орган и место в органе, где найден паразит; 5) состояние вскрытой особи и патологические изменения тканей и органа, где локализуется паразит.

Ниже рассматриваются методы паразитологических исследований более конкретно.

## 3.2. Методы выявления инвазированных хозяев

### 3.2.1. Диагностика протозоозов

Сбор материалов по зараженности животных паразитическими простейшими осуществляется чаще всего прижизненно. При этом исследователь стремится не только зарегистрировать паразита данного вида в организме больного животного, но также изучить его морфологию на влажных или сухих препаратах. Это изучение проводится методом микроскопирования с применением оптических средств. Кроме того, при необходимости проводятся иммунологические и биологические работы. В последнем случае паразиты культивируются на специальных культуральных средах *in vitro*.

Все эти методы и способы взятия материала от животных, фиксация паразитов, приготовление из них препаратов изложены в ряде руководств, таких как «Методы лабораторных исследований патогенных простейших» Н.И.Агриненко (1953), «Микроскопическая техника» Г.И.Роскина и Л.Б. Левинсона (1957), в работе Д.Н.Засухиной (1964) и в монографии «Возбудители протозойных болезней домашних животных и человека» М.В.Крылова (1994). Во всех этих источниках можно найти огромное разнообразие методов диагностики протозойных заболеваний. Одним из них является непосредственное изучение живых объектов с окраской прижизненными витальными красителями, такими как нейтральрот, метиленовая синь, бриллиант-крезил-блау и др., которые позволяют выявлять отдельные внутриклеточные включения и в целом улучшают изучение морфологии простейших в целях определения их видовой принадлежности.

Наилучшие результаты при изучении протозоозов достигаются на тотальных препаратах – это сухие и влажные мазки крови, пунктатов, отпечатки кроветворных органов и печени, толстые капли. Существует множество рекомендаций по

технике изготовления, фиксации препаратов и окраски мазков специальными красителями. В нашу задачу не входит их подробное описание, потому что каждый исследователь должен дифференцированно подходить к их выбору и способам изучения своих объектов, модифицируя применяемые методы в зависимости от того, с какой группой простейших он имеет дело. Например, трипанозомид можно исследовать и витально (в живом состоянии), а также на сухих мазках, и с использованием метода их культивирования на специальных культуральных средах. Неплохие результаты можно получить при применении серологических методов, которые позволяют выяснить силу патологических реакций в организме хозяина по титру антител, образующихся в нём в ответ на внедрение трипанозматид и других одноклеточных паразитов.

Иногда, например, для диагностики болезни су-ауру, неплохие результаты получают методом биологической пробы. В этих случаях исследуемым возбудителем инвазируют подопытных животных, лабораторных крыс, мышей, морских свинок, собак, кошек и др. Этот метод позволяет хорошо изучить особенности патологии при данной форме трипанозомоза, клинические проявления болезни. Они тоже входят в число тестов для определения этиологии трипанозомозов.

Аналогично проводят исследования трихомонозов и лейшманиозов сельскохозяйственных животных, варьируя характер применяемых красителей и сред при культивировании трихомонад *in vitro*.

Методы выявления и изучения цистообразующих простейших, дипломонадид, балантидий и кокцидий, пропагативными формами которых являются цисты и ооцисты, даёт М.В.Крылов (1994). Он рассматривает ряд рекомендаций, с помощью которых можно проводить успешные исследования этих простейших *in vivo*, когда ставится задача изучать их трофозоиты, меронты, гаметоциты на разных стадиях онтогенеза.

Кроме того, он даёт рекомендации по применению флотационных методов, особенно связанных с необходимостью усиления концентрации паразитов применительно к тем случаям, когда в выделениях больных животных снижается концентрация возбудителей в период перехода, соответствующего протозооза в хроническую фазу и когда выявить возбудителя обычными методами не удаётся.

Значительное место в исследованиях эймериозов занимает выявление и изучение их пропатогенных форм, ооцист, для чего используется ряд флотационных и седиментационных методов с культивированием ооцист для дозревания их спорозоитов до инвазионного состояния.

Болезни, вызываемые пироплазмозами, выявляются главным образом посредством изучения влажных и сухих мазков, окрашенных различными красителями, преимущественно по Гимза-Романовскому, после правильного фиксирования. Мазки разных видов пироплазмозов делаются при взятии крови (бабезииды) или пунктатов из селезёнки и лимфатических узлов (тейлерииды).

Во всех случаях при изучении собранных материалов исследователь получает необходимое представление о видовой принадлежности возбудителей, исследуемой протозоозной нозоформы, характере патологий, вызванных паразитами, особенностях иммунологических реакций в организме пораженных хозяев и, главное, о числе пораженных особей в исследуемой выборке из изучаемой популяции хозяина.

Обилие паразитических простейших в связи с их способностью к мультипликативному размножению оценивается лишь по относительным показателям. Например, в качестве такого показателя, может быть использовано число паразитов, обнаруженных в поле зрения микроскопа при заданных условиях кратности его объектива. Такая единица измерения часто



используется при изучении толстых капель или сухих мазков. При выявлении ооцист споровиков в навесках фекальных масс методом Столла определяется их число, обнаруживаемое в единице объёма суспензируемой эмульсии изучаемых фекалий. Однако данные, получаемые подобными методами, могут служить относительными показателями, свидетельствующими лишь о том, что одни инвазированные особи рассеивают во внешней среде большее число ооцист, чем другие. По этим данным невозможно судить об интенсивности поражения хозяев эймериями данного вида.

### 3.2.2. Диагностика гельминтозов

#### *3.2.2.1. Прижизненная диагностика гельминтозов*

Инвазированность гельминтами сельскохозяйственных и домашних животных исследуется как прижизненными, так и посмертными методами. В настоящее время разработано и используется в целях диагностики гельминтозов большое разнообразие прижизненных методов. Они отражены в ряде руководств. Среди них ведущее значение имеют работы А.М.Петрова и В.Г. Гагарина (1953), Н.В.Демидова(1963), Г.А. Котельникова (1984).

Многие исследователи считают, что клинические признаки при любом гельминтозе не могут считаться в достаточной мере удовлетворительными тестами для установления правильного и в должной мере точного определения его этиологии. Вызываемые гельминтами патологии не всегда являются специфичными и их нередко можно спутать с подобными нарушениями в организме хозяина, вызванными другими, негельминтозными, агентами. По этой причине особое значение имеют данные, получаемые при исследованиях различных выделений животных: фекалий, мочи, пунктатов тканей внутренних органов, полостей, абсцессов – на наличие в них яиц,

личинок, фрагментов и неповреждённых тел паразитических червей.

Среди прижизненных выделяются прямые методы гельминто-диагностических исследований, направленные на поиск яиц или личинок, или самих гельминтов в исследуемых выделениях или полостях. Нередко прибегают к подсобным методам. К их числу относятся, например, методы иммунологической диагностики, с помощью которых выявляют поражения животных мигрирующими личинками нематод и трематод, лярвоцистами цестод. Нередко этими методами пользуются для диагностики также имагинальных форм гельминтозов. Однако следует иметь в виду, что применяемые при этом антигены не проявляют должной видовой специфичности ввиду наличия у них перекрёстно реагирующих свойств. По этой причине с помощью этих методов не всегда возможно определить точную видовую этиологию исследуемого гельминтоза.

Исследования клинических проявлений гельминтозов часто не могут дать удовлетворительных результатов также и потому, что они практически не проявляются при малом обилии отдельных видов гельминтов, а гельминтоз проявляется как бессимптомное гельминтоносительство.

Нередко гельминтозы сопутствуют патологиям иной этиологии, и потому дать их точный диагноз нередко бывает очень затруднительно.

Итак, прямые прижизненные методы гельминтодиагностики проводятся в целях обнаружения чаще всего пропативных форм гельминтов при исследовании: 1. Фекальных масс животных (гельминтокопроскопические исследования); 2. Прочих выделений из организма хозяина – слёзная жидкость при телязиозе телят, кровь из папул на коже при филяриатозах лошадей и т.д.; 3. Выделений из абсцессов, язв и

при взятии пункций; 4. Посредством иммунодиагностики; 5. Посредством рентгенодиагностики.

*Методы гельминтокопроскопии* применяются наиболее часто при плановом гельминтологическом мониторинге, когда предусматриваются исследования гельминтов, паразитирующих в желудочно-кишечном тракте животных либо в органах, так или иначе связанных с этим трактом. Эти методы, например, позволяют диагностировать гельминтов, паразитирующих в органах дыхания, в печени, лобных пазухах и т.д. Эти методы подразделяются на: а) гельминтоскопические, когда преследуется цель обнаружения самих гельминтов или их фрагментов; б) гельминтоовоскопические, позволяющие обнаружить яйца гельминтов; в) гельминтолярвоскопические, позволяющие обнаружить личинок гельминтов, выносимых с фекальными массами во внешнюю среду.

Гельминтокопрологические методы являются самыми надёжными, если соблюдаются следующие правила взятия проб фекалий: 1. Пробы должны быть максимально свободными от посторонних примесей, потому их лучше брать ректально, то есть непосредственно из прямой кишки. Для этого используют специальные трубки, стеклянные или металлические; 2. Пробы следует изучать сразу же после взятия, в самом свежем состоянии, так как некоторые виды паразитов сравнительно быстро достигают определённого развития и покидают пробы фекалий, как это делают, например, рабдитатные нематоды из сем. Strongyloidae; 3. Если быстрое исследование не удаётся, пробы следует хранить при низких температурах, не выше +5<sup>0</sup>С в холодильнике. Однако, и при этих условиях, даже в случае фиксации фекалий формалином, некоторые виды нематод (аскариды, например) продолжают развиваться. В таких случаях прибегают к предварительному прогреванию проб до 50...60<sup>0</sup>С.

Гельминтоскопия осуществляется обязательно с применением оптических приборов, обладающих разной

кратностью увеличения. Для предварительного просмотра проб достаточно налобной лупы с кратностью увеличения 2х, 3х, 4х, что позволяет разглядеть гельминтов или их фрагменты, членики цестод. Яйца, личинок лучше исследовать с помощью более сильной оптики типа МБС-10, МБС-12, МБС-9 и др., а также микроскопов типа Биолам, МБИ-3 и др.

Макроскопические исследования проводят методом последовательного отмывания фекалий в стеклянных банках или тонкостенных стаканах с последующим просмотром осадка в кюветах с низкими стенками или порционно – в чашках Петри.

Копроовоскопические исследования проводят любым их многочисленных методов флотации или седиментации, рекомендованных А.М.Петровым и В.Г.Гагариным(1953) и Г.А.Котельниковым(1984). Здесь мы должны, однако, отметить, что большинство этих рекомендаций преследуют решение качественных задач: обнаружение яиц гельминтов и определение их видовой принадлежности. Но с их помощью можно решать и количественные задачи, модифицируя их по Столлу или Фюллеборну. Эти модификации широко применяются для определения числа яиц исследуемого гельминта, регистрируемого в единице объёма исследуемой пробы фекалий и, следовательно, могут быть использованы для определения величины потока инвазионного начала, яиц, рассеиваемых во внешней среде. Кроме того, количественная характеристика числа яиц позволяет контролировать эффективность применяемых антгельминтиков при разных способах лечения гельминтозных хозяев.

### *Методы гельминтолярвоскопии*

Гельминтолярвоскопические исследования проводятся тогда, когда стоит задача обнаружения личинок паразитических червей. Многим видам гельминтов, прежде всего паразитическим видам круглых червей, свойственно

продуцирование либо яиц с уже сформированными личинками 1-й стадии, либо – живорождение, когда самки нематод отрождают личинок. Последние, будучи вынесенными во внешнюю среду, проявляют значительную активность. Они способны при оптимальных условиях температуры и влажности среды совершать горизонтальные и вертикальные миграции. Для их обнаружения в фекальных массах и выделениях хозяев упомянутые выше флотационные и седиментационные методы непригодны. Необходимо создать такие условия, чтобы они сами вышли из исследуемого материала и сконцентрировались в определённом месте, где исследователь их быстро найдёт, подсчитает и зафиксирует для последующего изучения. Это достигается с использованием аппарата Бермана. Основной деталью этого аппарата является стеклянная воронка. Диаметр её широкой части равен 10 см, диаметр узкого горлышка 0,8–1,0 см. К концу горлышка прикрепляют 40–50 - миллиметровый отрезок резинового шланга соответствующего диаметра. В этой трубке закрепляют мелкую пробирку. Если таковой нет, то достаточно трубку пережать зажимом. В широкой части воронки помещают сеточку из капрона, натянутую на проволочный круг. Воронку укрепляют в вертикальном положении в любом устройстве типа штатива Бунзена или в отверстии, проделанном в горизонтально лежащей доске с подставками. На сеточку помещают исследуемую навеску фекалий, взятых ректально или в месте содержания животного, а в воронку наливают тёплый физраствор до уровня сеточки. Через несколько часов (от 2-3 до 8) подвижные личинки выйдут из исследуемого материала в воду и опустятся на дно пробирки, откуда их легко извлечь с помощью пипетки. Подобных воронок в аппарате Бермана может быть несколько в зависимости от числа исследуемых проб.

Существует несколько вариантов подобных исследований, которые хорошо описаны у Г.А.Котельникова(1984).

В ряде случаев, особенно когда возникает необходимость исследовать морфологию личинок на разных стадиях развития гельминтов, например, стронгилят, личинок культивируют в чашках Петри, на дно которых помещают фильтровальную бумагу и слой исследуемого материала – измельченные фекалии с личинками. Есть и другие вариации этого метода (Котельников, 1984). Подобное культивирование позволяет получить и исследовать личинок на разных стадиях развития. Так изучают личинок геогельминтов, некоторых биогельминтов, мирацидии трематод и др.

*Исследование мочи* для обнаружения в ней капиллярий или фрагментов их тел и яиц, а также яиц шистозоматидных трематод и диоктофимид, паразитирующих в почках, мочеточниках или мочевом пузыре плотоядных и свиней, проводят сначала макроскопически в чашках Петри для обнаружения вышедших паразитов, а затем микроскопируют осадок после 2 -5 -минутного центрифугирования.

Точно так же исследуют содержимое желудка, экссудаты из дыхательных путей сингамозных птиц и т.п. Кроме того, следует знать, что помимо хорошо разработанных и часто используемых методов существует множество приёмов для диагностики отдельных гельминтозов. Например, диагноз телязиоз телят связан с двумя подходами: изучение слёзных выделений из глаз больных животных, в которых можно обнаружить личинок телязий, и изучение конъюнктивы глаз, когда под третьим веком и в конъюнктивальном мешке можно обнаружить взрослых нематод. Другим примером может служить диагностика филяриатозов лошадей и крупного рогатого скота. У этих животных чаще всего изучают периферическую кровь, получаемую путём иссечения онхоцеркозных язв или взятия биопсии кожи в целях обнаружения подвижных личинок, микрофилярий, нематод.

К категории *специальных методов* следует отнести *иммунологическую диагностику*, которую используют для выявления животных, пораженных лярвальными формами гельминтов – мигрирующими личинками нематод, лярвоцистами цестод, то есть теми формами, которые не выделяют во внешнюю среду никаких пропативных форм, но в организме хозяина вызывают появление антител, сенсibilизируют его. У таких хозяев в тканях появляются вещества, свидетельствующие об их сенсibilизированности к антигену паразита определённого вида. Для обнаружения подобных гельминтозов разработаны аллергические реакции, в основе которых лежит феномен усиления реакции организма хозяина, уже сенсibilизированного к антигену определённого вида паразита, или анафилактический шок. Для вызывания подобных реакций используют антигены паразита нужного вида. Это вытяжки из тканей паразита, которые вводят под кожу испытуемого животного. Если животное заражено ожидаемым видом паразита, то есть сенсibilизировано к его антигену, то в месте введения вытяжки проявится заметная реакция в форме опухоли, вздутия, отека. Таким путём диагностируют фасциолёз у жвачных, описторхоз у плотоядных и человека, цистицеркозы – у крупного рогатого скота и свиней, ценурозы у овец, эхинококкозы у копытных и человека, трихинеллёз у свиней и т.д. Но, как мы отметили выше, ввиду того, что антигенам гельминтов свойственны перекрёстные реакции, подобная диагностика не обладает ожидаемой видовой специфичностью, и потому позволяет получить лишь приблизительную картину в отношении ожидаемого гельминтоза. Это относится и к другим методам иммунологической диагностики, иммуноферментному анализу (ИФА), реакции связывания комплемента (РСК) и др., поскольку всюду в качестве диагностикумов используются соматические антигены соответствующих видов гельминтов. В какой-то мере исключением может служить применение

секреторно-экскреторных антигенов, представляющих собой продукты обмена гельминтов, накапливающиеся в культуральных жидкостях при содержании в них живых гельминтов соответствующих видов. Успешное применение этих антигенов дало возможность провести видовую иммунологическую дифференциацию больных, инвазированных разными видами описторхид в Новосибирской (Фёдоров, Белов, Наумов, 2001; Фёдоров Наумов, Кузнецова, Белов, 2002;) и Томской области (Ильинских, 2005). Эта методика пока разработана слабо и в широкой гельминтологической практике применяется редко.

#### *3.2.2.2. Посмертная диагностика гельминтозов*

Это система методов изучения гельминтозов при посмертных вскрытиях умерщвлённых животных. Вскрытия производятся как после искусственного умерщвления, так и после естественной смерти животных. При посмертных вскрытиях последовательно изучают все ткани и органы павшего животного. При этом исследователь устанавливает: 1. Какие виды и какие жизненные формы паразитических червей инвазируют ткани и органы животного; 2. Какое число (обилие) гельминтов отдельных видов и их многовидовых группировок встречается в местах их локализации в момент исследования; 3. Сколько особей исследуемой популяции хозяина поражено гельминтами, обнаруженными в их органах и тканях.

Точная посмертная диагностика гельминтозов может осуществляться только методом полных гельминтологических вскрытий. Этот метод, разработанный К.И.Скрябиным (1918) и его учениками, даёт возможность выявлять все без исключения виды паразитических червей, локализующихся в любых органах и тканях пораженных ими животных.

Техника вскрытия животных различается по ряду приёмов, применяемых при вскрытиях млекопитающих (крупных, средних



и мелких размеров), птиц, рептилий, амфибий и рыб. Это связано с особенностями их анатомии и размерами тела. Всю информацию, собираемую во время вскрытий, заносят в специальные журналы. Она должна отражать все основные сведения, характеризующие вскрываемое животное, условия, в которых оно обитало до умерщвления и гельминтологического вскрытия, и максимально освещать всю информацию о найденных у животного паразитах, не только гельминтах, но и любых других, найденных на его теле снаружи или во внутренних органах.

Информация о вскрываемом животном должна отражать следующее: 1. Видовую и породную принадлежность животного;

2. Индивидуальный номер данной особи. Обычно он состоит из двух частей: порядкового номера по данному журналу вскрытий и индивидуального номера по знаку на теле животного или по племенной книге; 3. Пол животного; 4. Его возраст, определяемый либо визуально, либо по племенной книге или по другим формам регистрации. По визуальному определению отмечают такие возрастные категории: новорождённое, юное, подросток, взрослое, престарелое. В то же время существует ряд объективных методов определения возраста позвоночных животных. Например, по числу концентрических полос на чешуе рыб (Суворов, 1948) и по шлихам костей у млекопитающих, их морфометрическим показателям (Клевезаль и Кляйненберг, 1967) и т.д.; 5. Морфометрические показатели: масть, длина тела, масса тела и некоторые другие характеристики – по мере надобности; 6. Условия, в которых данное животное обитало: область, район, хозяйство, условия содержания (вольное, полувольное, стадное, стойловое и т.п.).

В этот список видов информации могут быть включены и другие пункты, дополняющие и уточняющие информацию о животном по усмотрению исследователя.

Техника гельминтологического исследования, вскрываемого животного, предусматривает выполнение следующих этапов работы:

1. Наружный осмотр животного. Здесь предусматривается сбор информации о визуальной оценке внешнего вида животного и его наружных покровов: отмечается наличие на теле ушибов, ран, проплешин в местах поражения паразитическими членистоногими, и т.д. Если обнаруживаются паразиты, их собирают, учитывают и фиксируют. Это могут быть присосавшиеся иксодовые или аргасовые клещи, акариформные клещи, паразитические насекомые. Для сбора этих паразитов следует положить животное на чистое белое полотнище и произвести очесывание платяной щеткой. Вычесанных паразитов собирают, учитывают и фиксируют в 70<sup>0</sup> спирте.

У птиц внимательно изучают оперение. Очес пера производят зубными щетками. Тщательно исследуют аптерии, где часто присасываются дерманисиды и персидские клещи, отмечают места, пораженные кнемидокоптозом, собирают пероедов и пухоедов.

2. После наружного осмотра производят съём шкуры с исследуемого животного с внимательным осмотром мездровой стороны. Здесь возможно обнаружение желваков, соединительнотканых опухолей, содержащих гиподерматид, филяриат, лярвоцисты цестод.

3. Анатомирование тела. Это цикл работ, направленных на извлечение всех внутренних органов, не нарушая их взаимной связи. Изолируют и вынимают из тела весь пищеварительный тракт от ротовой полости до анального отверстия. Затем из грудной полости извлекают органы малого круга кровообращения и органы дыхания. Из брюшной полости извлекают печень,

селезёнку, органы выделения и генеративные органы. Сердце отделяют вместе с крупными кровеносными сосудами. Все извлеченные органы раскладываются последовательно в отдельные сосуды разной ёмкости в зависимости от размеров тела животного и его органов.

4. Исследование брюшной и грудной полостей проводят сначала визуально, затем методом промывания. Промывочную жидкость собирают, отстаивают с периодическим отмыванием и просматривают порционно в чашках Петри или кюветах.

5. Голову исследуют в следующем порядке: вскрывают черепную коробку, извлекают головной мозг, затем продольным рассечением черепносовые полости череп разделяют на две половины. Это даёт возможность промыть сильной струёй из резиновой груши полости черепа: мозговую, носовую и внутричерепные (гайморову, лобную, скуловую и др.), а также слёзные каналы. Всюду могут быть найдены личинки насекомых, полостные формы клещей, круглые черви.

6. Вскрывают и исследуют синовиальные полости суставов.

7. Внутренние органы изучают, начиная с кишечника. Сначала все отделы желудочно-кишечного тракта разделяют наложением лигатуры. Затем каждый из них отсекают и помещают в отдельную посуду. Следующий этап – исследование полостей. Для этого каждый из них разрезают кишечными ножницами по продольной оси и с помощью скальпеля или кусочка стекла слизистую каждого из изучаемых отделов счищают и помещают в отдельную посуду ёмкостью, в 3-4 раза превышающей объём исследуемого материала. Всё это промывают неоднократно с отстаиванием до прозрачного состояния. Для промывания используют воду из реки, колодцев и других естественных водоёмов. Водопроводная вода для этих

целей годится только после отстаивания в течение суток или нескольких дней до полного дегазирования. Отмытое содержимое каждого отдела желудочно-кишечного тракта просматривают порционно для извлечения из него паразитических червей. Обнаруженных гельминтов извлекают, помещают в отдельную посуду и подсчитывают, а затем подвергают фиксации в фиксирующих жидкостях. Паразитов выбирают в зависимости от их размеров шпателем, препаровальными иглами, пинцетами разных достоинств.

8. Точно так же поступают с желудком, который разрезают по большой кривизне.

Содержимое отделов пищеварительной системы исследуютс использованием налобной лупы кратностью 2х – 4-х, бинокюляра типа МБС-9 и других оптических приборов. Если в матриксе (так называется отмытый осадок) выявляют очень большое число паразитов, как это бывает нередко при обнаружении трематод-микрофалид или личинок паразитических нематод, то его можно зафиксировать полностью добавлением соответствующей пропорции формалина и доведением его концентрации до 4% или этилового спирта с доведением общего раствора до 70°.

Другие внутренние органы изучают особо. Печень исследуют следующим образом: сначала от неё отделяют желчный пузырь, затем производят разрезы по радиальным сосудам печени, которые вымывают сильной струёй из резиновой груши, затем ткани измельчают, либо пальцами рук, либо между стеклами, но не разрезая, так как могут быть повреждены паразитирующие в них круглые черви. Содержимое желчного пузыря и радиальных сосудов печени изучают после промывания в чашках Петри. Ткани этого органа тоже отмывают и просматривают, как обычно, под налобной лупой или бинокюляром. Промывание этих органов следует контролировать,

чтобы не слить паразитов, находящихся во взвешенном состоянии.

Точно так же исследуют лёгкие, сердце, мозг и мочеполовые органы. Мускулатуру изучают выборочно путём взятия проб из ножек диафрагмы, брюшины и других частей тела. Взятые пробы просматривают визуально для обнаружения в них цистицерков и других лярвоцист разных стадий развития и компрессионно, с помощью компрессора, для обнаружения в тканях мышц личинок трихинелл и других нематод.

Птиц исследуют точно так же, за исключением того, что у молодых обязательно изучают содержимое фабрициевых сумок и соскобы со стенок яйцеводов (такие органы у млекопитающих отсутствуют) и внутренних стенок желудков после снятия жесткой кутикулярной выстилки с внутренней стенки мышечного желудка.

Так же изучают инвазированность гельминтами рыб с той, однако, разницей, что большую часть их органов изучают компрессионно. Промыванию подвергают в основном жабры и желудочно-кишечный тракт с одновременным соскабливанием их скальпелем. Подкожную клетчатку и мышцы изучают компрессионно под биноклем для обнаружения лярвоцист цестод, их плероцеркоидов, а также метацеркарий трематод.

Исследуемые хозяева могут подвергаться также гельминтологическому изучению методом неполных гельминтологических вскрытий, когда в зависимости от поставленных задач изучают в гельминтологическом отношении лишь отдельные органы или части тела. Методика их изучения остаётся той же, что описана в разделе, посвященном методу полных гельминтологических вскрытий.

*Консервирование собранных паразитических червей.* Собранные паразитические черви предназначены для последующего морфометрического и таксономического изучения. Это становится возможным только в тех случаях, когда

их соответственно подготавливают для микроскопирования и морфометрии. Это достигается правильной фиксацией, окрашиванием (по мере необходимости) и просветлением в ходе специальных обработок паразитов с использованием многих методик. Без этих обработок гельминты, как правило, не поддаются изучению, так как в них невозможно рассмотреть внутреннее строение или выявить наружное вооружение. Прокрасить специальными красителями и просветить их можно только после правильно выполненной фиксации.

Трематоды и цестоды следует фиксировать только 70<sup>0</sup> этиловым спиртом. Перед консервированием, пока они живые, их следует подержать в релаксирующих жидкостях – 0,5%-м водном растворе хлоралгидрата или просто в чистой прокипяченной воде. Погибая, они расслабляются и приобретают свойственную им естественную форму и размеры.

Скребней тоже следует фиксировать 70<sup>0</sup> спиртом после предварительной релаксации с тем, чтобы их хоботки были выдвинуты наружу как можно полнее.

Если паразиты были зафиксированы 2–3%-м формалином (это случается нередко при дефиците спирта), то их следует тщательно отмыть от фиксатора в проточной воде. Отмывать следует не менее суток в зависимости от размеров тела паразита. Обычно так поступают с паренхиматозными паразитами, трематодами и цестодами, нуждающимися в последующей покраске. Любые красители плохо проникают в ткани, фиксированные формалином.

Круглые черви не нуждаются в покраске, кроме специальных случаев, поэтому их следует фиксировать в 2–4%-м формалине, лучше – в жидкости Барбагалло (2%-й раствор формалина в гипертоническом физиологическом растворе).

Органы фиксации цестод (сколексы) и лярвоцисты этих паразитов (цистицерки, эхинококки, ценурусы) фиксируют

жидкостью Барбагалло, потому что они не нуждаются в последующей прокраске.

Всех паразитических членистоногих лучше фиксировать спиртом, так как их покровы обладают гидрофобными свойствами, потому водорастворимые фиксаторы в них проникают плохо.

Все зафиксированные материалы должны быть снабжены этикетками. В качестве этикеток лучше использовать специальную бумагу, используемую в самописных приборах. Все надписи на такой этикетке делают только полужестким простым карандашом. На лицевой стороне этикетки указывают вид хозяина, его номер по журналу вскрытий, орган, откуда извлечен паразит, вид паразита и его число. На обратной стороне этикетки записывают место, откуда поступило данное животное, дату вскрытия и фамилию того, кто это вскрытие осуществил. Следует писать общее число выявленных паразитов, так как нередко фиксируют не всех особей, а только их отдельные образцы.

В ходе обработки фиксированных материалов трематод и цестод обязательно прокрашивают специальными красителями. Методы покраски весьма разнообразны. Рецептúra красителей приведена во многих руководствах по микроскопической технике, в том числе у А.М.Петрова и В.Г.Гагарина(1953), Г.И.Роскина и Л.В.Левинсона (1957). Здесь же в качестве примера покажем, как это делается при работе с трематодами и цестодами.

Трематоды окрашиваются либо квасцовым кармином, либо кармином по Блажину. Предварительно готовят краситель по следующим рецептам: основой квасцового кармина является красная порошкообразная краска кармин, которую получают из особого вида тропических тлей. Для приготовления красителя следует взять 5 г калийных квасцов, растворить их в 100 мл дистиллированной воды. В полученный раствор вносят 2-3 г сухой карминовой краски и кипятят 30 – 50 минут. В качестве дезинфицирующего вещества в краску добавляют кристаллик

тимола или карболовой кислоты. Приготовленный краситель может храниться достаточно долго в стеклянной посуде с притёртой пробкой.

Трематоды, фиксированные спиртом, извлекают из пробирок, где они хранились, отмывают в проточной воде 6–7 часов (мелкие формы) или до нескольких суток (крупные формы). Промывание лучше проводить в проточной воде, для чего паразитов помещают в мешочек из капроновой ткани и подвешивают в струе воды из-под крана. После отмывания трематод помещают на предметное стекло, покрывают покровным с гнётом (небольшой металлический цилиндрик высотой 15–20 мм, диаметром 10–12 мм). Отмытых и слегка спрессованных паразитов помещают в краситель на 1–3 минуты в часовое стекло или небольшую чашку Петри диаметром 35–50 мм. Если паразиты перекрасились, их дифференцируют, помещая в подкисленный спирт (50 мл 70° спирта + несколько капель соляной кислоты). Этот спирт выводит излишки краски из наружных тканей паразита. Внутренние органы и ткани сохраняют окрашенность. Эту операцию надо проводить под контролем с тем, чтобы не допустить полного выщелачивания красителя. Сроки дифференцировки определяют размерами паразита и толщиной его тканей – от 0,5 до 2-3 минут. После дифференцировки паразитов помещают в воду со щелочной реакцией на 1 – 10 минут, в которой паразит приобретёт синеватую или голубоватую окраску.

Следующая операция – обезвоживание паразита. Её осуществляют перемещением паразитов в спиртах разной крепости: 50° – 5-10 минут, 60° – 10–15 мин, 70° – 15–20 мин, 85° – 20–30 мин, 96° – 1–10 часов, 100° – 15–20 минут. Последний получают загодя посредством обработки 96° спирта прокаленным медным купоросом. Купорос прокаливают на плите или в тигле в фарфоровых чашках до белого порошкообразного состояния. Спирт крепостью 100° хранят с купоросом в посуде с притёртой



пробкой. Обезвоженного паразита после спиртов помещают в карбол-ксилол или в кедровое масло, или в гвоздичное масло (эвгенол). В этих жидкостях завершается обезвоживание паразита и происходит его просветление до прозрачного состояния.

Обезвоженных и просветлённых паразитов помещают в каплю канадского или пихтового бальзама и покрывают покровным стеклом с гнётом. Приготовленные таким способом препараты снабжают этикеткой, их можно хранить годами. По мере высыхания канадского бальзама его добавляют так, чтобы в препарате не было пузырьков воздуха. Такие препараты удобно микроскопировать в целях изучения морфологии паразитов.

Окраску по Блажину производят точно так же с той лишь разницей, что используют заранее приготовленный кармин по Блажину. Для этого 0,1 – 0,3 г карминовой краски растворяют кипячением в 100 мл 30%-й молочной кислоты. Этот краситель лучше квасцового тем, что в нём можно красить нефиксированных трематод, помещая их в него сразу после релаксации. Остальные операции те же.

Цестод окрашивают точно так же. При приготовлении тотального препарата лучше брать три части цестоды: сколекс, 2 – 5 гермафродитных и 2–3 зрелых члеников; предварительно определив, сколько всего члеников было в исходном стробиле цестоды.

В качестве красителя часто используют кармин по Блажину, но лучшие результаты получают при покраске растворами гематоксилина. Г.И.Роскин и Л.Б.Левинсон(1957) приводят несколько рецептов приготовления красок на основе гематоксилина – по Майеру, по Эрлиху, по Караччи, по Бёмеру, по Гайденгайну и др. Чаще пользуются красителями по Эрлиху или по Гайденгайну. Их готовят заранее. Чем дольше они хранятся, тем они качественнее.

Железный гематоксилин по Эрлиху: 2 г сухого красителя растворяют в 100 мл 96<sup>0</sup> этилового спирта и разбавляют 100 мл

дистиллированной воды, добавляют 100 мл химически чистого глицерина, 3 г калийных квасцов и 10 мл крепкой уксусной кислоты. Полученный раствор оставляют в открытой посуде на «созревание» на 2–3 недели. Чем дольше он созревает, тем качественнее получаются препараты. Краситель можно использовать также сразу после изготовления, если добавить в него 0,25 – 0,5 г гематина.

Гематоксилин по Гайденгайну: сначала приготавливают два раствора, А и Б. Раствор А – протрава, в качестве которой используют 3%-й раствор железных квасцов. Они не должны быть разложившимися; их кристаллы должны быть светло-фиолетового цвета. Раствор Б – собственно краситель: 0,5 г гематоксилина растворяют в 10 мл 96<sup>0</sup> спирта и добавляют 90 мл дистиллированной воды. Краска «созревает» не менее 1 месяца. Перед употреблением краситель разбавляют водой пополам.

Фиксированных в 70<sup>0</sup> спирте цестод отмывают в проточной воде, протравливают в растворе А и помещают в раствор Б. При перекраске паразитов дифференцируют в подкисленном спирте, из которого их переносят в чистую воду, где они приобретают голубоватый цвет. Следующие операции – обезвоживание в спиртах разной крепости и просветление в карбол-ксилоле, кедровом масле или эвгеноле. Просветлённых паразитов переносят на предметное стекло в каплю канадского или пихтового бальзама и закрывают покровным стеклом с гнётом. Изготовленные таким способом препараты ленточных червей могут храниться многие годы.

Круглые черви не нуждаются в покраске, так как их определение проводят по различным кутикулярным образованиям на поверхности их тела: губы, головные везикулы, продольная или поперечная исчерченность, гребни, сосочки, половые бursы. Из внутренних органов во внимание принимаются главным образом только спиккулы самцов. Чтобы все подобные элементы стали хорошо видимыми, нематод

подвергают просветлению. В качестве просветляющих жидкостей используют 30% молочную кислоту, смесь 30% молочной кислоты с глицерином или чистый глицерин. При этом мелкие и тонкие формы нематод (капиллярии, например) помещаются в каплю просветляющей жидкости по покровное стекло с гнётом на 1 – 2 дня. Более крупные формы (токсаскариды, токсакары) просветляются в пробирках, а затем переносятся на предметные стёкла по покровные. У очень крупных видов точно так же могут просветляться отдельные части тела – головные с губами, хвостовые со спикулами и т.п.

Просветляющие жидкости обладают сильным гидрофильным действием. Они отнимают воду из тканей нематод, от чего они в первый момент съеживаются и лишь постепенно расправляются через определённое время, разное в зависимости от размеров нематоды. После изучения эти паразиты должны быть перенесены в раствор Барбагалло, в котором они могут храниться годами.

Скребни также не нуждаются в покраске, так как в основе их таксономии лежит оценка их вооружения на хоботках, наружное строение их генеративных органов и, в отдельных случаях – маточного колокола у самок и других внутренних органов. По этой причине основным приёмом, используемым при изучении скребней, является их просветление в просветляющих жидкостях, тех же, что используются при изучении нематод. Чаще всего – это глицерин, молочная кислота и, очень редко, - кедровое масло. Иногда скребней предварительно обезвоживают в спиртах разной крепости от 70 до 100°. Неплохие результаты получаются при просветлении скребней в глицерине под покровным стеклом с гнётом при и нагревании их над пламенем спиртовой горелки. Но такая обработка скребней требует от исследователя определённой сноровки.

### *3.2.2.3. Исследование внешней среды и промежуточных хозяев гельминтов*

Эпизоотическая оценка гельминтозов в пределах отдельных хозяйств, регионов, очагов (автохтонных, антропогенных или синантропных), приуроченных к определённым типам местообитаний, биотопов, не может быть в должной мере полноценной при условии изучения в их пределах инвазированности гельминтами только дефинитивных хозяев и сбора информации только об имагинальных формах гельминтов. Для полноценной эпизоотологической характеристики этих территорий, как по отдельным гельминтозам, так и по их многовидовым совокупностям их следует оценивать также по показателям, характеризующим их загрязнённость развивающимися и инвазионными формами гельминтов, а также по условиям, способствующим их выживаемости, накоплению и заражения дефинитивных хозяев. В этой связи перед исследователями, работающими в плане эпизоотической оценки отдельных территорий, всегда возникает необходимость выяснения, в какой мере окружающая среда обитания животных и человека загрязнена развивающимися и инвазионными формами паразитов. Актуальность такой работы растёт в настоящее время в связи с растущим прессом хозяйственной деятельности человека на живую природу и его усиливающимся стремлением подчинить своей воле максимальное число природных ресурсов. Инвазированные паразитами люди и размножаемые ими животные являются перманентным источником загрязнения среды инвазионным началом, зародышами многих видов паразитов. Одни из них вскоре погибают под воздействием биотических и абиотических факторов – поедаются многочисленными обитателями почвы, пресных вод (Шигин, 1981, Котельников, 1984), гибнут под воздействием солнечной инсоляции, перепадов температур и т.д. Другие сохраняются, находят благоприятные условия для своего

выживания, вступают в биологические или биоценотические отношения с местными обитателями и достигают инвазионного состояния. Благодаря высокой сопротивляемости негативным факторам внешней среды, многие виды гельминтов сохраняются в ней длительное время, обеспечивая накопление инвазионных форм. Например, из отдельных зародышей, мирацидиев трематод, в организме промежуточных хозяев, моллюсков, формируются личиночные формы, размножающиеся партеногенетически. Это приводит к возникновению в отдельных водоёмах или участках леса, перманентного процесса загрязнения среды их инвазионными формами, адолескариями, метацеркариями. То же характерно и для ряда видов нематод, например, рабдитатным нематодам семейства Strongyloidae. Последние размножаются в верхнем слое почвы, а часть их личинок становятся паразитами. То же наблюдается у других гео- и биогельминтов, инвазионным формам которых свойственна высокая выживаемость.

Урбанизация и развитие транспортных средств обуславливают ускоренное развитие производительных сил, повышение концентрации населения в городах и населённых пунктах, увеличение численности сельскохозяйственных животных, усиление миграционных процессов среди населения и перегона животных в новые места обитания. Это приводит к территориальному расширению процессов загрязнения среды инвазиями разной природы. Отсюда возникает необходимость в постоянном контроле над этим процессом, нейтрализации и рационального использования бытовых отходов, таящих в себе мириады зародышей гельминтов, а также возбудителей других паразитарных болезней, усиления процессов самоочищения биоценозов от этого загрязнения.

Наиболее интенсивными источниками гельминтозного загрязнения среды являются города, посёлки, крупные населённые пункты, животноводческие объекты – фермы, промышленные комплексы, вольно пасущиеся стада и отары,

частные хозяйства, мясокомбинаты, убойные пункты и огромный контингент одичавших и полудомашненных бродячих собак, кошек, зоопарки и прочие объекты, в которых содержатся животные.

Загрязнение внешней среды личиночными формами гельминтов разного состояния зрелости осуществляется через: а) канализационные стоки из городов и населённых пунктов, б) стоки из мест содержания животных, в) стоки выносов на поля орошения из промышленных животноводческих комплексов и птицефабрик, г) навоз животных и содержимое выгребных ям, используемых в качестве удобрений на зерновых полях, пастбищах, огородах и садах, д) железнодорожные и автомобильные виды транспорта, е) навоз и навозную жижу, спускаемые в пруды, реки, ж) отхожие места, устроенные в населённых пунктах на берегах крупных и малых рек и их пойменных протоков и т.д.

Факторы биологического загрязнения и распространения инвазионных форм паразитов проявляются в условиях отсутствия строгого ветеринарного и санитарного контролей за выбросами канализационных стоков, продуктов животноводства, поведением обслуживающего персонала в животноводческих фермах и промышленных предприятиях, а также за выполнением правил утилизации трупов животных, подворового забоя животных, скормливанием домашним плотоядным мясных отходов и содержанием термальных ям и т.д.

Задачей эпизоотологического исследования окружающей среды является **выявление условий, обеспечивающих загрязнение яйцами, личинками паразитов почвы, воды, продуктов питания человека, пастбищ и водоёмов, природных и синантропных биоценозов, населённых беспозвоночными, являющимися промежуточными, дополнительными и резервуарными хозяевами гельминтов, переносчиками возбудителей трансмиссивных протозоозов.**

Животные и человек заражаются гельминтами из окружающей среды. Исключения составляют редкие нозоформы, передающиеся контактно-яйцами, содержащими зрелых личинок (энтеробиоз, оксиуроз лошадей скрябинематоз овец, пассалуроз кроликов).

Инвазионные формы большей части видов гельминтов, сформировавшиеся в пропатогенный период эпизоотического процесса вне организма дефинитивного хозяина, проникают в организм восприимчивого животного многими путями, каждый из которых свойственен отдельным видам. Чаще всего это – алиментарный путь, с водой или пищей, изредка – с молоком матери через загрязнённые соски. Несколько реже заражение осуществляется парутеринно, через преодоление плацентарного барьера. Ряд видов проникают в хозяина перкутанно через кожные покровы. Отдельные виды гельминтов могут проникать в хозяина несколькими путями. Например, анизакидные нематоды *Neoascaris vitulorum* и *Toxocara canis* проникают в организм хозяина алиментарно с яйцами, содержащими инвазионных личинок, а в организм плода этого же хозяина (если это – беременная самка) – парутеринно в процессе миграции личинок по большому кругу кровообращения. Нематоды семейства *Ancylostomatidae* частично проникают в хозяина алиментарно, частично – перкутанно. Эхинококки проникают в организм копытных и человека с яйцами, содержащими зрелые онкосферы, а также – через грязные руки после контакта человека с зараженными собаками и алиментарно с водой, полученной из талого снега, загрязнённого мельчайшими частичками фекалий собак.

Окружающая среда – помещения, где содержатся животные, а также почва на территориях животноводческих ферм, местах выгулов и выпасов животных, где рассеивается их навоз, водоёмы, куда во время дождя смываются содержимое переполненных выгребных ям и навоз из помещений и с

территорий ферм, почва в естественных биоценозах, где охотятся дикие плотоядные, а человек собирает грибы и ягоды, выпасает скот. Важными элементами среды являются многочисленные виды беспозвоночных животных, обитающие вокруг животноводческих помещений, в скотных дворах и сараях, в водоёмах, почве и под пологими кустарниками на пастбищах и естественных биотопах. Многие из них являются промежуточными, дополнительными и резервуарными хозяевами гельминтов. Естественно, в каждый данный отрезок времени какая-то доля особей их популяций всегда является зараженной созревающими или уже созревшими до инвазионного состояния личиночными формами гельминтов. В связи с этим в их популяциях происходят перманентные процессы созревания и накопления (кумуляция) инвазионных форм гетероксенных видов гельминтов.

Зараженные гельминтами животные и человек являются источниками рассеивания во внешней среде инвазионного начала всех паразитарных нозоформ. Источником заражения восприимчивых животных, обитающих на этом же участке пространства, или завезённых сюда акклиматизантов, является окружающая среда, насыщенная инвазионными формами паразитов, если таковая предоставляет гельминтам благоприятные условия для выживания, развития и созревания их личинок.

Например, поемные водоёмы, заселённые веслоногими ракообразными, лимнейными моллюсками, катушками и переднежаберными моллюсками, а также карповыми рыбами, являются источниками заражения растительноядных животных фасциолёзом, парамфистоматозами, плотоядных животных — описторхидозами, гусей и уток — эхиностомозами и гименолепидозами и т.д. Из источников заражения животных гельминтозами в неблагополучных хозяйствах существенное значение имеют пастбища, водопой, плохо оборудованные



помещения, почва на скотных дворах, вокруг кошар и на выгульных площадках. В частности, почва во дворах кинологовических хозяйств является источником заражения собак аскаридатозами, подстилка в конурах, будучи местом выплода блох, является источником заражения животных этими паразитами и вместе с ними – дипиллидозом. Подобные примеры, иллюстрирующие разнообразие источников заражения животных гельминтозами, могут быть продолжены. В данном случае важно подчеркнуть, что существует настоятельная необходимость в познании этих источников в каждом конкретном случае. Кроме того, необходим контроль состояния окружающей среды в целях выявления в ней условий, обеспечивающих рассеивание инвазионного начала, развития расселительных форм паразитов до инвазионного состояния и их накопления, то есть - превращения в источник заражения гельминтозами сельскохозяйственных и домашних животных и человека.

В настоящее время разработано значительное число приёмов и методов анализа окружающей среды в отношении наличия в ней этих условий. Эти методы рассмотрены во многих разрозненных публикациях (Василькова, 1930, 1935, 1941, 1950; Гнедина, 1936, 1937 и др.) обобщены в монографии Г.А.Котельникова (1984) и других работах. Во многих из них отмечается, что исследования загрязнённости элементов окружающей среды пропагативными формами гельминтов желательно проводить в ходе решения конкретных задач, связанных с изучением определённых паразитарных нозоформ в конкретных условиях. Только тогда можно получить взаимосочетающиеся материалы, отражающие и заражённость животных возбудителями конкретных гельминтозов, и засорённость среды их пропагативными формами. Только в таком случае будет сформировано удовлетворительное представление о состоянии эпидситуации по данному гельминтозу в конкретных условиях.

В целях выяснения степени загрязнённости окружающей среды яйцами или свободноживущими формами гельминтов, исследуют пробы почвы, навоза, травы и других объектов, могущих стать источниками заражения животных и человека гельминтозами. Пробы берут в заданных условиях в количестве не менее 30 - 50 на определённых участках исследуемой территории – на животноводческих фермах и в помещениях, на пастбищах и т.д. Они собираются в нескольких местах для получения репрезентативных материалов. Для выяснения наличия в пробах почвы яиц гельминтов, почву фильтруют для освобождения от крупных конкрементов, отфильтрованную жидкость центрифугируют и полученный осадок исследуют методами флотации или седиментации. Для выявления личинок нематод используют методы Бермана или Гнединой с промыванием почвы через марлю или тонкий мельничной газ. Подробно эти методы описаны в выше упомянутых публикациях. Точно также исследуются пробы навоза, травы и сена. В целях обнаружения адолескариев диксенных форм трематод (фасциолид, парамфистоматид, нотокотилид), рассеянных на поверхности подводной растительности, последнюю собирают, разделяют по навескам нужного объёма и исследуют либо невооружённым глазом, либо с помощью оптических средств. Обычно адолескарии хорошо заметны на поверхности стеблей и листьев растений, а также на раковинах моллюсков и других предметах, погруженных в водоём.

В целях выяснения загрязнённости воды в водоёмах яйцами и личинками гельминтов, церкариями трематод можно пользоваться методом Гнединой. В нём предусматривается использование сачка из мелкоячеистой капроновой сетки № 70. Диаметр дуги сачка равен 30 – 40 см, глубина сачка – 50 – 70 см. Проводя в толще воды этим инструментом, легко предельно объём облавливаемого пространства. Собранный планктон промывается и микроскопируется для извлечения из него

свободноживущих форм гельминтов с одновременным посчетом их численности, которую интерполируют на единицу обловленного пространства. Собранные паразиты фиксируются 70<sup>0</sup> спиртом и подвергаются обработке выше описанными методами – покраска, обезвоживание, просветление и помещение в канадский бальзам под покровное стекло. Это лишь один из многих существующих подходов в изучении загрязнённости водной среды свободноживущими формами гельминтов. Подобных методов существует много. Каждый из них по-своему успешен при изучении возбудителей конкретных нозоформ и потому избираются в соответствии с поставленными задачами.

Промежуточных, дополнительных и резервуарных хозяев собирают и исследуют всегда с учетом конкретных условий и в связи с параллельным изучением возбудителей соответствующих гельминтозов.

Планктонных беспозвоночных в выбранных водоёмах собирают сачком. Для сбора донных обитателей используют сачки, драги, дночерпатели – любой другой прибор, принятый в практике гидробиологии. Почвенные беспозвоночные – олигохеты, наземные моллюски могут собираться вручную, но, чаще, - с помощью приборов, используемых в почвоведческой практике для изучения верхних горизонтов почвы. Например, для сбора и одновременного учета численности мелких видов наземных моллюсков, промежуточных хозяев протостронгилидных нематод, использовался круглый почвенный нож, сделанный из стальной трубы. Его диаметр равен 10 см, площадь почвенного керна равна 1 дм<sup>2</sup>, высота керна – 20 см. Такой объём почвенной пробы позволяет определять численность наземных моллюсков и других беспозвоночных, обитающих в верхнем горизонте почвы (Фёдоров, 1962). С помощью подобного ножа можно собирать пробы олигохет, орибатидных клещей, коллембол. После взятия пробы, последняя доставляется в лабораторию, где разделяется послойно на отдельные части, из

которых упомянутые беспозвоночные изгоняются с помощью термрэклектора, а моллюски выбираются с использованием налобной лупы 2- 4 кратного увеличения. Термозеклектор – воронка из белой жести диаметром в широкой части 30 см и высотой – 50 см. Воронка укрепляется в вертикальном положении на штативе. В её верхней части положена сетка из марли, натянутой на проволочный круг, а в нижней, узкой части, подставляется стакан. Термозеклектор с исследуемой пробой почвы ставится либо на солнце в дневное время летом, либо – под сильную электролампу. Под действием света и жары беспозвоночные уходят в воронку и попадают в стакан. Здесь их легко собрать и подсчитать.

Эти методы широко используются специалистами, изучающими экологию педобионтов, обитателей поверхности почвы. Их также с успехом можно использовать для гельминтологических целей, так как они позволяют не только собирать почвенных обитателей, но и учитывать их численность, что в сочетании с показателями их зараженности личиночными формами гельминтов даёт хорошие возможности получать удовлетворительные оценки эпизоотической ситуации по многим гельминтозам. Подобных методов существует довольно много. Они хорошо описаны в выше приведённых источниках, а также по орибатидным клещам – у Г.М.Булановой-Захваткиной (1967) и по почвенным насекомым – у Б.Е.Райкова и М.Н.Римского-Корсакова (1994).

Все эти беспозвоночные, моллюски, водные и наземные, олигохеты, ракообразные, почвенные орибатидные клещи и насекомые собираются для того, чтобы быть исследованными в целях выяснения их зараженности личиночными формами гельминтов, развивающихся и инвазионных. Основным методом их исследования является компрессия. Их раздавливают между двумя толстыми стёклами и просматривают с применением

оптических средств, таких, как налобная лупа  $2^x - 4^x$  кратного увеличения, бинокляр типа МБС-9, микроскопа типа Биолам и т.п. Для компрессии лучше применять стандартный компрессорий для трихинеллоскопии. Он обладает пронумерованными квадратными насечками, которые позволяют учитывать число исследованных проб для учета зараженности исследуемых объектов. Во всех случаях обнаруженные паразиты подсчитываются с определением показателей экстенсивности инвазии хозяев личинками и обилия последних.

Более крупные животные, рыбы, амфибии, микромаммалии, являющиеся дополнительными или резервуарными хозяевами гельминтов, отлавливаются в местах их обитания обычными методами, принятыми в практике зоологических исследований. Рыбы отлавливаются сачками, ставными сетями, вершами или с помощью бредней с ячейками разных размеров в зависимости от того, рыбы каких размеров должны быть пойманы. Наилучшие результаты получаются при изучении мелкоразмерных рыб туводных форм. Обычно размеры их тела не превышают 50 – 70 мм, возраст – 1 – 1+ лет. Это – те формы, которые еще не совершают миграций из мест их выклева. Их зараженность личиночными формами гельминтов является местной.

Амфибии обычно отлавливаются в водоёмах гидробиологическими сачками или собираются вне водоёма на суше. В последнем случае лучшим способом их отлова и учета численности являются ловчие канавки глубиной 70 – 100 мм и длиной до 15 – 20 метров с врытыми близ их концов жестяными конусами диаметром 15 – 20 см. и глубиной – до 70 см.

Микромаммалии, мышевидные грызуны и мелкие насекомоядные млекопитающие, отлавливаются с помощью упомянутых ловчих канавок с конусами или плашками Геро. Оба ловчих средства устанавливаются в местах обитания этих

животных и регулярно проверяются (обычно 1 раз в сутки). Во время проверок пойманные животные собираются, учитываются и доставляются в лабораторию для последующего изучения.

Исследования рыб, амфибий и мелких млекопитающих на их зараженность личиночными формами гельминтов осуществляются чаще всего компрессорным методом. В этих случаях изучению подвергаются те их ткани и органы, в которых ожидается обнаружение этих личинок – метацеркарий трематод, лярвоцист цестод, личинок нематод и др. Методов изучения таких животных много. Они опубликованы в разных работах. Подобные рекомендации приведены в книгах Б.М.Мазурмовича «Паразитические черви амфибий»(1951), Г.А.Котельникова «Гельминтологические исследования животных и окружающей среды» (1984), С.А.Беэра, Ю.В.Беляковой, Е.Г.Сидорова «Методы изучения промежуточных хозяев возбудителя описторхоза» (1987).

Найденные во время вскрытий личиночные формы гельминтов фиксируются выше отмеченными методами иногда с прокраской уксуснокислым кармином или импрегнацией серебром и подсчитываются с получением показателей экстенсивности инвазии (ЭИ) у исследованных животных и интенсивности инвазии (ИИ, обилия паразитов у зараженных особей).

### 3.2.3. Исследование инвазированности животных паразитическими членистоногими

Членистоногие представляют собой самостоятельный блок паразитических организмов, оказывающих многофакторное воздействие на своих хозяев. Среди них значительная часть видов - эктопаразиты, значительно меньшая часть – эндопаразиты. Соответственно, различаются и методы диагностики вызываемых ими поражений хозяев.

Блок паразитических членистоногих, имеющих медико-ветеринарное значение, включает временных паразитов, которые либо периодически нападают на хозяина для кровососания или для личиночного метаморфоза, и постоянных паразитов, пребывающих на теле хозяина всю свою жизнь во всех стадиях своего развития. К числу первых следует отнести паразитиформных клещей – иксодовых, аргасовых, гамазовых, а также зоофильных мух, клопов, кровососов группы гнуса, блох и лярвальных паразитов - вольфартову муху и оводов. К числу вторых относят акариформных клещей, вшей и пухоедов, а также ряд видов мух-кровососок. Методы исследования каждой из этих групп варьируют в зависимости от возможностей их регистрации на теле основного хозяина или прокормителей или во внешней среде.

Паразитиформные клещи на теле пораженных ими хозяев учитываются прижизненно путём регулярного осмотра домашних животных в хозяйствах, где регистрируются эти клещи и передаваемые ими заболевания. Осматриваются или все животные данного стада или при отсутствии такой возможности – выборочные группы по 10 – 15 голов каждого вида (коров, лошадей, овец и др.). При осмотре животных заметными являются преимущественно имагинальные формы клещей, реже – нимфы и личинки. Основное внимание следует обращать на места наиболее вероятного присасывания паразитов – у крупного рогатого скота это – вымя, пах, промежность, перианальная зона и корень хвоста, гениталии, шея, подгрудок, плечи, наружная и внутренняя поверхности бёдер, основания ушных раковин и вокруг глаз. При обильном заклещевлении их часто находят и на других участках тела. У лошадей клещи, прежде всего, присасываются в основании гривы, на шее, подгрудке, в подчелюстном пространстве, на холке, у основания ушных раковин, в паховых складках и на гениталиях, у корня хвоста, на вымени и др. У других животных клещи регистрируются в основном в тех же местах с некоторыми

индивидуальными вариациями. У птиц персидские клещи чаще всего регистрируются на аптериях под крыльями.

В целях выявления возможностей поражения животных и людей паразитиформными клещами, последних следует искать не только на теле исследуемых хозяев, но и в окружающей среде – под досками полов в помещениях, где они содержатся; под отставшей штукатуркой глинобитных стен сараев и дувалов; в норах грызунов, на траве и кустарниках, произрастающих в зоне скотных дворов, кошар, птичников, выгульных площадок и выпасов. Особое внимание следует уделять заклещевлённости прокормителей, заселяющих эти территории – рептилий, мышевидных грызунов, насекомоядных и более крупных животных - зайцев, местных лисиц и других хищников и т.д.

В ходе всех этих исследований необходимо обязательно учитывать видовой состав членистоногих, их пространственное распределение и численность. В последнем случае допускаются глазомерные оценки, такие, как «редко», «мало», «средне», «много» с ремаркой, что подразумевается в каждом конкретном случае.

С крупных животных клещей снимают руками (в резиновых перчатках!). При этом чтобы не повредить клеща, впившегося своим хоботком в ткани животного, надо осторожно оттянуть его на спинную сторону и отделить от тела животного. Во многих случаях это не удаётся, поэтому рекомендуют смазать впившихся клещей вазелином, и они самостоятельно отпадут. Здесь важно лишь проследить, чтобы они не упали на почву и не потерялись в мусоре под ногами. Собираемые клещи не должны быть повреждены, иначе это затруднит определение их видовой принадлежности. Кроме того, операция по сбору клещей болезненна для осматриваемого животного; оно становится беспокойным и даже буйным. В местах присасывания паразита остаётся долго незаживающая ранка. В целях соблюдения правил безопасности исследователя животное следует прочно



зафиксировать. У животного снизу закрепляется белое полотнище, а места, где закрепились клещи, обильно смазываются растительным маслом или вазелином. Отпавшие членистоногие собираются в нижней части полотнища, где их легко найти, собрать и подсчитать.

Мелкие животные, играющие роль прокормителей личинок, нимф и магинальных форм некоторых видов, отлавливают с помощью ловчих канавок с конусами, как описано выше. Это обеспечивает сбор и учет живых зверьков. При сборе их умерщвляют и помещают в мешочки из плотной ткани. Когда умерщвлённые зверьки остывают, эктопаразиты стремятся покинуть их тело. В мешочках же они сохраняются. Многие из них остаются на теле. В таких случаях их вычесывают с помощью зубных щеток. Таким способом собираются все эктопаразиты – иксодовые и аргасовые клещи, гамазиды, вши и блохи. Все они должны быть зафиксированы 70<sup>0</sup> спиртом или сохранены живыми для последующих экспериментов, в том числе установления их зараженности возбудителями трансмиссивных заболеваний. (Кучерук, 1964; Кучерук и Коренберг, 1964).

Кроме тела отловленных животных-прокормителей, клещей собирают с растительности, из-под лесного листового опада и в гнездах прокормителей. На траве пастбищ и мелких кустарниках клещей собирают методом флажкования. Для этого используют флажок из белой ткани (полотенечный материал) размером 1мХ 0,5 м. На одной стороне флажка вшивается палка, к которой подвязывается длинный шнур. Флажок протягивается по траве и кустам определённо, учитываемое, пространство. Клещи с травы и кустов переходят на ткань флажка, где их легко найти собрать и учесть. Точно также клещи собираются с поверхности почвы и листового опада. Сбор и учеты клещей флажкованием лучше проводить в утренние и предвечерние часы – время их наибольшей активности.

В гнездовых камерах и подстилках клещей находят с помощью описанного выше термоэлектратора. Для этого разрывают норы грызунов и собирают материал из их гнездовых камер, помещают в мешочки из плотной ткани и доставляют в лабораторию. Здесь этот материал помещается на сетку термоэлектратора и выставляется или на жаркое солнце, или под сильную электролампу. Все нидиколы – гамазовые клещи, личинки и нимфы клещей, личинки и имаго блох уходят из этого материала и попадают в подставленный стаканчик под прибором. Здесь их легко найти, дифференцировать по видам и произвести учет численности.

Собранных клещей исследуют на зараженность возбудителями трансмиссивных заболеваний. Для этого клещей (лучше – крупных) вскрывают и делают мазки из их гемолимфы и слюнных желёз, гонад и фиксируют так, как это делается с мазками крови, как это описано выше. Затем мазки окрашивают специальными красителями (по - Романовскому, например) и микроскопируют (Крылов, 1994).

Клещей можно культивировать для последующих экспериментов – получения их личинок и нимф, заражения возбудителями и т.д. Для этого самок клещей помещают в бактериологические пробирки, дно которых наливается вода, отделяемая от остального пространства пористой перегородкой (пробка, пенополиуретан и др.) Клещей помещают в сухую часть пробирки и закрывают ватной пробкой. Пробирку ставят вертикально. Клещи в таких пробирках сохраняются живыми достаточно долго и могут откладывать яйца с выводением личинок и нимф.

Численность членистоногих в детрите из гнездовых камер измеряется числом их особей на единицу веса детрита. Численность клещей, учитываемых флажками, определяется на маршрутах, прокладываемых в запланированных местах. Их длина должна быть не менее 500 метров, до 1 км и даже - до 2500

м. Клещей учитывают на остановках каждые 10 метров. Можно учитывать по флаго-часам, беря за единицу учета один флаго-час (Жмаева, Земская, Шлугер, 1964; Жмаева и Пионтовская, 1964; Земская, 1964).

Собранные клещи фиксируются в 70<sup>0</sup> спирте, в котором и хранятся. Их нимфы и личинки, а также мелкие формы гамазовых клещей, вши, блохи изучаются на тотальных препаратах. Лучшей средой для них является жидкость Фора-Берлезе. Её состав: в банку ёмкостью 500 мл, закрывающейся плотной резиновой пробкой, помещают 30 г сухого гуммиарабика и заливают 50 мл дистиллированной воды. После растворения гуммиарабика в него добавляют 250 г хлоралгидрата и 20 г глицерина. Смесь ставят в термостат до полного растворения хлоралгидрата. Полученный раствор фильтруют через стеклянную вату один или два раза. Тотальный препарат готовят путём помещения членистоногого в каплю этой жидкости под покрывное стекло с гнётом. Паразитов, хранящихся в спирте, помещают в мелкие пробирки с этикетками с соответствующим содержанием и хранят залитыми спиртом в герметично закрытых банках.

Другие членистоногие, относящиеся к категории временно нападающих на сельскохозяйственных животных или временно использующих их для своего метаморфоза, исследуются главным образом методами, принятыми в энтомологической практике. Это – отлов лётных форм насекомых, скапливающихся вокруг животных на выгульных площадках и в помещениях. Для этого используется энтомологический сачок. Он шьётся из бязи в форме мешка диаметром 40 – 50 см и длиной 35 – 50 см. Его открытая сторона пришивается к обручу из толстой проволоки сечением 3 мм и крепится к палке длиной до 1,5. Облов производится посредством взмахов сачком вокруг животного, «кошением». Считается нормой – 100 взмахов. Пойманные насекомые помещаются в морилки, заправленные энтомоцидными препаратами – серным эфиром, хлороформом, дихлофосом и др.

Морилка – стеклянная посуда ёмкостью до 500 – 1000 мл, герметично закрывающаяся. Для лучшей сохранности насекомых в морилку помещают гидрофильное вещество или фильтровальную бумагу, которые вбирают лишнюю влагу и насекомые остаются сухими.

Затравленные таким способом насекомые раскладываются на тонкий слой ваты на так называемых, «матрасиках». Последние представляют собой конверты из плотной бумаги с подогнутыми краями и зарывающимся клапаном. В конверт помещают слой ваты толщиной около 0,5 см. Размер матрасика – примерно 70 x 150 мм. Насекомые, уложенные на вату матрасика, снабжаются этикеткой с соответствующим содержанием. В таком виде они могут храниться годами, передаваться специалистам для определения их видового состава.

Среди пойманных таким способом насекомых встречаются зоофильные виды, кровососущие мухи и ведущие паразитический образ жизни в лярвальных стадиях их развития – мухи-сакофагиды, вольфартова муха, оводы. Учет этих насекомых лучше проводить в дневные часы при солнечной погоде в период наибольшей активности зоофильных мух и слепней. Это же время благоприятно для учета численности мошек. Для учета численности мокрецов надо выбирать тихую безветренную погоду (Петрищева, 1964- а и б; Сафьянова, 1964).

Пораженность животных личиночными формами насекомых определяется по клиническим показателям. Гиподерматоз – по наличию гиподерматозных желваков на спинной стороне тела коров, которые легко нащупываются при пальпации тела животных. В других случаях – ранние стадии развития гиподерм, носоглоточные оводы диагностируются серологическими методами, которые позволяют установить наличие в организме исследуемых животных антител к личинкам соответствующих видов насекомых – вольфартовых мух, носоглоточных и желудочных оводов, ранних стадий развития

гиподерм (Марченко и др., 1991; Марченко и Марченко, 1994; Марченко, 1997).

Гамазовые клещи и клопы (*Cimex lectularius*), как правило, приходят на тело животных (преимущественно птиц) в ночные часы, а в дневные скрываются в укромных местах – в гнездовой подстилке, щелях пола и стен и даже могут уходить на сравнительно отдалённые расстояния. Особенно часто так поступает куриный клещ *Dermanissus gallinae*. В этой связи исследователь должен своё основное внимание обратить на подобные места в целях обнаружения в них клещей. При этом осматриваются щели, трещины пола, стен клеток, насесты, гнёзда и т.д. С твёрдых предметов клещей сметают кисточкой. Лучше всего в таких случаях пользоваться бритвенным помазком или зубными щетками. Вместе с мусором их сметают на чистую белую бумагу, на которой клещи хорошо видны и где их легко отделить от мусора птичьим пером и зафиксировать в 70° спирте после подсчитывания. Мусор под клетками, материал гнёзд собирают, взвешивают и помещают в термоэлектрор. Численность клещей определяется либо на единицу веса мусора, либо – на единицу площади очищенного пространства. Во время этой работы следует помнить, что дерманиссы – очень подвижные клещики и быстро разбегаются потревоженные исследователем.

Фиксированные спиртом клещи могут сохраняться очень долго в герметично закрытых банках. Исследовать их надо в тотальных препаратах помещенными в капле жидкости Фора-Берлеза под покровное стекло. Это исследование следует делать под контролем специалиста по этой группе членистоногих, потому что в мусоре птичников, как и любых других помещений, где содержатся животные, могут быть встречены много видов гамазид, из которых большая часть видов – нидиколы, имеющие лишь относительное отношение к паразитизму.

В ночные часы заклещевлённость птиц усиливается. В таких случаях их исследуют. Для этого птиц помещают в бязевый мешок и доставляют в лабораторию, где производят их очесывание на поверхность дна белой эмалированной кюветы. Особо внимание следует обращать на основание гребня, вокруг глаз, на аптерии под крыльями. Присосавшихся клещей собирают с помощью тонкоконечного (глазного) пинцета, бегающих сметают кисточкой или собирают ваткой, смоченной спиртом.

Описанными способами собираются не только гамазиды, но и тироглифоидные клещи, и бродячие формы краснотелковых клещей.

Постоянные паразиты – акариформные клещи, вши и пухоеды проводят на теле хозяина всю свою жизнь во всех стадиях своего развития. В месте их паразитирования, как при наружной локализации, так и в тканях кожных покровов образуются пораженные участки в форме расчесов и струпьев. Диагностика таких паразитозов связана, прежде всего, с обнаружением пораженных мест. Они хорошо заметны как проплешины в шерстном покрове, избулюющие затвердевшими корочками и расчесами. Их тщательно изучают с помощью налобной лупы 2- 4 кратного увеличения, кисточкой сметают с них псороптов и хориоптов на черный лист бумаги. Но лучше делать соскобы с помощью скальпеля или шпателем на пограничной части струпьев. Соскобы делают до полного очищения тела, до появления капелек сукровицы или крови. Снятые чешуйки – кусочки высохшей крови и тканей, микроскопируют *in vivo* для обнаружения в них клещей. У лошадей такие обработки производят в области перианальной зоны, в складках верхней части шеи, в подчелюстной зоне, на внутренней поверхности ушей, на вымени у кобыл, у жеребцов – на мошонке и внутренней поверхности бёдер близ промежности. У овец подобные струнья образуются в глубоких складках шеи,

вокруг глаз, на внутренней поверхности ушных раковин, в районе промежности, на мошонке валушков и вымени маток.

Взятые соскобы помещают в чашки Петри, в которых их легко рассмотреть и изучить содержание. Клешики хорошо заметны на черном фоне, если чашку Петри поставить на черную фотобумагу или копировальную бумагу. Кроме того, существует еще несколько специальных методов обработки соскобов, позволяющие выделить клещей от мешающих материалов.

Из мелких клещей акариформной группы, а также гамазовых, мелких иксодид, вшей, блох, власоедов и пухоедов можно приготовить тотальные препараты. Для этого, как уже отмечалось выше, их фиксируют 70<sup>0</sup> спиртом и помещают на предметное стекло в каплю жидкости Фора-Берлезе и покрывают покровным стеклом с гнётом. Хлоралгидрат и глицерин, входящие в состав этой жидкости, обладают сильным просветляющим действием и размягчают жесткий хитиновый покров членистоногих. Это обеспечивает просветление объектов. В результате все, даже очень мелкие детали на поверхности их тела, становится хорошо видимым и это облегчает их морфологическое изучение и определение видовой принадлежности. Численность клещей и других обитателей поверхности тела животных с трудом поддаётся анализу, но возможна, если за основу принять определённые меры измерения, например, единицу площади поверхности исследованного тела и др.

Демадециды и листрофорида, паразитируя на теле теплокровных хозяев, локализуются в волосяных сумках и сальных железах, где образуют колонии и вызывают патологии кожи в форме пустул. Отсюда, диагностика демодекозов у собак, кошек и людей сводится к обнаружению таких воспалённых участков и взятию их содержимого. Собранные пробы обрабатываются 10% раствором натриевой щелочи (NaOH),

помещаются в капле жидкости Фора-Берлезе под покрывное стекло и микроскопируются.

Членистоногие, паразитирующие во внутренних органах – гамазовые клещи семейств Rhynonissida, паразиты носовых полостей певчих птиц, и Entonissidae, паразиты лёгких млекопитающих и птиц, пятиустки (Linguatulida), выявляются только при посмертных вскрытиях животных, чаще всего, когда проводят полные гельминтологические вскрытия павших или забитых животных. Методы их обнаружения те же, что и при изучении гельминтозов.

Таким образом, после проведения всех этих диагностических работ, исследователь получает в своё распоряжение информацию о видовом составе паразитических организмов и о состоянии инвазированности ими популяций животных в учитываемых условиях, то есть – об этиологии многих паразитарных болезней, свойственных этим животным на конкретных территориях или в отдельных хозяйствах в зависимости от их географического положения, климатических условий местности, характера хозяйственной деятельности человека и т.д. Эта информация отражает: 1. Видовой состав возбудителей, 2. Их распределение по видам исследуемых животных, 3. Связь с определёнными местообитаниями, 4. Частоту встречаемости отдельных возбудителей (или их многовидовых совокупностей) среди особей исследуемых выборок из популяций животных, 5. Обилие отдельных видов паразитов у зараженных ими особей хозяев. Вся эта информация отражается в показателях экстенсивности инвазии (ЭИ), **индексах обилия паразитов определённой видовой принадлежности и их определённой жизненной формы**, встреченных у исследованных животных. В работах исследователей часто используются два показателя, характеризующих **обилие** паразитов - **интенсивность инвазии (ИИ)** – среднеарифметическое число паразитов, приходящееся на



одно **инвазированное** животное, и **индекс обилия** – среднеарифметическое число паразитов из **общего числа исследованных** особей.

Все эти показатели должны быть подвержены статистической оценке, которая позволит показать закономерный характер исследуемой эпизоотической ситуации, её изменчивость и динамизм в зависимости от характера заданных условий. Как осуществляется такая статистическая оценка данных, будет показано в следующей главе.

### **Проверь себя**

1. Определение понятий: экстенсивность инвазии, интенсивность инвазии, индекс обилия.
2. Методы выявления и сбора членистоногих.
3. Методы исследования внешней среды и промежуточных хозяев при гельминтозах.
4. Методы прижизненной и посмертной диагностики гельминтозов дефинитивных хозяев.
5. Диагностика протозоозов.

## **4. КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА ИНВАЗИРОВАННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ХОЗЯЕВ ПАРАЗИТАМИ**

### **4.1. Общие вопросы. Решение фаунистических задач.**

#### **Количественные методы качественных характеристик паразитарных систем**

Паразитология в силу специфики исследуемого предмета до сих пор сохранила описательный характер. Но к настоящему времени назрела необходимость в привлечении к анализу получаемых данных более точных количественных методов математического аппарата. Математика имеет дело с отвлеченными постулатами, потому она до сих пор находится за пределами понимания предметно мыслящих паразитологов. Необходимость математизации биологии и, в частности, паразитологии, очевидна. Математика методически обогащает исследователей, переориентирует их мышление с предметноописательного уровня на дедуктивно-аналитический и позволяет увидеть функциональные связи в изучаемых явлениях, осуществлять интегрированный подход в работе. Именно математизация меняет ориентиры в исследовательской работе паразитологов; предметом их изучения становятся не столько отдельные виды паразитических организмов или описания фаунистических комплексов, сколько экологическая оценка их жизненных циклов, их взаимодействие с многокомпонентными системами, в которых паразитические организмы функционально связаны со многими хозяевами различных категорий. Количественные и интеграционные методы позволяют представить такие системы как целое.

В математике также появилась тенденция сближения с предметными науками, развития её прикладных форм. Этому

способствуют бурное развитие кибернетики, вычислительной техники, появление непрерывно совершенствующихся персональных компьютеров, постоянное совершенствование методов программирования. Всё это расширяет возможности паразитологии в целом и эпизоотологии инвазионных болезней – в частности (Смирнов, 1963; Акчурин и др., 1968; Ньюберг, 1968; Рашевский, 1968а, б; Ляпунов, 1968; Любищев, 1969 а, б; Гинзбург, 1975; Ляпунов и Багриновская, 1975; van Keulen, 1974; Kadlubowski, 1961).

Сферы применения математических методов в биологии вообще и в паразитологии – в частности достаточно разнообразны – это изучение фаунистических комплексов и распределения паразитов в популяциях их хозяев, факторов, формирующих систему паразит-хозяин, раскрытие экологических факторов, определяющих устойчивость паразитарных систем и их изменчивость, математическое моделирование, позволяющее осуществлять интегрированный подход в изучении систем и предсказывать их изменчивость и, наконец, изучение таксономии паразитических организмов (Маслов, 1963; Смирнов, 1963; Плохинский, 1970; Jones and Tan, 1971; Майр, 1971; Sokal and Sneth, 1963, 1973; Фёдоров, Ласкин, 1980; Фёдоров, 1986; Гагарин, 1968; Рокицкий, 1974; Филиппченко, 1978).

Изучение фауны паразитических организмов прежде всего связано с описанием их видового состава и сравнением полученных данных у разных хозяев, а также выявлением факторов, определяющих различия между ними.

Неравномерность встречаемости паразитов в фаунистических комплексах разных популяций хозяев известна достаточно хорошо широкому кругу специалистов. Г.К.Петрушеский и М.Г.Петрушевская (1960), решая задачу по «выявлению зависимости между количеством вскрытых экземпляров данного вида рыб и количеством обнаруженных

видов паразитов», увидели в этом четко выраженную систему, в которой небольшое число доминирующих видов встречается значительно чаще субдоминантов и, тем более, редких видов. Соответственно, чтобы встретить доминирующие виды, поражающие от 60 до 100% особей исследуемой популяции хозяина, достаточно небольшого числа вскрытий. Вероятность же обнаружения более редких видов возрастает с увеличением числа вскрытий. В то же время следует учитывать и то, что это зависит от многих факторов: возраста исследуемых хозяев, сезона года, особенностей размещения рыб в акватории исследуемого водоёма и т.д.

Для определения достоверности встречаемости разных видов паразитов в популяции хозяина авторы предлагают выполнять статистическую оценку показателей с определением доверительного интервала доли зараженных животных-хозяев. Этот метод достаточно хорошо известен исследователям и отражен во многих руководствах по биометрии (Плохинский, 1961; Фёдоров, Ласкин, 1980). Более подробно мы рассмотрим его несколько позже. Здесь же остановимся на методе, предложенном Н.И.Плохинским (1961). Этот автор предлагает определять число вскрытий хозяев, необходимое для встречи, хотя бы одной особи паразита, в зависимости от вероятности встречи этого вида. Это несложно сделать, используя предложенную им формулу:

$$C = \frac{\lg(1 - p_t)}{\lg(1 - p_x)}, \quad (1)$$

где  $C$  – вычисляемое значение числа исследуемых особей хозяина, в котором можно обнаружить, хотя бы одну особь, инвазированную данным видом паразита, вероятность обнаружения которого равна  $p_x$  (экстенсивность инвазии хозяина данным видом паразита, выраженная в долях единицы);  $p_t$  –

заданная вероятность доверительного уровня ( $P = 0,95, 0,99$  или  $0,999$ ).

Паразитология пока не располагает специфическим математическим аппаратом, свойственным только этой науке, что позволило бы ей решать свои задачи на достоверном уровне. Однако подобные математические методы хорошо разработаны в других биологических науках, откуда их можно заимствовать и с успехом применять в паразитологических исследованиях. Из таких работ можно назвать, например, книгу П.Грейг-Смита (1967) «Количественная экология растений». Она переведена на русский язык и хорошо известна российским исследователям, геоботаникам. Это первое в мировой литературе руководство по применению математических методов при описании растительных сообществ. Во многих отношениях эта работа имеет много общего с описанием фаунистических комплексов паразитических организмов, потому изучение и применение некоторых методов, рекомендуемых этим автором, может оказаться полезным паразитологам.

Существует много источников, освещающих количественные методы оценок фаунистического состава ценозов, которые могут быть использованы и в паразитологии (Sokal and Sneth, 1963; Sneth and Sokal, 1973). Во многих из них рекомендуется использовать для оценки сходств и различий в таксономии и фаунистике индекс Жаккара, которым пользуются уже давно многие зоогеографы, геоботаники, зоологи. Этот индекс легко высчитывается по формуле:

$$E_{jk} = \frac{n_j n_k 100}{[n(n_j + n_k) - n_j n_k]}, \quad (2)$$

показывающей меру сходства двух сравниваемых выборок **j** и **k** (или таксонов, сравниваемых по серии определительных признаков), обладающих **n** числом признаков, общих для обеих

выборок (например, число общих видов паразитов). Кроме того, каждая из сравниваемых выборок обладает признаками, свойственными только каждой из них –  $n_j$  и  $n_k$ . И.В.Меркушева (1975) предлагает использовать в гельминтологии для сравнения фаунистических комплексов выборок из популяций хозяев разных видов несколько индексов.

1. *Индекс доминирования*. Он предложен В.Н.Беклемишевым (1961) и определяется как **доля обилия исследуемого вида по отношению к суммарному обилию всех сравниваемых между собой видов в изучаемой выборке (фаунистическом комплексе паразитов данного хозяина)**. Это отношение можно представить в формуле:

$$D = \frac{n_i 100\%}{\sum W - n_i}, \quad (3)$$

где **D** – индекс доминирования;  $n_i$  – обилие паразита **i** –го вида в данном фаунистическом комплексе;  $\sum W$  – сумма показателей обилия прочих видов. Это индекс доминирования по обилию паразитов в данном фаунистическом комплексе. Но может быть также индекс доминирования по частоте встречаемости. Показателем частоты встречаемости является **экстенсивность инвазии** как отношение числа инвазированных особей данным видом паразита к общему числу вскрытых особей, то есть величине данной выборки:

$$P_{\text{част}} = \frac{n_k \bullet 100\%}{N}, \quad (4)$$

где  $n_k$  – число особей хозяев, инвазированных паразитом **k**-го вида; **N** – размеры выборки, общее число вскрытых особей хозяина;  $P_{\text{част}}$  – показатель экстенсивности инвазии паразитом **k** –го вида. Естественно, наибольший показатель экстенсивности в

данном многовидовом фаунистическом комплексе является показателем доминирования по отношению к другим видам с меньшими значениями экстенсивности.

2. *Индекс прокормления.* Этот индекс широко используется акарологами в связи с разным уровнем численности клещей на хозяевах-прокормителях в связи с разным уровнем численности последних. Он предложен Н.Г.Олсуфьевым (1963) для оценки численности иксодовых клещей на теле прокормителей и характеризует отношение среднего индекса обилия этих паразитов за заданный отрезок времени, умноженный на численность прокормителей на 100 ловушко-суток и делённое на показатель длительности питания клещей на хозяине. Для личинок это 3 дня, для нимф – 5.

3. *Индекс фаунистического сходства.* Это коэффициент Жаккара, позволяющий сравнить два фаунистических комплекса, свойственных двум популяциям хозяев по числу выявленных у них паразитов. Его можно вычислять как по формуле (4) так и по несколько упрощенной формуле, применяемой геоботаниками:

$$K = \frac{n_c \bullet 100}{(n_a + n_b) - n_c}, \quad (5)$$

где  $n_c$  — число видов паразитов, общих для обеих сравниваемых популяций хозяев;  $n_a$  — число видов в популяции «а»,  $n_b$  — то же в популяции «б».

Этот же индекс можно высчитать более точно с учетом численности паразитических червей по формуле:

$$K_{ab} = \frac{\sum C_{\min} \bullet 100}{(N_a + N_b) - \sum C_{\min}}, \quad (6)$$

где  $\sum C_{\min}$  – сумма минимальных значений зараженности всеми видами паразитов в обеих сравниваемых популяциях хозяев;  $N_a$  и  $N_b$  — суммы особей гельминтов, соответственно, обнаруженных в «а» и «b» популяциях хозяев.

Фаунистические комплексы разных популяций хозяев, обитающих в разных экологических, заведомо известных условиях: разных географических зонах, регионах, биотопах, хозяйствах и т.д., — сравнивают между собой и определяют меру достоверности их разностей при заданном уровне доверительной вероятности ( $P = 0,95; 0,99$  или  $0,999$ ), что позволяет с помощью индексов с полной достоверностью определить значение этих условий для формирования фаунистического состава паразитов в обитающих в них популяциях хозяев.

#### 4.2. Статистическая оценка показателей инвазированности популяций хозяев

До сих пор большинство паразитологов и, прежде всего, гельминтологи для оценки меры инвазированности исследуемых популяций хозяев пользуются двумя показателями — **экстенсивности и интенсивности инвазии**. Первая – единица, характеризующая частоту встречаемости данного вида паразита в исследуемом фаунистическом комплексе данногоб – хозяина. Она определяется по формуле (4). Вторая – среднеарифметический показатель числа паразитов данного вида, приходящийся на одну **зараженную** особь хозяина. Его получают как отношение суммы особей  $i$ -го паразита к числу особей хозяев, зараженных,  $i$ -м паразитом:

$$I_{инв} = \frac{\sum x_i}{n_i} . \quad (7)$$



Многие годы эти единицы измерения поражённости хозяев гельминтами удовлетворяли исследователей, выполнявших работу на уровне регистрации фауны паразитов. К.И. Скрябин и Р.С.Шульц (1927), пользуясь этими показателями, попытались даже осуществить биоценотическую оценку многовидовых совокупностей гельминтов у отдельных хозяев. Они предложили делать это с помощью так называемого **гельминтоценотического индекса**. По этому поводу академик К.И.Скрябин писал следующее: «Сборы паразитических червей, полученные методом полных гельминтологических вскрытий, дали возможность не только описывать виды, характерные для того или иного вида хозяина, но и изучать гельминтологические сообщества – гельминтоценозы, зональное распределение паразитических червей в тех или иных системах органов разных хозяев и зависимость тех или иных гельминтозов от времени года (по месяцам), что, в свою очередь, может пролить свет на вопрос о продолжительности жизни некоторых видов гельминтов». И далее: «Существенно, прежде всего, выявить для каждого животного данного географического района свой специфичный гельминтоценотический индекс, чтобы уловить не только качественное разнообразие инвазирующих их гельминтов, но и установить их количественные взаимоотношения, выразив их формулой, которой определяется в основных чертах гельминтоз данного хозяина» (1962).

Действительно, такой индекс был ими разработан для оценки фауны гельминтов изучаемого хозяина на момент исследования. Этот индекс включает в себя ряд показателей. В их число входит количество исследованных особей хозяина, также показатель, характеризующий качественный состав паразитических червей и учитывающий систематическое положение найденных видов с учетом их положения в основных таксонах – классе, семействе, роде и виде. Кроме того, учитывают также частоту обнаружения паразитов, выраженную

в процентах, и число обнаруженных гельминтов отдельно по систематическим единицам. Она характеризует интенсивность инвазии, выраженную средним числом обнаруженных червей у **одного зараженного** хозяина. Все эти количественные данные авторы предлагают объединять в особый показатель – **гельминтоценотический индекс (ГЦИ)**, с помощью которого, по выражению авторов, «весь грандиозный мир паразитических червей, представляющийся большинству в виде бесконечных списков родовых и видовых названий форм, свойственных тому или иному животному, уложится в рамки определённой биологической системы, приобретёт всё более интересные контуры, выкристаллизуется в своеобразные формулы, чтение и расшифровка которых может иметь весьма большое значение для вопросов общебиологического порядка» (1962).

В качестве примера авторы приводят следующий гельминтоценотический индекс подземных горнорабочих Донбасса, по данным 25-й Союзной гельминтологической экспедиции 1925 г.:

$$\frac{5389Tr.tr.22,8Asc.3,9Hym.1,6Tsg.0,7}{(27,7 - 25,5)12}$$

Эта формула составлена из следующих элементов гельминтоценотического индекса:

1) 5389 – число горнорабочих Донбасса, исследованных в гельминтологическом отношении;

2) Tr.tr. 22,8; Asc.3,9; Hym.1,6; Tsg. 0,7 – указывают на качественный и количественный (экстенсивность инвазии в процентах) состав паразитических червей, выявленных у этих рабочих;

Tr.tr. – *Trichocephalus trichiurus*, Asc – *Ascaris lumbricoides*,  
Нум. – *Hymenolepis nana*, Tsg – *Taeniarhynchus saginatus*...и т.д.  
– всего 12 видов;

3) 27,7 – процент найденных у рабочих гельминтозных единиц;

4) 25,5 – суммарный процент инвазированности;

5) 12 – общее число видов выявленных гельминтов.

Эти индексы в том или ином виде используются большинством гельминтологов-фаунистов в качестве основных единиц оценки зараженности исследуемых хозяев паразитическими червями. Естественно, они могут быть использованы также специалистами, изучающими паразитов иной природы – протозоологами, акарологами и энтомологами. Индексы в достаточной мере удовлетворительно могут характеризовать: 1. Фаунистические паразитарные комплексы, показывая их качественное состояние; 2. Количественно характеризовать долю пораженных особей изучаемой популяции хозяина.

В последние годы появились новые задачи, требующие углублённого экологического анализа, направленного на выявление причин и закономерностей развития процессов, определяющих не столько констатируемое состояние паразитарного статуса исследуемой популяции хозяина, сколько раскрытие его изменчивости во времени и пространстве. Такого рода задачи возникают перед исследователями, когда они приходят к необходимости изучать паразитов и их хозяев как целостную систему. В таких случаях ГЦИ К.И.Скрябина и Р.С.Шульца (1927) оказываются слишком статичными, не позволяющими достоверно характеризовать инвазированность хозяина паразитами с охватом её дисперстности и учета меры

надёжности при описании соответствующих закономерностей. Отсюда, исследователь не имеет возможности делать сколько-нибудь достоверные выводы из сравнения разных индексов – основной путь познания экологических закономерностей, определяющих становление и динамику паразитофауны изучаемого хозяина, и особенно – показателей его инвазированности в целом и отдельными видами паразитов.

На этот недостаток обратили внимание Г.Л. и М.Г. Петрушевские (1960), которые, основываясь на опыте изучения паразитофауны рыб, поставили вопрос о необходимости такого подхода в анализе собранных материалов, который позволил бы не только достоверно характеризовать фаунистический состав паразитов, но и показать степень пораженности ими исследуемой популяции хозяина. Чтобы избежать ошибок в выводах, они рекомендуют проводить статистический анализ показателей **экстенсивности инвазии** с определением их ошибок, учета показателей достоверности данных. При изучении **обилия** паразитических организмов, обнаруживаемых у каждой отдельной особи хозяина, они рекомендуют пользоваться не показателем **интенсивности инвазии**, а **индексом обилия**. Этот показатель предложен В.Н.Беклемишевым (1961). Он характеризует **среднее число особей (паразитов) данного вида или группы видов, приходящееся на единицу учета, то есть – на общее число вскрытых особей хозяина данного вида**. Его можно определить по формуле:

$$I_{об} = \frac{\sum x_i}{N}, \quad (8)$$

где  $I_{об}$  – искомый индекс обилия;  $\sum x_i$  – сумма особей паразита  $i$ -го вида;

$N$  – общее число вскрытых особей исследуемой популяции хозяина.

Необходимость глубокого количественного анализа паразитологических материалов, их статистического осмысливания, назрела давно, особенно в связи с переходом исследователей-паразитологов на популяционный уровень изучения паразитарных систем. Только правильная количественная оценка данных позволит раскрыть закономерный характер соотношений показателей экстенсивности инвазии и обилия паразитов, динамики численности популяций паразитических организмов и факторов, их определяющих. Всё это даст возможность раскрыть глубинные закономерности, определяющие эпизоотические процессы при любой паразитарной нозоформе и выявить механизмы их саморегуляции. Исследования в этом направлении позволят качественно и количественно оценить характер взаимодействий в системе «паразит-хозяин» что, в свою очередь, позволит перейти к следующей ступени познания и, с одной стороны, определить рычаги управления этими процессами, с другой — используя методы математического моделирования, познать закономерности формирования паразитарных систем и их эволюции.

Процесс математизации как закономерный этап в развитии всякой естественно-научной дисциплины и, в частности, паразитологии только начинается. Применение математических методов связано с разного рода оценками паразито-хозяинных отношений на популяционном уровне, оценками частоты встречаемости и численности паразитов в популяциях их хозяев. С математической точки зрения, численность того или иного вида паразитов, оцениваемая по наличию того или иного числа их особей в популяции хозяина определённого вида, всегда является случайной величиной. Для оценки случайных величин в теории вероятности необходимо учитывать следующие параметры: **математическое ожидание обилия паразитов, дисперсия данных и тип частотного распределения.**

В паразитологии математическому ожиданию, характеризующему численность паразитов в популяции хозяина, соответствует **индекс обилия**, отраженный в формуле (8). **Дисперсия** как показатель меры изменчивости случайной величины отражается в величине ошибки средней. **Тип распределения – отражение закономерности, определяющей изменчивость вероятности появления отдельных частных значений случайных величин, то есть – того или иного числа паразитов данного вида в одной особи исследуемой популяции хозяина.**

Многие исследователи изучали типы распределений на разных объектах. Несмотря на различия природы этих объектов, они во многих случаях приходили к единым моделям, характеризующим тип распределения их объектов в определённых условиях.

С.И. Блисс и Р. Фишер (Bliss & Fischer, 1953), Брасс (Brass, 1958), анализируя ряд частотных моделей распределения (клещей на листьях растений, вшей – на головах заключённых), пришли к выводу, что паразитологические материалы, характеризующие обилие паразитов в популяции хозяина, весьма часто соответствуют модели **негативно-биномиального частотного распределения Р. Фишера (1941).**

Уиллиамс (Williams, 1964), ссылаясь на ряд примеров, рекомендует применять в паразитологических исследованиях логсерийное распределение, также разработанное Р. Фишером (Fischer и др., 1943). Но такой подход к анализу паразитологических материалов оказался некорректным, так как в нём не учитывается так называемый нулевой член распределения (число особей хозяев, неинвазированных паразитами).

Ряд исследователей осуществили попытки построить оригинальные модели заражения хозяев паразитами. Подобные работы выполнили Г.М.Толлис и М.Р.Лейтон (Tollis &

Leiton, 1969), которые построили математическую модель, описывающую инвазированность популяции дефинитивного хозяина имагинальной партипопуляцией паразитических червей. В соответствии с этой моделью они установили, что изменения некоторых параметров модели часто приводят к хорошему соответствию эмпирических данных, характеризующих зараженность хозяев гельминтами, негативно-биномиальному частотному распределению.

Одна из первых моделей паразитарной системы построена Х.Д. Крофтоном (Crofton, 1971a, b), который пришел к выводу, что в большинстве случаев при оценке паразитарных материалов может применяться модель негативно-биномиального частотного распределения. Его модель основана на учете реактивности организма хозяина при внедрении в него разного числа паразитов.

Наш отечественный специалист К.А.Бреев (1968a, b, 1972) показал, что негативно-биномиальное частотное распределение хорошо моделирует распределение разных видов паразитов (ремнецов – в популяции карасей, подкожных оводов – в популяции коров, клещей – в популяции полёвок) в их хозяевах, потому может с успехом применяться при анализе данных популяционной экологии паразитов. На этой идее основана разработанная им формула функциональной связи между показателями экстенсивности инвазии и индекса обилия паразитов, а также построена реальная модель такой связи по материалам инвазированности крупного рогатого скота личинками подкожного овода, которая позволяет определить численность паразитов по показателям процентов зараженных ими животных.

Линда Пенниквик (L.Penniquick, 1971) применила модель негативно-биномиального распределения паразитов при изучении экологических особенностей паразитарной системы на

примере трёхиглой колюшки, зараженной некоторыми видами гельминтов.

Е.Я.Фрисман с соавторами (1972, 1975) на примере гельминтов мышевидных грызунов провели исследование логической структуры совокупного действия разнообразных факторов, приводящих к модели негативно-биномиального распределения паразитических червей в популяциях их хозяев. Справедливость этой модели, особенно в отношении доминирующих видов паразитов в многовидовых паразитарных комплексах, подтверждена на материалах по фауне паразитических червей многих видов мышевидных грызунов в автохтонных очагах Забайкалья и других участков зоны строительства Байкало-Амурской магистрали (Фёдоров, 1986,1996).

Такого рода примерами изобилует современная паразитологическая литература. Все они подтверждают правильность идеи о необходимости использования объективных методов в паразитологических исследованиях, ибо только с их помощью можно раскрыть закономерный характер эпизоотических процессов при инвазионных болезнях и показать механизмы их саморегуляции.

Один из самых простых подобных методов является статистическая оценка паразитологических материалов. Уже накоплен достаточный опыт, показывающий, что инвазированность хозяев многими видами гельминтов и паразитических членистоногих, особенно доминирующими и субдоминирующими видами, адекватна теоретической модели негативного бинома. Редкие и очень редкие виды более адекватны модели Пуассона, описывающей редкие события. В то же время следует отметить, что нередко отмеченная адекватность этим моделям нарушается. Причины тому во многом пока неясны, и потому необходимы дальнейшие углублённые исследования характера паразито-хозяйинных



отношений на популяционном уровне, которые позволят определить, какие еще математические модели могут быть применены как адекватно отражающие отношения в системе паразит-хозяин.

Подобного рода попытки осуществлены Н.Г.Хайрстоном (Hairstoune, 1965), а также Нёселом и Хиршем (Nesel & Hirsch, 1973) на примере математического моделирования развития шистозом и инвазирования ими человека. Эти авторы показали, что получается чрезвычайно сложная модель, поскольку она объединяет действие очень многих факторов и параметров, совокупное действие которых формирует паразито-хозяинную систему как целое. Именно это ставит перед исследователями ряд правил, которые необходимо соблюдать при сборе исходного научного материала.

Приступая к сбору исходных паразитологических материалов, исследователь должен четко представлять общие цели, суть поставленных задач и объём выполняемой работы. Следует принять все меры к тому, чтобы собираемый материал достаточно полно соответствовал поставленным целям. В том числе он должен четко соответствовать естественному состоянию изучаемой паразитарной системы. Это достигается в полной мере, если исследователь принимает во внимание:

- достаточен ли объём исследуемой выборки (общее число вскрытых животных);
- вся ли популяция данного вида паразита инвазирует популяцию хозяина в момент исследования;
- если не вся, то какая её часть попала в поле зрения исследователя и какая норма изменчивости свойственна изучаемым данным (Бреев, 1976).

Вопрос о достаточном размере изучаемой выборки не прост. Он не предполагает однозначного ответа. Например, М.Г. и Г.К. Петрушевские (1960) справедливо считали, что размер

исследуемой выборки числа хозяев при условии соблюдения её репрезентативности определяется прежде всего частотой встречаемости в ней соответствующих видов паразитов, которые встречаются весьма неравномерно, варьируя в широких пределах от доминирующих и субдоминирующих видов до редко встречаемых и даже единично регистрируемых. Задача же паразитологических исследований не ограничивается одной лишь регистрацией отдельных видов паразитов в исследуемых паразитарных совокупностях. Перед исследователем стоят и другие задачи:

а) получение сопоставимых показателей численности разных видов паразитов в изучаемой популяции хозяина;

б) определение характера и степени влияния паразитов на организм хозяина как функция их численности;

в) изучение уровня численности как видовой особенности паразита данного вида и определяющих её факторов;

г) изучение динамики численности паразитов под влиянием регулирующих её факторов.

Важно предусмотреть, что любая выборка, совокупность особей популяции исследуемого хозяина всегда неоднозначна, так как включает в себя разных особей, отличающихся по многим индивидуальным особенностям: полу, возрасту, времени и месту обитания и т.д. Это значит, что в ходе анализа собираемых данных эта выборка будет дробиться по этим признакам, распадаться на малочисленные доли, что обязательно будет приводить к сокращению вероятности обнаружения в них отдельных видов паразитов в соответствии с частотой их встречаемости в общей совокупности. Это значит, что репрезентативность каждой такой доли будет сокращаться по мере вычленения отдельных групп особей из общей

совокупности. Это ставит исследователя перед необходимостью использования специальных приёмов по ходу статистического анализа данных, характеризующих как выборку в целом, так и её отдельных групп.

#### **4.3. Алгоритмы вычислений показателей экстенсивности инвазий**

Приступая к статистической обработке любых эмпирических материалов, в том числе и паразитологических, необходимо принять во внимание, что все первичные данные должны всегда носить случайный характер или быть рандоминальными (от английского слова random – взятый наугад). Статистическая обработка данных заключается в том, чтобы эмпирические материалы были приведены в соответствие с определённой теоретической моделью, адекватно соответствующей природе исследуемых данных.

Рассмотрим, с какими типами наиболее широко известных распределений случайных величин встречаются паразитологи при изучении паразитарных систем. Одним из таких распределений числа инвазированных особей хозяина данным видом паразита на фоне общего числа исследованных является биномиальное распределение. Для этого распределения характерна альтернативная схема изменчивости изучаемого явления, в нашем случае – числа инвазированных особей или их доли от общего числа вскрытий. Принципы и закономерности этого распределения описаны во многих руководствах по вариационной статистике (Плохинский, 1961; Урбах, 1964; Лакин, 1968; Стентон Гланц, 1999).

Согласно теории вероятности, распределение вероятностей какой-либо случайной величины представляет собой сочетание возможных значений этой величины и задаётся функцией распределения или плотностью вероятности. Эти вероятности

всегда изменчивы, и их изменчивость всегда носит случайный характер (Бреев, 1972).

Изучая отношения между паразитами и хозяевами, мы исследуем события, которые заключаются в том, что определённое число особей паразитов находят себе приют в отдельных особях их хозяев. Из этого складывается процесс становления паразитарной системы. Вероятность каждого такого события, определяемая совокупным действием многих факторов, лишь в редких случаях остаётся постоянной в пределах определённого множества (общей совокупности особей исследуемой популяции хозяина). В большинстве случаев вероятности событий изменчивы и их изменчивость представляет собой основу теоретической модели распределения.

Выше мы показали, что основными единицами оценки зараженности хозяев паразитическими организмами служат показатели доли инвазированных особей от общего числа испытаний или экстенсивность инвазии и среднее число паразитов, приходящееся на одну особь хозяина их числа всех исследованных или индекс обилия инвазии. Статистическая оценка этих единиц измерения сводится к определению их исходных параметров и показателей изменчивости, на основе которых несложно определить их теоретические (генеральные) значения. Рассмотрим технику этих вычислений.

Экстенсивность инвазии характеризует частоту встречаемости паразитов данного вида (класса, семейства, рода) в исследуемой выборке из популяции хозяина. Это – доля особей хозяина, инвазированных данным видом паразита. Обычно этот показатель выражается в процентах к общему числу исследованных особей хозяина, но может быть представлен и в долях единицы как показатель вероятности заражения хозяина данным видом паразита. Он определяется по формуле (4). Как уже отмечено, это случайная величина, которая характеризует

некоторое усреднённое значение частоты встречаемости данного вида паразита в исследуемой выборке. Естественно, ей свойственна определённая норма изменчивости. Она проявляется в величине её дисперсии или среднеквадратическом отклонении ( $S^2$ ), которая определяется как произведение двух вероятностей – совершения события ( $p$ ) и несвершения события ( $q$ ) или  $S^2 = pq$ , которую можно преобразовать как выражение:

$$S = \sqrt{pq} \text{ или, поскольку } q = 100 - p, - \text{ как}$$

$$S = \sqrt{p(100 - p)} \quad (9)$$

Зная величину изменчивости показателя экстенсивности инвазии ( $p$ ), несложно определить величину её статистической ошибки по формуле

$$m_p = \frac{S_p}{\sqrt{N}}, \text{ которую можно изобразить}$$

$$\text{также как } m_p = \sqrt{\frac{S_p}{N}} \quad (10)$$

В этих формулах  $p$  – эмпирическое значение экстенсивности инвазии в процентах к общему числу исследованных особей хозяина ( $N$ );  $q$  – доля особей данной выборки, незараженных данным паразитом или  $q = 100 - p$ .

Зная величину ошибки исследуемой доли (экстенсивности инвазии), легко определить величину генеральной доли по формуле:

$$P_x = p \pm t m_p, \quad (11)$$

в которой  $P_x$  – одно из возможных (минимальное или максимальное) значений генеральной доли;  $p$  – эмпирическое значение доли в процентах;  $t$  – один из показателей критерия Стьюдента, который определяется по специальной таблице в зависимости от избираемого уровня доверительной вероятности –  $P \geq 0,95 - 0,999$ .

Таким образом, вычисления, выполненные по этим формулам, позволяют определить все основные статистические параметры экстенсивности инвазии, их изменчивость с учетом достоверности в пределах избранных значений доверительной вероятности. По этим параметрам достоверности можно судить о закономерном характере процессов, определяющих формирование паразитарной системы. Эти закономерности выявляются при сравнении данных, полученных при разных, заведомо формулируемых условиях. Во многих случаях вследствие определённого размаха доверительного интервала – максимального и минимального значений генеральной доли, различия эмпирических сравниваемых данных могут оказаться или очень малыми, ниже достоверного уровня при заданных условиях доверительной вероятности, либо очень большими на достоверном уровне. Достоверность различий между генеральными долями разных выборок определяется с помощью показателей ошибок их разности и критерия достоверности их различий. Ошибка разностей ( $M_{dif}$ ) определяется по формуле:

$$M_{dif} = \sqrt{m_1^2 + m_2^2}, \quad (12)$$

где  $m_1$  и  $m_2$  – значения ошибок инвазии 1-й и 2-й выборок, полученных при разных заведомо известных условиях. Критерий достоверности различий ( $t_{dif}$ ) определяется по формуле:

$$t_{dif} = \frac{d}{M_{dif}}, \quad (13)$$

где  $d=p_1-p_2$ , а  $p_1$  и  $p_2$  – показатели экстенсивности сравниваемых 1 –й и 2-й выборок. Полученные значения критерия достоверности ( $t_{dif}$ ) сравнивают с табличными значениями критерия Стьюдента при разных уровнях доверительной вероятности и данном числе степеней свободы, которая определяется как  $k = N_1 + N_2 - 2$ .

Для удобства формулы (12) и (13) можно объединить, и тогда

получим следующее выражение:

$$t_{dif} = \frac{p_1 - p_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} \quad (14)$$

Зная генеральную долю зараженности хозяина паразитом данного вида, вычисленную по формулам (4) и (11), легко вычислить ту минимальную численность выборки из популяции хозяина данного вида, в которой гарантируется встреча хотя бы одной особи паразита нужного вида по ранее приведённой нами формуле (1) Н.А.Плохинского (1961).

#### **4.4. Алгоритмы вычислений показателей обилия паразитов**

Прежде чем приступить к статистической оценке любых совокупностей случайных величин (переменных), необходимо определить тип частотного распределения, теоретическую модель распределения, которой в наибольшей мере соответствует исследуемый эмпирический материал. Как уже отмечено, вопросами частотных распределений занимается один из важнейших разделов математики – теория вероятностей. Согласно этой теории, «распределение случайной величины есть совокупность вероятностей появления отдельных частных значений этой случайной величины» (Корн, Корн, 1970). Это значит, что любая изучаемая выборка может быть представлена

как совокупность её частных значений. В нашем случае, общее число выявленных паразитов может быть разделено на совокупность частных значений обилия паразитов, найденных у отдельных особей хозяев.

Пусть число паразитов у отдельных особей хозяев будет представлено величиной «х». Тогда её можно будет представить в виде ряда значений или частотного ряда:

Число паразитов в одной особи хозяина	X	0	1	2	3	...	i
Число хозяев с данным числом паразитов (частоты)	F	f <sub>0</sub>	f <sub>1</sub>	f <sub>2</sub>	f <sub>3</sub>	...	f <sub>i</sub>
Вероятности встреч хозяев с данным числом паразитов	P	p <sub>0</sub>	p <sub>1</sub>	p <sub>2</sub>	p <sub>3</sub>	...	p <sub>i</sub>

Вероятность встречи хозяев с данным числом паразитов (p) выражается отношением частоты встречаемости хозяев (f<sub>i</sub>) к общему числу испытаний, числу исследованных особей хозяина или объёму всей выборки –  $N = \sum f_i$ . Это значит, что объём всей исследованной выборки равен сумме всех частот, а вероятность встречи каждого числа паразитов определяется отношением:

$$p_i = \frac{f_i}{N}.$$

При этом сумма всех вероятностей данного ряда равна 1.

Рассмотрим конкретный пример подобного частотного ряда данных. В Средне-Колымском районе Якутии в 1962 г. было исследовано 522 экз. естественной популяции красных полёвок. Часть из них оказалась инвазированной цистицерками цестоды



*Taenia mustelae*, взрослые формы которых паразитируют у обитающих здесь же горностаев. У разных особей этих полёвок было найдено разное число цистицерков – от 0 до 4, и потому их можно разложить в последовательный частотный ряд, как это отражено в таблице 1.

Таблица 1

Частотный ряд распределения цистицерков *Taenia mustelae*, инвазирующих красных полёвок в Средне-Колымском районе Якутии в 1962г.

	I	$i_0$	$i_1$	$i_2$	$i_3$	$i_4$
Число цистицерков у одной полёвки	$x_i$	0	1	2	3	4
Частота встречаемости цистицерков	$f_i$	474	36	7	2	3
Вероятности встреч цистицерков	$p_i$	0,908	0,069	0,0134	0,004	0,006

Такие распределения часто наблюдаются при инвазировании хозяев паразитическими червями, клещами (иксодидами, аргасидами, гамазовыми), вшами и пухоедами. Данные по инвазированности хозяев простейшими нуждаются в специальных методах статистической оценки. Пока же они не разработаны. В связи с этим мы будем рассматривать примеры инвазированности хозяев гельминтами и членистоногими.

Частотные распределения, подобные рассмотренному примеру, относятся к категории распределений дискретных величин, так как число паразитов, обнаруживаемых у одного хозяина, всегда представляет собой целое. Подобные данные часто адекватны модели негативно-биномиального распределения, что следует подтверждать определёнными расчетами. С.И. Блисс и Р.Фишер (1953), К.А.Бреев (1972), К.П.Фёдоров и Б.Ф.Ласкин (1980) определяли меру соответствия

исследуемых эмпирических данных ожидаемой теоретической модели по критерию Пирсона или ( $\chi^2$  – хи-квадрат). Гипотеза о том, что между распределением эмпирических данных и теоретической моделью имеются существенные различия, не может быть отвергнута, если критерий Пирсона, вычисленный по эмпирическим данным и приведённый в сравнение с теоретической моделью, превышает 5%. Этот процент определяется по специальной таблице, называемой «Процентные точки Пирсона», отражающей вычисленные значения критерия  $\chi^2$ .

Хорошее соответствие наблюдается очень часто, но нередко и нарушения таких соответствий по разным причинам. Например, причиной такого нарушения может стать гетерогенность исследуемой популяции хозяина, которая становится причиной слишком большого размаха инвазированности разных особей хозяина данным видом паразита. В том числе среди относительно равномерно инвазируемых особей нередко регистрируются таковые, зараженные очень большим числом паразитов (гиперинвазированные). В то же время можно отметить, что модель негативного бинома, или распределение Паскаля, очень часто адекватна эмпирическим данным зараженности хозяев паразитами разных видов, особенно если таковые относятся к категории доминантных и субдоминантных на фоне остальных, более редко регистрируемых в многовидовых паразитарных совокупностях одного вида хозяина.

Негативно-биномиальная модель изначально может быть выражена следующим соотношением вероятностей заражения хозяина паразитом:

$$(q-p)^{-k}, \quad (15)$$

которое можно представить также как  $\frac{1}{(q-p)^k}$ , где  $p$  – вероятность осуществления изучаемого события (заражение

хозяина паразитом), а  $q$ - ?вероятность его неосуществления. Иначе говоря,  $(q - p) = 1$ , а  $q = 1 + p$ .

Распределение оценивается по двум параметрам: математическому ожиданию, которое мы обозначаем как  $\bar{x}$ , и экспонентой  $k$ , которая сама по себе положительна, но в формуле (15) она приведена с отрицательным знаком, чтобы избежать дробной обратной величины.

Математическое ожидание в паразитологической литературе известно, как **индекс обилия**. Этот показатель предложен В.Н.Беклемишевым (1961) в противовес другому, ранее нами рассмотренному показателю **интенсивности инвазии** (7) К.И.Скрябина и Р.С.Шульца (1927). Последний с математической точки зрения не является в достаточной мере корректным, так как в нём не предусмотрено использование нулевого члена распределения, то есть число особей хозяев, неинвазированных данным видом паразита.

Индекс обилия – среднее число паразитов исследуемого вида, приходящееся на одну особь исследуемой выборки из популяции хозяина. Он получается при делении суммы всех паразитов, найденных у зараженных хозяев данной выборки, на объём этой выборки или общее число исследованных особей ( $N$ ). Этот индекс ( $I_{об}$ ) нами представлен отношением (8), но в данном случае его можно также представить, как выражение:

$$\bar{x} = \frac{\sum f_i x_i}{N} \quad (16)$$

Выражение (15) может быть разложено как бином. Для более удобного разложения этого распределения можно воспользоваться также другими обозначениями, приняв  $(q + p) = 1$ , из которого выводятся уравнения:

$$q = (1 - p) \text{ и } p = \frac{k}{k + \bar{x}}, \quad (17)$$

а формула приобретает вид:

$$p^k (1-q)^{-k}.$$

Это выражение может быть разложено в степенной ряд:

$$p^k (1-q)^{-k} = p^k + pkq + p^k \frac{k(k+1)q^2}{2!} + p^k \frac{k(k+1)(k+2)q^3}{3!} + \dots$$

$$\dots + p^k \frac{k(k+1)(k+2)\dots(k+n-1)q^n}{n!}, \quad (18)$$

где  $n$  – число классов распределения (в нашем случае это число групп особей хозяина, у которых найдено одинаковое число паразитов).

Анализ и техника выполнения расчетов по разложению (18) и вычислению основных параметров негативно-биномиального распределения подробно рассмотрены в работах К.И.Блисса и Р.Фишера (1953), К.А.Бреева (1972) и К.П.Фёдорова и Б.Ф.Ласкина (1980). В них анализируются конкретные примеры, иллюстрирующие распределение почвенных насекомых в пробах субстрата, числа растений - на контрольных площадках, эктопаразитов - в волосяных покровах людей, гельминтов - в популяциях их хозяев, личинок подкожного овода ?- в стадах крупного рогатого скота в хозяйствах Ленинградской области, т.д. В том числе К.А.Бреев (1972) проанализировал распределение личинок 3-й стадии подкожного овода на спинах пораженных ими коров, ремнецов *Ligula intestinalis* в брюшных полостях карасей, иксодовых клещей на теле мышевидных грызунов и др. И всюду им показано хорошее соответствие этих эмпирических данных теоретической модели негативного бинома или распределения Паскаля.

Прежде чем приступить к статистической оценке данных, отражающих зараженность исследуемой популяции хозяина, например, гельминтами данного вида, следует определить основные статистические параметры этой популяции. К ним относят математическое ожидание  $\bar{x}$ , его ошибку  $m_{\bar{x}}$ , выборочную дисперсию или дисперсию  $S^2$ , экспоненту негативного бинома ( $k$ ) и её ошибку  $m_k$ . На их основании производят вычисления теоретического ряда вероятностей распределения паразитов по классам хозяев  $P_x$  и определяют теоретические, ожидаемые, частоты  $F_x$  по каждому из этих классов. Это даст возможность определить значение  $\chi^2$ , которая даст возможность определить, как меру соответствия исследуемых эмпирических частот теоретической модели. Ниже приводится порядок осуществления этих вычислительных работ. Сначала следует составить таблицу по следующему образцу (табл.2).

Таблица 2

Показатели, отражающие заражаемость популяции хозяина

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$x$	$F$	$x^2$	$fx$	$fx^2$	$A_x$	$P_x$	$F_x$	$f_x - F_x$	$(f_x - F_x)^2$
0	$f_0$	0	0	0	$N \cdot f_0$	$\frac{f_0}{N}$	$P_0 N$	$f_0 - F_0$	$(f_0 - F_0)^2$
1	$f_1$	1	$f_1$	$f_1$	$A_0 \cdot f_1$	$\frac{f_1}{N}$	$P_1 N$	$f_1 - F_1$	$(f_1 - F_1)^2$
2	$f_2$	4	$2f_2$	$4f_2$	$A_1 \cdot f_2$	$\frac{f_2}{N}$	$P_2 N$	$f_2 - F_2$	$(f_2 - F_2)^2$
...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
$z$	$f_z$	$z^2$	$zf_z$	$z^2 f_z$	$A_{z-1} \cdot f_z$	$\frac{f_z}{N}$	$P_z N$	$f_z - F_z$	$(f_z - F_z)^2$
$\Sigma$	$\Sigma f_{0-z}$		$\Sigma fx$	$\Sigma fx^2$	$\chi^2 = \Sigma \frac{(f_x - F_x)^2}{F_x}$				

В эту таблицу вносят все основные данные. В колонку 1( $x$ ) – классы численностей паразитов, найденных у одного хозяина в количестве  $0,1,2,\dots,z$  их особей. При этом  $z$  – общее число классов. В колонке 2 помещают частоты соответствующих классов или число особей хозяина, у которых найдено данное число паразитов( $f$ ). В колонку 3 вносят квадраты классов ( $x^2$ ). В колонку 4 -? произведения частот на соответствующие значения классов ( $fx$ ). В колонку 5 вносятся произведения частот на квадраты показателей соответствующих классов ( $fx^2$ ). В колонку 6 вносятся накопленные частоты ( $A_x$ ). В колонку 7 вносят теоретические показатели вероятности ( $P_x$ ). В колонку 8 – теоретические показатели частот ( $F_x$ ). В колонку 9 записывают разности эмпирических и теоретических частот ( $f_x - F_x$ ), в колонке 10 – квадраты этих разностей ( $f_x - F_x$ )<sup>2</sup>. В колонке 11 – отношения квадратов этих разностей к показателям теоретических частот. Сумма этих отношений является искомой

величиной:

$$\chi^2 = \sum \frac{(f_x - F_x)^2}{F_x} \quad (19)$$

Математическое ожидание ( $\bar{x}$ ) определяют, как среднеарифметическое значение общего числа паразитов, найденных у зараженных хозяев, произведение ( $\sum f_i x_i$ ) есть общее число собранных паразитов в данной выборке. В.Н.Беклемишев (1961) предложил эту величину именовать индексом обилия.

Математическое ожидание может быть использовано лишь как условная единица оценки числа паразитов у одной условной особи хозяина. Её смысловое содержание значительно возрастает, когда её числовое значение приводится в сравнение с зараженностью хозяев и плотностью их популяции, оцениваемой как среднее число особей на единицу площади осваиваемых ими биотопов, особенно в сочетании с конкретными значениями других параметров исследуемой модели распределения.

Вычисление экспоненты  $k$  сопряжено с определёнными сложностями и подбором методов вычислений. При ручной обработке данных с использованием простых калькуляторов в ходе обработки сравнительно небольших выборок можно пользоваться методом моментов, отраженный в формуле:

$$\bar{k} = \frac{\bar{x}^2}{S^2 - \bar{x}} \quad (20)$$

В этой формуле вариансу ( $S^2$ ) вычисляют по формуле (21), которая строится из параметров, отраженных в таблице 2:

$$S^2 = \frac{\sum f_i x_i^2 - \frac{(\sum f_i x_i)^2}{N}}{N - 1} \quad (21)$$

Достоверность полученного значения ( $\bar{k}$ ) зависит от соотношения показателей матожидания и дисперсии. Она равна 90% и более, если соблюдается следующее неравенство:  $\frac{\bar{k}}{\bar{x}} \geq 0$  при малых выборках и  $\bar{k} \geq 13$  – при больших. При промежуточных размерах выборок должно быть справедливым следующее неравенство:

$$\frac{(\bar{k} + \bar{x})(\bar{k} + 2)}{\bar{x}} \geq 15 \text{ (Anskomb, 1950)}. \quad (22)$$

Если все эти условия не соблюдаются, то ищут другие методы вычисления экспоненты  $k$ . В частности, используют метод пропорции нулевого члена. Его применимость доказывается соблюдением следующего неравенства:

$$(\bar{x} + 0,17)\left(\frac{f_0}{N} - 0,32\right) \geq 0,2 \quad (23)$$

где  $f_0$  – нулевой член вариационного ряда исследуемой выборки или число незараженных особей данной популяции хозяина. Если неравенство (23) справедливо, то прибегают к решению формулы:

$$k_{i+1} = \frac{\lg \frac{N}{f_0}}{\lg(1 + \frac{\bar{x}}{k_i})} \quad (24)$$

Эту формулу решают методом итерации – последовательного приближения серии значений  $k_i$ , пока не будет справедливым уравнение:

$$k_{i+1} - \lg(1 + \frac{\bar{x}}{k_j}) - \lg(\frac{N}{f_0}) \rightarrow 0 \quad (25)$$

Сначала находят значение  $\bar{k}$  по формуле (20) как исходную величину  $k_1$ . Каждое последующее значение  $k_2, k_3$  и так далее должно быть меньше предыдущего, пока не будут получены величины, равные до – 4-го знаков после запятой. Последнее значение можно использовать как истинное, то есть правильно отражающее меру дисперстности исследуемого вариационного ряда и математического ожидания.

В исследовательской работе чаще используют третий метод вычисления экспоненты  $k$  – метод максимального подобия, считающийся более универсальным. Но он более сложен по технике вычисления. Он также выполняется итеративно посредством решения уравнения:

$$\sum (\frac{A_{x_i}}{x_i + k_j}) = N \ln(1 + \frac{\bar{x}}{k_j}), \quad (26)$$

в котором  $j = 1, 2, 3$  и т.д., вычисленные значения  $k$ .

Причем уравнение (26) может быть представлено и в такой форме:

$$\sum (\frac{A_{x_i}}{x_i + k_j}) - N \ln(1 + \frac{\bar{x}}{k_j}) \rightarrow 0 \rightarrow z_j. \quad (27)$$

В обоих выражениях  $A_{x_i}$  – накопленные частоты (см. колонку 6 таблицы 2) для каждого класса частот. Они



получаются при выполнении следующих операций: пусть  $A_{x_0}$  есть общее число особей хозяев, у которых найдены изучаемые паразиты. Каждое последующее значение  $A_x$  равно предыдущему за минусом частоты соответствующего класса:

$$A_{x_0} = N - f_0, A_{x_1} = A_{x_0} - f_1, A_{x_2} = A_{x_1} - f_2, A_{x_3} = A_{x_2} - f_3 \dots$$

и так далее.

Таблица 3

Результаты вычисления экспоненты  $k$

Классы $X$	Накопленные частоты $A_x$	$\frac{A_{x_i}}{x_i + k_j}$					
		$k_1$	$k_2$	$k_3$	...	$k_j$	...
0	$A_{x_0}$						
1	$A_{x_1}$						
2	$A_{x_2}$						
...	...	...	...	...	...	...	...
N	$A_{x_n}$						
$\sum \frac{A_{x_i}}{x_i + k_j} \rightarrow$							
$N \ln(1 + \frac{\bar{x}}{k_j}) \rightarrow$							
$z_j$							

В качестве исходного значения  $k$  принимается то, что получают по формуле (20). Его, а также последующие вычисляемые значения этой экспоненты и значения  $x_i$  и  $A_{x_i}$

соответствующего класса подставляют в выражение  $\frac{A_{x_i}}{x_i + k_j}$ ,

решают его, а результаты заносят в таблицу 3. Туда же вносят показатели их суммы, результат решения правой части уравнения (26) и их разность, определяемую как

$$z = \sum \frac{A_{x_i}}{x_i + k_j} - N \ln(1 + \frac{\bar{x}}{k_j}).$$

Как и в предыдущем случае, вычисления экспоненты  $k$  ведут итеративно, как серию последовательных операций до тех пор, пока получаемые цифры не станут одинаковыми в 3–4-м знаках после запятой. Реже допускается сходство с различиями в 4-5-м знаках. Эти вычисления состоят из серии операций с

обоими выражениями уравнений (26) и (27):  $\frac{A_{x_i}}{x_i + k_j}$  и

$N \ln(1 + \frac{\bar{x}}{k_j})$  при разных значениях  $k_j$ . В ходе вычислений

значение  $k_2$  подбирают априорно в зависимости от величины  $z_1$

с таким расчетом, чтобы следующее значение  $z_2$  стало с обратным знаком. Если  $z_1$  положительна, то  $k_2$  должна быть больше  $k_1$  и, наоборот, если  $z_1$  отрицательна, то  $k_2$  должна быть меньше  $k_1$ . Последующие вычисления  $k$  происходит по формулам:

$$k_1 = k_{i-2} + \frac{(k_{i-1} - k_{i-2})z_{i-2}}{z_{i-2} - z_{i-1}}, \quad (28)$$

где  $i$  равна или больше 3,  $z_{i-1}$  отрицательно, а  $z_{i-2}$  положительно.

$$k_i = k_{i-1} + \frac{(k_{i-2} - k_{i-1})z_{i-1}}{z_{i-1} - z_{i-2}}, \quad (29)$$

если  $z_{i-2}$  отрицательно, а  $z_{i-1}$  положительно. Каждое последующее значение  $k$  вычисляют с таким расчетом, чтобы оно было между исходными значениями  $k_1$  и  $k_2$ , а  $z$  максимально приближалось к 0. При этом следует иметь в виду, что если обе величины  $z_{i-1}$  и  $z_{i-2}$  отрицательны, то в формулу (28) вместо  $z_{i-1}$  и  $k_{i-2}$  подставляют значения ближайшей величины  $z$  с положительным знаком и соответствующее ему значение  $k$ . Если обе величины  $z_{i-1}$  и  $z_{i-2}$  положительны, то в формулу (29) подставляются на места  $z_{i-1}$  и  $k_{i-2}$  значения ближайшей  $z$  с отрицательным знаком и соответствующее ему значение  $k$ . Таким образом, все рассмотренные вычисления выполняют до тех пор, пока значения  $k$  станут практически одинаковыми до 3-4-го знаков после запятой.

В результате выполненных вычислений будут найдены значения всех основных параметров, характеризующих численность паразитов в популяции изучаемого хозяина. Этими параметрами являются **математическое ожидание**, средний показатель числа паразитов данного вида в одной особи хозяина ( $\bar{x}$ ), его дисперсия ( $S^2$ ) и **параметр негативно-биномиального распределения (экспонента  $k$ )**. На их основе можно определить их ошибки, пользуясь формулами:

$$m_{\bar{x}} = \frac{S^2}{\sqrt{N}} - \text{ошибка математического ожидания.} \quad (30)$$

$$m_k = \sqrt{V_k} \text{ или } m_k = \sqrt{\frac{k_{j-2} - k_{j-1}}{z_{j-2} - z_{j-1}}} - \text{ошибка экспоненты } k. \quad (31)$$

В формуле (31) используют значения  $k$  и  $z$ , ближайшие к конечному результату, если вычисления производились методом максимального подобия. Если  $k$  вычислялась методом пропорции нулевого члена, то расчет его ошибки надо делать по формуле (32):

$$m_k = \sqrt{\frac{(1-R)^{-k} - 1 - kR}{N[-\ln(1-R) - R]^2}}, \quad (32)$$

где  $R = \frac{\bar{x}}{k + \bar{x}}$ .

После вычислений всех параметров негативно-биномиального распределения необходимо приступить к расчетам показателей теоретического ряда распределения, основываясь на уравнении разложения (18). Из этого разложения выводят показатели теоретических вероятностей ( $P_n$ ) по формулам:

$$\begin{aligned} P_0 &= p^k \text{ или} \\ \lg P_0 &= \lg pk, P_1 = P_0 kq, P_2 = \frac{P_1(k+1)q}{2}, P_3 = \frac{P_2(k+2)q}{3}, \\ P_4 &= \frac{P_3(k+3)}{4} \text{ и так далее } P_n = \frac{P_{n-1}(k+n-1)q}{n}. \end{aligned} \quad (33)$$

Исходное значение вероятности  $p$  определяют по формуле

$$(17): p = \frac{k}{k + \bar{x}}.$$

Результаты расчетов вносят в 7-ю колонку таблицы 2.

Известно, что вероятность совершения события определяют отношением частоты этого события к общему числу испытаний (в нашем случае это число исследованных хозяев в выборке). Это рассмотрено нами в материалах таблицы 1, из которых следует метод определения показателей теоретической вероятности для каждого класса распределения:

$$P_x = \frac{f_x}{N}. \quad (34)$$

Теоретические частоты – произведения показателей вероятности на число испытаний, что получают из преобразования уравнения (34):

$$F_x = P_x N.$$

Пользуясь результатами вычислений показателей теоретических вероятностей для каждого класса изучаемого частотного распределения, легко высчитать значения теоретических частот для этих классов:

$F_0 = P_0 N$ ,  $F_1 = P_1 N$ ,  $F_2 = P_2 N$  и так далее до конца частотного ряда. Все полученные значения теоретических частот вносят в колонку 8 таблицы 2. В колонках 9 и 10 размещают результаты последующих действий с полученными показателями частот – разности теоретических и эмпирических частот (9), квадраты этих разностей (10) и результаты деления последних на показатели теоретических частот (11). Суммируя показатели, отраженные в колонке 11, получают значение критерия Пирсона или  $\chi^2$ :

$$\chi^2 = \sum \frac{(f_x - F_x)^2}{F_x}. \quad (35)$$

Этот критерий является показателем различий между эмпирическими ( $f_x$ ) и теоретическими ( $F_x$ ) частотами. Чем меньше их разность, тем меньше отличается эмпирический ряд распределения от теоретического.

При получении этой суммы необходимо следовать так называемому «правилу пяти». Это значит, что суммировать следует не только данные в колонке 11, но и эмпирические (колонка 2) и теоретические (колонка 8) частоты. При этом в качестве целых величин остаются те, что превышают или равны цифре 5. Все остальные, если они меньше цифры 5, суммируют со следующими, пока не будут получены величины, равные или слегка превышающие цифру 5. В результате число классов сокращается и становится равным числу целых величин плюс классы, полученные в результате суммирований. Это даёт возможность определить число степеней свободы данного

частотного ряда. Этот показатель, обозначаемый буквой  $\nu$ , равен числу классов минус 2 параметра распределения негативного бинома плюс 1, или  $\nu = n - 2 + 1$ , где  $n$  – число классов данного частотного ряда. Мэру соответствия, исследуемого эмпирического частотного ряда, определяют по специальной таблице «Процентные точки Пирсона». Для этого полученную величину  $\chi^2$  надо найти в этой таблице, ориентируясь по показателю числа степеней свободы. Та колонка, в которой будет найдена эта или близкая ей величина, покажет на верхней горизонтальной строке процентные точки доверительной вероятности, в пределах которых эмпирические данные соответствуют теоретическим. Их значимость определяется показателями, превышающими 5%.

Рассмотренные нами алгоритмы вычислений основных параметров, количественно характеризующих состояние изучаемых паразитарных систем, преследуют главную цель: показать исследователю основные приёмы изучения данных, характеризующих обилие паразитов, обнаруженных в популяции исследуемого хозяина. Это тот приём, который позволяет увидеть в этих данных реализованную закономерность, отражающую состояние и изменчивость инвазированности популяции хозяина паразитом данного вида. Сравнение количественных показателей вычисленных параметров, полученных при разных заведомо определённых условиях, позволяет определить меру достоверности их разностей и тем самым выяснить, в какой мере они закономерны и как эти условия влияют на инвазирования хозяев паразитами соответствующего видового состава, а также на ход и успешность эпизоотических процессов

Анализ изменений параметров распределения паразитов при разной плотности их популяций в популяциях их хозяев способствует раскрытию естественных факторов, регулирующих эпизоотические процессы посредством влияния на движение

численности паразитов (Бреев, 1972, 1976). В то же время не следует забывать, что существуют определённые биологические механизмы, которые приводят к тому или иному виду распределения. Они могут быть раскрыты в сочетании с углублёнными экологическими исследованиями особенностей отношений паразитов со средой обитания и с хозяевами. Эти отношения оказывают определённое влияние на состояние и движение численности паразитических популяций в конкретной экологической обстановке. Например, существует несколько объяснений биологических механизмов, которые могут привести к негативно-биномиальной модели частотного распределения паразитов в популяциях их хозяев. В частности, считается, что хорошая сходимость эмпирических данных с теоретической моделью этого типа обеспечивается соблюдением таких условий:

1. Многократностью встреч хозяина данного вида с инвазионными формами паразитов. Каждая такая встреча случайна, но в совокупности они составляют закономерный процесс (Crofton, 1971).
2. Неслучайным характером распределения инвазионных форм паразитов в пространстве (вне зависимости от того, как развиваются последние – со сменой хозяев или без таковой). В результате гельминты как бы возвращаются к тем же хозяевам, которые их рассеивают в окружающей среде в форме инвазионного начала. Иначе говоря, здесь происходит внутрипопуляционное «самозаражение» (Фрисман и др., 1975).
3. Появлением новых условий, способствующих последующим заражениям хозяев. Например, поражение промежуточного хозяина меняет его поведение, обеспечивая тем самым заражение дефинитивного хозяина.
4. Снижение возможности реализации последующего заражения, например, в связи с усилением иммунных

реакций хозяина, которая может свести до минимума реинвазию паразитом того же вида.

5. Индивидуальной неравнозначностью отдельных особей данной популяции хозяина, отличающихся поведением, физиологическим состоянием, генетически обусловленной конституцией, резистентностью и т.д.

Ряд авторов считают последнее условие одним из основных, определяющих формирование перерасеянного распределения паразитов в популяции их хозяев. (Haukiasalmi, 1986, 1991). Есть много подтверждений правильности этого объяснения. Они показывают, что существует неравнозначность особей одной популяции хозяина в отношении заражаемости их паразитом данного вида. Это отражается на показателях агрегированности их распределения среди разных особей хозяев одной популяции. Именно это приводит к тому, что среди них, наряду с относительно равномерно поражаемыми появляются гиперинвазированные особи, что нередко приводит к нарушению соответствия эмпирических данных модели негативно-биномиального распределения.

В целом главная биологическая особенность распределения паразитов в популяциях их хозяев может быть сведена к разной взаимосвязи между случайными процессами в природе и факторами, определяющими численность как инвазионных форм паразитов, так и их хозяев.

Это распределение однотипно и графически изображается в форме ниспадающей кривой, отражающей снижение частот разных численностей паразитов в организме отдельных особей хозяев по мере увеличения их общего числа. Другим свойством этого распределения является его перерасеянность. Она проявляется в том, что его математическое ожидание (индекс обилия) всегда меньше дисперсии. При нормальном и биномиальном распределениях математическое ожидание всегда больше дисперсии. При распределении Пуассона математическое и



дисперсия равны. Перерасеянное распределение свойственно очень большому числу весьма разнообразных многоклеточных паразитов – от червей до членистоногих (Bliss & Fischer, 1953; Williams, 1964). Мера соответствия эмпирических данных теоретическому негативно-биномиальному распределению варьирует в очень широких пределах. Это оценивается по критерию  $\chi^2$  и процентным точкам Пирсона от 5% при максимальных показателях этого критерия до 99,9% при их минимальных значениях. Здесь важно учесть, насколько соблюдаются условия, обеспечивающие негативно-биномиальный характер распределения паразитов в популяциях их хозяев. Именно по этой причине хорошее соответствие эмпирических данных этой теоретической модели наблюдается, прежде всего, у первостепенных, доминантных и субдоминантных видов паразитов в многовидовых паразитарных совокупностях. По мере снижения показателей экстенсивности инвазии в ранжированном ряду видов в таких совокупностях, то есть по мере перехода от доминантного вида к второстепенным, редким и случайно регистрируемым видам, такая сходимость нарушается. Одновременно снижаются показатели матожидания (индекса обилия), дисперсии и индекса агрегированности, экспоненты распределения ( $k$ ), что связано со снижением репрезентативности данных, когда даже при работе с достаточно большими выборками сокращается вероятность регистрации каждого последующего вида паразита.

Это явление замечено многими исследователями. В частности, Ю.Л.Павлов и Е.П.Иешко (1986), исследуя вероятностные уравнения построенной ими математической модели распределения паразитов в популяциях хозяев, пришли к выводу, что, когда особи популяций хозяев неравнозначны в отношении заражаемости гельминтами данного вида, распределение последнего соответствует модели негативного бинома. При условии перманентного поступления инвазионных

форм паразитов в популяцию хозяина распределение сближается с моделью  $\gamma$ -распределения (гамма-распределение), если же особи в популяции хозяина равноценны по заражаемости, то наблюдается распределение Пуассона. Статистика обоих типов распределений приводится в специальных руководствах. В частности, статистика распределения Пуассона хорошо рассмотрена у Н.А. Плохинского (1961).

Таким образом, количественная оценка данных в паразитологических исследованиях позволяет выявить такую информацию, которую иными методами получить либо невозможно, либо это слишком трудоёмко и дорого.

Прежде всего, следует учесть, что становление паразито-хозяйинной системы складывается из процессов двойной природы — сочетания различных факторов внешней среды, обеспечивающих вероятности встреч хозяев с источниками инвазии, и проникновения паразитов в организм хозяина. Здесь много определяется сочетанным действием многих процессов, в основе которых лежат закономерные явления, формирующие определённую эпизоотическую ситуацию в конкретных условиях среды, с одной стороны, и, с другой — определяющие динамизм объёма потока инвазионных форм паразитов, поражающих хозяина, и неоднородность зараженности ими разных особей популяции хозяина, обитающих в данных условиях.

Вторая сторона становления паразитарной системы — внутриорганизменная. Она представляет собой совокупность факторов, обеспечивающих приживаемость инвазионных форм паразитов, проникших в организм хозяина. Здесь существенное значение имеет внутрипопуляционное разнообразие разных особей одной популяции хозяина, различающихся разной восприимчивостью к инвазирующим их инвазионными формами паразита данного вида. В основе этого разнообразия лежит фенотипическая и генотипическая неоднородность отдельных

особей, отличающихся друг от друга по возрасту, принадлежность к разному полу, по физиологическому состоянию в момент заражения и т.д. В результате совокупного действия всех этих факторов лимитируется поток паразитов, инвазирующих разных особей хозяина, сокращается их численность по ходу их индивидуального развития. Это и приводит к неоднородности поражения отдельных особей хозяина и реализации закономерности частотного распределения паразитов в популяции хозяина, определённом динамизме показателей экстенсивности инвазии разных популяций хозяев или их отдельных структурных внутрипопуляционных групп паразитом данного вида в конкретной эпизоотической обстановке.

Разные виды паразитов поражают своих хозяев с разной частотой (экстенсивностью), а их распределение в популяции хозяина соответствуют разным моделям теоретических частотных распределений. К.А.Бреев (1972, 1976) проанализировал это явление и показал, что одним паразитам свойственно соответствие модели негативного бинома, другим – биномиальное, третьим – Пуассона в зависимости от того, каковы особенности их биологии, плотность популяций и характер пространственного распределения инвазионных форм во внешней среде и пути инвазирования хозяина. Многие вопросы, связанные с изучением становления паразитарной системы, решаются экспериментально, но статистический анализ, помимо решения выше рассмотренных задач, позволяет правильно спланировать эксперименты сопоставлять получаемые экспериментальные данные с результатами наблюдений в естественных, антропогенных или синантропных экосистемах.

На основании статистического анализа паразитарной системы К.А.Бреев(1972) пришел к выводу, что существует определённая функциональная связь между средней

численностью паразитов в исследуемой популяции хозяина и экстенсивностью её инвазирования. Такая связь позволяет получать данные о численности паразитов по показателям экстенсивности инвазии. Она устанавливается посредством определения зависимости между величиной нулевого члена исследуемого частотного распределения (см. табл. 2), характеризующей долю особей исследуемой популяции хозяина, не инвазированных данным паразитом, и индексом обилия этого паразита или его математического ожидания. Такая связь устанавливается только на вероятностном уровне и на основании анализа данных в свете их соответствия определённой теоретической модели распределения.

Например, если анализируемые данные соответствуют распределению Пуассона (в случае, если паразит относится к категории редко поражающего своего хозяина), то во внимание принимается то, что это распределение является однопараметрическим, и что его основной параметр – математическое ожидание, а дисперсия ему равна. В такой модели нулевой член частотного распределения определяется как уравнение:

$$P_0 = \frac{M^0}{0!} e^{-M} = e^{-M} = \frac{1}{e^M}, \quad (36)$$

в котором:  $P_0$  – нулевой член распределения;  $M$  – матожидание;  $e$  – основание натуральных логарифмов, и равное 2,71828. Если экстенсивность инвазии обозначить как  $E$  и представить в долях единицы, то тогда  $P_0 = 1 - E$ , следовательно,  $1 - E = \frac{1}{e^M}$  или

$$e^M = \frac{1}{1 - E}.$$

Поскольку  $e$  есть основание натуральных

логарифмов, то это равенство можно написать так:  $M = \ln\left(\frac{1}{1 - E}\right)$

. Это и есть формула функциональной связи между экстенсивностью инвазии ( $E$ ), выраженной в долях единицы, и

средней численностью паразита ( $M$ ), когда данное распределение соответствует закону Пуассона.

Если исследуемые данные соответствуют модели негативного бинома, то определяемая формула функциональной связи экстенсивности инвазии и матожидания будет следовать от формулы (17):

$$p^k (1 - q)^{-k}, \text{ из которой следует } p = \frac{k}{k + M}. \text{ Тогда, если } P_0 = 1 - E, \text{ то } 1 - E = p^k \text{ и, поскольку } p = \frac{k}{k + M}, \text{ то } 1 - E = \left(\frac{k}{k + M}\right)^k.$$

Это равенство можно представить в форме обратных величин и написать следующим образом:

$$\frac{1}{1 - E} = \left(\frac{k + M}{k}\right)^k \text{ или как } \frac{k + M}{k} = k \sqrt[k]{\frac{1}{1 - E}}.$$

$$\text{Это можно представить так же, как } \frac{M}{k} + 1 = k \sqrt[k]{\frac{1}{1 - E}}$$

$$\text{или } \frac{M}{k} = k \sqrt[k]{\frac{1}{1 - E}} - 1, \text{ из которого получаем выражение:}$$

$$M = k \left( k \sqrt[k]{\frac{1}{1 - E}} - 1 \right). \quad (37)$$

Это и есть искомая формула функциональной связи матожидания и экстенсивности инвазии, если данные соответствуют модели негативного бинома.

Такие подходы в анализе данных позволяют определить, в каких пределах плотностей популяции паразитов характер их распределения в популяции хозяина остаётся постоянным. Однако изменения плотностей неизбежны, так как даже в двух равных по объёму выборках из одной и той же популяции

хозяина полное совпадение параметров распределения паразитов в популяции хозяина будет, скорее, исключением, чем правилом, потому что здесь существенное значение имеют случайности, определяющие ошибки данных.

Работа по вычислению количественных характеристик исследуемых параметров может быть выполнена как вручную, так и с применением современной вычислительной техники, например, персональных компьютеров. При работе с персональными компьютерами необходимо учесть, чтобы в системе программ этого компьютера была предусмотрена программа негативно-биномиального распределения или распределения Паскаля и возможность создания соответствующего банка данных.

#### **4.5. Математическое моделирование эпизоотических процессов инвазионных болезней**

Эпизоотические процессы любых инвазионных болезней отражают процессы размножения паразитов, их развитие как последовательный переход их внутривидовых структур из одной жизненной формы в другую, достижение инвазионной стадии развития и заражение нового восприимчивого хозяина. Преобразование их жизненных форм сопряжено с их выживаемостью, сохранением и накоплением во внешней среде, поддержанием численности на определённом оптимальном уровне, обеспечивающем выживаемость вида и стабильность паразито-хозяинной системы в целом. Таким образом, одной из существенных характеристик популяции паразитического вида является численность и её изменчивость как популяции в целом, так и отдельных внутривидовых структурных элементов. Однако, до настоящего времени не удалось определить достаточно репрезентативную общую численность популяции, хотя бы одного паразитического вида. До настоящего времени

она оценивается лишь по относительным показателям и часто только теоретически.

Численность популяции любого паразитического вида есть сумма численностей всех её жизненных форм, вне зависимости от того, каково их число у данного вида. Например, численность свиной аскариды, *Ascaris suum*, паразитирующей у свиней крупного свиногомплекса промышленного типа, есть сумма всех взрослых нематод, инвазирующих у пораженных ими свиней, плюс сумма всех яиц, выделенных ими и рассеиваемых зараженными животными во внешней среде. Во всём этом просматривается, даже на этом сравнительно простом примере, сложность и недостаточная реальность расчетов.

Численность популяций паразитов подчиняется общему закону изменчивости, одинаково действенному для всех живых существ и отражающему два процесса: сочетание процессов рождаемости и смертности. В зависимости от того, какой из них преобладает в каждый данный отрезок времени на данном участке пространства, состояние популяции любого вида может быть одним из следующих:

- 1) стабильное состояние, когда смертность и рождаемость равны или как-то взаимно уравнивают друг друга;
- 2) численность популяции сокращается, если смертность её особей преобладает над рождаемостью;
- 3) численность популяции растёт, когда рождаемость преобладает над смертностью.

Естественно, любое из этих состояний относительно, как относительно соотношение смертности и рождаемости. Но любой вид может существовать только при условии сбалансированности этих процессов, обеспечивающих экологический гомеостаз или подвижное равновесие внутри популяции паразитического вида и внутри паразитарной системы, компонентом которой он является.

Чаще всего состояние экологического гомеостаза проявляется в форме волнообразных движений численности, когда периоды её подъёма завершаются пиками, после которых начинается снижение численности с последующим достижением депрессии и нового подъёма. В XXв. английский эколог Элтон это назвал «волнами жизни». Такая изменчивость численности популяции является главной формой существования любой популяции и осуществляется с разной периодичностью, то есть с разными или равными промежутками времени между одноимёнными фазами движения численности, с одной стороны, и достижений разных уровней пиков и депрессий – с другой.

К.Р.Кеннеди (1975) по этому поводу высказался следующим образом: рост популяции какого-либо паразита, подобно росту популяции любого свободноживущего вида, происходит по экспоненте при отсутствии посторонних дополнительных влияний. Это описывается дифференциальным уравнением по Уильсону и Боссерту (Wilson & Bossert, 1971):

$$\frac{dN}{dt} = rN, \quad (38)$$

где  $N$  – численность популяции, а выражение  $\frac{dN}{dt}$  – скорость прироста популяции в единицу времени  $t$ ;  $r$  – постоянная этого прироста (рождаемость).

Экспонента складывается из трёх фаз, каждая из которых ограничена во времени. Первая фаза – медленное нарастание, вторая – быстрого нарастания, третья – фаза замедления и стабилизации. Следует заметить, что экспоненциальный рост – одна из наиболее распространённых моделей движения численности популяций. Но возможны и другие модели: синусоидальные, параболические, гиперболические и др. Всякий раз эти модели будут описаны своими уравнениями, потому что конкретная реализация движения численности может находиться



под контролем многих факторов, которые в упрощенном виде могут быть объединены в две основные группы:

- 1) факторы, которые одинаково действуют при любых плотностях популяции, то есть не зависящие от плотности;
- 2) факторы, действующие с усилением по мере роста плотности популяции, то есть зависящие от плотности.

Оба типа факторов, как правило, действуют одновременно. Примером фактора второго типа может служить, например, внутривидовая конкуренция или способность выживать в условиях высокой скученности, когда часть популяции так или иначе должна отмирать по мере увеличения плотности в данных конкретных условиях. В таком случае формула (38) приобретает вид:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( \frac{K - N}{K} \right), \quad (38)$$

в которой  $K$  – доля особей популяции, которые элиминируются по мере роста плотности  $N$ .

Таким образом, в этой формуле заложены два ведущих фактора:  $r$  – рождаемость, как мера прироста численности, и  $K$  – мера элиминации или способности особей данной популяции преодолевать внутривидовую конкуренцию. Соотношение этих двух параметров связывают с двумя стратегиями жизни любой популяции. В экологической литературе их называют  $K$ - и  $r$ -стратегиями.

Биологический смысл этих стратегий в отношении паразитических организмов заключается в следующем. Известно, что большинство видов паразитов подчиняются закону большого числа яиц. В ходе осуществления жизненных циклов паразитам приходится преодолевать многие трудности в связи с гибелью большей части их свободноживущих и развивающихся форм и в связи с поисками нового хозяина. Эти трудности

решаются посредством совершенствования органов размножения, усиления яйцепродукции. Таким паразитам свойственно подчинение r-стратегии. Но есть отдельные виды, которые решают эти проблемы усилением своих способностей преодолевать внутривидовую конкуренцию. Это позволяет им в замкнутых пространствах внутри организма хозяина жить большими скоплениями с высокой плотностью при относительно малых показателях плодовитости. Например, такими способностями обладают нематоды *Longistriata minuta*, паразиты тонкого кишечника микротинных полёвок родов *Microtus*, *Arvicola*. Близки этому виду нематода *Travassosius rufus*, паразит желудка бобров, и многие виды капиллярий. Плодовитость этих гельминтов относительно невелика – 1-2 яйца в сутки. Однако, благодаря высокой выживаемости их личинок во внешней среде, значительной частоте контактов их инвазионных форм с восприимчивыми хозяевами, в желудочно-кишечном тракте последних приживаются сотни и даже тысячи взрослых особей, способных преодолевать взаимную конкуренцию. Такие виды подчиняются K-стратегии.

Движение численности паразитических популяций в системе «паразит-хозяин» – одна из важнейших характеристик эпизоотического процесса при любой инвазионной болезни. Нередко эту изменчивость численности как соотношение особей, инвазирующих хозяина и отмирающих, оценивают, как модель «черного ящика» с известными входом и выходом и неизвестными процессами внутри. Эта модель отражена на рис. 2.

Эта модель описывает поток информации, который имеет место при движении численности в процессе онтогенеза любого вида паразита. Конечно, в приведенные уравнения должны быть внесены определенные коррективы по мере углубления наших знаний о законах жизни паразитарной системы. В частности,

здесь должен быть предусмотрен принцип обратной связи, как это отражено на рис. 3.

Подобная модель свойственна многим паразитическим видам, жизненные циклы и эпизоотические процессы которых осуществляются в пределах определённого пространства, где имеются все условия для жизни любых жизненных форм паразитов.

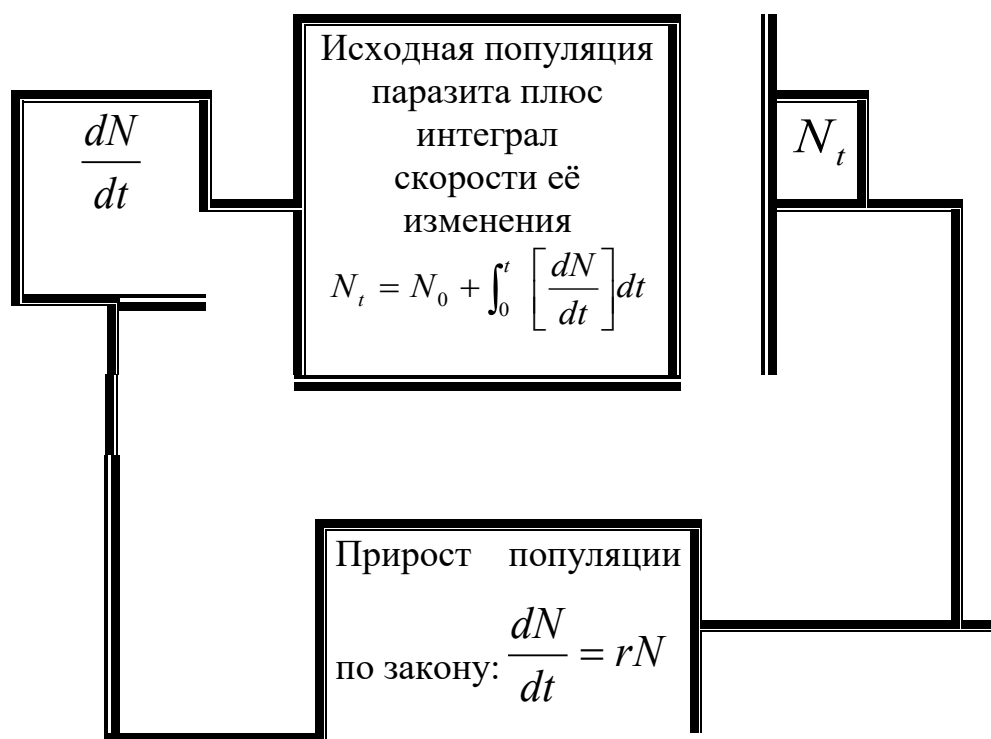
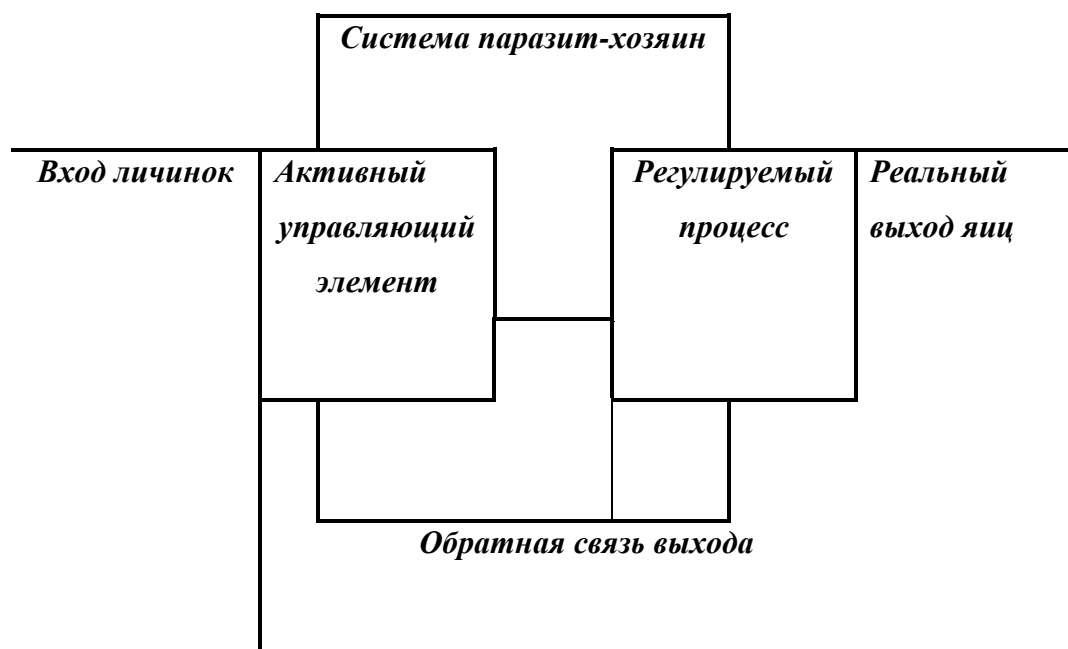


Рис. 2. Движение потоков информации в системе «паразит-хозяин» (по Milsum, 1967)

Таким образом, входящий в систему «паразит-хозяин» поток личинок может быть сбалансирован с численностью партипопуляции имагинальных форм и потоком яиц новой генерации в соответствии с выражением  $\frac{K - N}{K}$  уравнения (39).

Уравнения (38) и (39) отражают эпизоотические процессы в относительной и заведомо упрощенной форме. Более глубокие подходы в раскрытии условий формирования и механизмов саморегуляции паразитарных систем подсказывают нам методы математического моделирования. Они позволяют увидеть, какие параметры эпидпроцесса определяют его стабильность, векторную изменчивость и какими путями можно подойти к методам управления.



*Рис. 3. Поток информации с учетом действия принципа обратной связи в системе «паразит-хозяин» (по Кеннеди, 1975)*

В их основе положены, как мы это уже отмечали системно-структурный и популяционный принципы, которые позволяют увидеть систему «паразит-хозяин» как целое. Математические методы в данном случае выполняют интегрирующую роль или, как отметил А.А.Ляпунов (1968), служат для того, чтобы связать большой комплекс потенциально возможных элементарных актов воедино и разобраться в том, к какой интегральной картине ведёт этот комплекс актов. Это вполне возможно, если провести

более-менее сложный анализ взаимодействий всех параметров, задействованных в паразитарной системе и проявляющихся в форме активных эпизоотических процессов.

Р.П.Хирш (R.P.Hirsch, 1977) в этой связи высказал следующую мысль: чем больше мы познаём популяции и межпопуляционные отношения, тем в более сложном виде они перед нами предстают и тем больше появляется трудностей для обобщения наших знаний, формулирования новых идей и гипотез на грамотном языке. Простейшим решением этой проблемы является описание сложных биологических явлений на языке математики в форме математических моделей. Это не только значительно упрощает оценку сложных явлений и даёт в руки исследователя более точный способ их познания, но также может служить, по меньшей мере, двум важным функциям: во-первых, построение моделей паразитарных систем в целях получения возможностей предсказывать поведение паразитической популяции в течение некоторого фиксированного отрезка времени. Это позволяет сравнительно недорого и быстро контролировать вспышку заболевания. Во-вторых, математические модели способствуют обогащению наших знаний и позволяют выявлять новые, до того неизвестные биологические принципы и явления, связанные с паразитарными системами. Основной трудностью в этой работе является отсутствие универсальной квалифицированности исследователей. Эта трудность решается путём привлечения к работе с эпизоотологическими и паразитологическими объектами, кроме специалистов биологического и ветеринарного профилей, также математиков.

Существуют два основных направления математического моделирования паразитарных систем – описательное и теоретическое.

Описательное моделирование имеет дело с определением наиболее точного математического описания, опирающимся на конкретные биологические данные. Такие модели называются также имитационными, потому что имитируют действительные явления и процессы. Например, Роберт Андерсен (R.Andersen, 1974 а, б) установил, что пищевое поведение карповых рыб в водоёмах Европы определяется сезонными изменениями в

развитии личинок цестоды *Caryophylaeus laticeps* и их превращением во взрослых гельминтов. Это явление он описал с помощью так называемых синусоидальных функций.

К числу описательных можно отнести также стохастические модели, в которых рассматриваются вероятностные уравнения. Одна из первых подобных моделей построена нашими отечественными специалистами Е.Я.Фрисманом, Э.Х.Гинзбургом и К.П.Фёдоровым (1971, 1972, 1975). Эта модель описывает систему вероятностей, из которых складываются эпизоотические процессы становления паразитарной системы. Вот эти процессы. Взрослые паразиты  $[X(t)]$  поселяются в организме хозяина и, размножаясь, продуцируют яйца, которые образуют поток, пропорциональный числу гельминтов  $\omega X(t)$ . В дальнейшем их судьба может быть двоякой. Во-первых, они, развиваясь, проходят все необходимые стадии развития, не покидая организма хозяина или пространства, заселённого особями его партипопуляции. Паразиты пополняют исходное количество взрослых гельминтов и эта их доля пропорциональна исходному числу, и описывается как  $\eta \omega X(t)$ . Во-вторых, другая часть расселительных форм покидает пораженных особей хозяев и выходит частично во внешнюю среду, частично за пределы местообитания гемипопуляции хозяина. Этот поток тоже пропорционален исходному числу гельминтов и равен величине  $(1 - \eta) \omega X(t)$ .

Исходное число гельминтов возрастает также за счет нового притока личинок извне. Эта величина равна  $\Theta$ . Из них какая-то часть дозревает до имагинального состояния, пропорциональна величине этого притока и обозначается, как  $\eta \Theta$ . Другая часть отмирает и покидает хозяев. Этот поток тоже пропорционален доле пришедших личинок и обозначается как  $(1 - \eta) \Theta$ . Имагинальные формы гельминтов исходной партипопуляции тоже смертны и частично отмирают, и выносятся во внешнюю среду. Этот поток пропорционален исходной величине гельминтов и описывается как  $\tau X(t)$ . Далее рассматриваются вероятностные процессы, на основании которых строятся стохастические уравнения и выводятся некоторые коэффициенты:  $\omega$  — коэффициент плодовитости гельминтов,

поток рассеиваемых яиц в единицу времени( $t$ ),  $h$  – коэффициент выживаемости имагинальных форм гельминтов при ( $h < 1$ ),  $\eta$  при условии, что ( $\eta < 1$ ), а  $\eta \Theta \Delta t$  есть вероятность того, что проникшие в организм хозяина личинки превратятся в имагинальные формы. Наконец,  $\tau$  – коэффициент эмиграции гельминтов из организма хозяина. На основании сочетания всех этих исходных постулатов и с учетом последовательного характера реализации вероятностных процессов строятся дифференциальные уравнения следующего вида:

$$\frac{dP_k(t)}{dt} = [\omega h(k-1) + \theta \eta]P_{k-1}(t) - [(\omega h + \tau)k - \theta \eta]P_k(t) + \tau(k+1)P_{k+1}(t),$$

(40)

$$\frac{dP_0}{dt} = \theta \eta P_0 + \tau P_1$$

или

$$\frac{dP_k(t)}{dt} = [\lambda(k-1) + \nu]P_{k-1}(t) - [(\lambda + \tau)k - \nu]P_k(t) + \tau(k+1)P_{k+1}(t),$$

$$\frac{dP_0}{dt} = \nu P_0 + \tau P_1, \text{ где } \lambda = \omega h, \text{ а } \nu = \theta \eta.$$

В этих уравнениях  $\lambda$  имеет смысл коэффициента рождения, т.е. характеризует среднее число взрослых гельминтов, появившихся в единицу времени ( $t$ ) в результате развития их личиночных форм в том же хозяине (при условии аутоинвазии);  $\nu$  – коэффициент заражения, т.е. среднее число взрослых паразитов, появившихся в единицу времени в результате развития личинок, инвазирующих хозяина извне.

Решение этих уравнений позволяет показать, что эмпирические данные, характеризующие обилие паразитов в популяциях хозяев, соответствуют модели перерасеянного негативно-биномиального частотного распределения, а при изменениях некоторых параметров, в том числе при  $\lambda = 0$ , – распределению Пуассона. Кроме того, оперируя определёнными параметрами, можно определить условия расширения этой модели, в частности, предусмотреть действие в организме

инвазированных особей хозяев аутоиммунных сил, оказывающих регулирующее действие на численность паразитов.

Другим примером использования описательных моделей является исследование, выполненное Х.Д. Крофтоном (H.D.Crofton, 1971a, б), который использовал в качестве исходного постулата негативно-биномиальное частотное распределение для конструирования имитационной модели паразито-хозяйинных отношений. Решая построенные им уравнения, он отмечает, что плотность популяции паразита, благодаря его высокой репродуктивной способности, может создать динамическое равновесие между популяциями паразита и хозяина, что является результатом их длительного эволюционного сосуществования. Паразиты, таким образом, выступают в роли регулятора численности популяции хозяина. Используя основные параметры негативно-биномиального распределения, в частности, его сверхдисперстность, он ввел ряд новых, таких, как параметр успешности (приживаемость паразитов в организме хозяина), летальности (смертность в популяции хозяина, вызванная некоторым предельным числом прижившихся паразитов), трансмиссивности. Придавая этим параметрам определённый смысл, он построил графические схемы, которые показывают, при какой численности паразитов наблюдается равновесие в системе «паразит-хозяин» и при каких условиях оно нарушается. На основании решения построенных им математических моделей Крофтон пришел к выводу, что стабильность паразито-хозяйинных отношений зависит от способности паразитов убивать хозяина, а равновесие в системе зависит от летального уровня численности паразитов в популяции хозяина и степени сверхдисперстности их распределения.

Работы Крофтона вызвали множество критических замечаний со стороны других исследователей. Например, цитированный нами ранее К.Р.Кеннеди считает, что принятый Крофтоном постулат увеличения смертности в популяции хозяина с возрастанием её зараженности паразитами недостаточно корректен, так как в естественных условиях это, скорее, исключение, чем правило. Р. Андерсен (R.Andersen, 1977)



проанализировал основные допущения Крофтона и пришел к выводу, что способ воздействия паразитов на их хозяев, предусмотренный в его модели, биологически несостоятелен. Р.Андерсен и Р. Мей (R.Andersen & R.May,1979) построили собственную модель паразитарной системы, в основе которой заложена идея, что паразитизм отражает функциональное взаимодействие между популяциями паразита и хозяина и что мера прироста популяции хозяина находится под определённым паразитарным давлением.

Теоретические модели, в противоположность описательным, содержат сравнительно небольшую информацию и создаются для описания биологических гипотез и потому являются упрощенным отражением некоего идеального состояния изучаемого биологического явления. Развитие теоретических моделей проходит через пять ступеней: 1. Описание исследуемой проблемы вербально; 2. Отражение моделируемой системы в виде схемы или диаграммы; 3. Выявление механизмов, которые служат контролем связей между компонентами и их отражение в вербальном описании и в диаграммах; 4. Перевод этих механизмов на язык математических символов; 5. Изучение поведения модели и сравнение результатов решения уравнений с конкретными биологическими данными.

Существует огромное разнообразие моделей в соответствии с разнообразием предметов исследования и решаемых задач. Работы, отражающие математическое моделирование паразитологических проблем, в том числе связанные с вопросами эпизоотологии инвазионных болезней, делятся на три категории: это работы общего характера, те, что посвящены изучению условий становления паразитарных систем, и работы, отражающие применение математических моделей для описания конкретных паразитологических явлений или заболеваний, вызванных определёнными возбудителями.

Вопросам стабильности и устойчивости паразито-хозяинной системы посвящен ряд работ (R.May, 1973.). Например, Р. Кадлубовский (R.Kadlubowski, 1976) рассматривает систему паразит-хозяин как экологический гомеостаз. С его точки зрения, она представляет собой

саморегулирующуюся сбалансированную систему с регулирующими механизмами, которые действуют на уровне обратной связи и активизируются при повышении численности паразитов в популяции хозяина. Он считает также, что природа этих механизмов выяснена недостаточно, поэтому он полагает важным изучать соотношения между регуляторным сигналом и сигналом ошибки (разница между заражающей и покидающей хозяина долей популяции паразита), которые отражаются в транзисторной функции. Для изучения этой функции он использовал уравнение Никольсона:

$$\frac{dN}{dt} = bN - \frac{b}{M} N^2.$$

Здесь  $N$  – численность популяции паразита,  $M$  – её максимальное значение,  $b$  – коэффициент прироста этой популяции. Это же уравнение может быть представлено и в других вариантах с той же символикой:

$$\frac{dN}{dt} = bN(M - N), \quad \frac{dN}{dt} = b(M - N), \quad \frac{dN}{dt} = b(M - N)^2.$$

Близкие идеи анализируются в моделях Ю.М.Свирижева и Д.О.Логофета (1985) и В.В.Алексеева с соавторами (1985).

*Математическое моделирование, помимо расширения возможностей исследователей в познании общеэкологических и эпизоотологических закономерностей, определяющих становление и динамизм паразитарной системы, позволяет изучать самые разнообразные частные задачи, отражающие биологические и экологические особенности как отдельных видов паразитов, так и эпизоотологические процессы вызываемых ими инвазионных болезней.* В качестве примера можно провести исследование, выполненное С.А.Беэром (1974). Этот автор проанализировал большие материалы по проблеме эпидемиологии и эпизоотологии описторхоза в бассейне Оби. В том числе он применил метод математического моделирования, который позволил ему определить вероятности контактов карповых рыб с моллюсками, зараженными партенитами описторхов. При этом он исходил из того положения, что эта вероятность есть отношение благоприятных контактов к их максимальному числу, что можно представить в форме

$$P = \frac{V_b}{V_{\max}}. \text{ Эта вероятность в значительной мере зависит от}$$

активности вышедших в воду церкарий, размеров пространства, в пределах которого эти церкарии распределяются, и которое можно записать в следующей формализованной форме:

$$V_1 = sh = \left(\frac{B}{2} D 12_h\right),$$

где D – диаметр круга, описанного вокруг моллюска, и являющегося основанием столба воды в форме цилиндра объёмом  $V_1$  и высотой, равной h от начального положения моллюска до дна водоёма. На основании этих допущений автор строит сравнительно простое уравнение:

$$V_B^{+++} = \sum_{n=100}^N \left[ V_B^{++} \right], \text{ где } V_B^{++} \rightarrow \left( \Pi \frac{1}{2} D 12h \right)_n.$$

Описанные здесь зоны контактов, создающиеся вокруг каждого моллюска, суммируясь и накладываясь друг на друга, приводят к тому, что опасным для заражения рыб метацеркариями описторхид становится, в конечном счете, весь водоём.

Д. Геттинби (D.Gettinby, 1976) разрабатывал метод контроля фасциолёза в двух направлениях: сокращение численности взрослых паразитов в организме дефинитивных хозяев терапевтическими методами и сокращение численности моллюсков с помощью моллюскоцидов. При этом он использовал теоретическую модель, учитывающую весь процесс развития паразита от мирацидия до спороцисты и основанной на серии вероятностных процессов, которые, в конечном счете, нашли отражение в следующем уравнении:

$$P_r(t) = \frac{n!}{(n-r)!r!} l^{-\beta(n-r)t} (1 - l^{-\beta t}),$$

где  $P_r(t)$  – вероятность того, что r мирацидиев проникнет в моллюсков за время t, а n – их число, встретившееся моллюскам;  $\beta$  – мера их проникновения в организм моллюсков. Таким образом, исходные условия модели были избраны как

случайные. В то же время автор нашел, что вероятность встречи мирацидиев и моллюсков растёт с ростом численности обеих популяций, особенно если в скоплениях численность достигает 50–3000 мирацидиев в одном месте. Выше этого порога частота встреч меняется мало. Это привело автора к выводу, что эффективность контроля посредством применения трематодоцидов недостаточна для снижения зараженности, если численность мирацидиев не снижается ниже 3000. Снижение же численности моллюсков оказывается более эффективным.

Рассмотренные в настоящем разделе количественные методы оценки параметров, взаимодействующих в системах класса «паразит-хозяин», являются лишь небольшой частью значительного числа методов, разработанных специалистами. Но и их применение позволит эпизоотологам решать многие вопросы, связанные с эпизоотологией инвазионных болезней, изучением эпизоотических процессов, отражающих условия возникновения вспышек инвазионных болезней, их развитие и угасание, в основе которых лежат механизмы саморегуляции.

Раскрытие и изучение этих механизмов позволит решать вопросы прогнозирования вспышек инвазионных болезней, разрабатывать методы их профилактики и подойти вплотную к решению проблем управления динамическими процессами в сложных живых системах, к числу которых относится и эпизоотология инвазионных болезней.

### **Проверь себя**

1. Понятия экстенсивность инвазии, индекс обилия паразита.
2. Метод Н.И. Плохинского (1961).
3. Чем отличаются модели: негативного бинома, биномиального распределения и распределения Пуассона?
4. Из чего складывается численность популяции?
5. Две стратегии жизни любой популяции.

## **5. ЭПИЗООТОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ИНВАЗИОННЫХ БОЛЕЗНЕЙ**

### **5.1. Общие вопросы**

Исследования эпизоотологии отдельных инвазионных болезней сельскохозяйственных животных в синантропных и антропогенных очагах и представителей дикой фауны в автохтонных, выполняемые с помощью основных показателей инвазированности, позволяют осуществить научно-обоснованный анализ эпизоотической ситуации по любой паразитарной нозоформе. Как было показано в предыдущих разделах, в качестве показателей инвазированности используются экстенсивность инвазии и индекс обилия, подвергнутые статистическому анализу в целях определения статистической репрезентативности исходных эмпирических материалов с учетом их достоверности в соответствии с общепринятыми значениями доверительной вероятности. При разработке планируемого эпизоотологического прогноза учитываются, во-первых, состояние паразитарной системы, во-вторых, её изменчивость и, в-третьих, факторы, определяющие эту изменчивость. В настоящее время мы пока еще недостаточно располагаем хорошо отработанными приёмами и методами, которые можно было бы применить при разработке прогнозов инвазионных болезней. Существующие методы разработаны и успешно применяются ветеринарными специалистами исключительно при прогнозировании вспышек инфекционных болезней (Таршис, 1979; Новак, 1999 и др.). Эти методы можно принять за основу при анализе эпизоотических ситуаций также и в связи с инвазионными болезнями. Но в последнем случае необходимо учитывать специфику возбудителей паразитозов, разнообразие их природы и своеобразие их биологических особенностей по сравнению с возбудителями болезней бактериальной и вирусной природы. В настоящем разделе мы рассматриваем основные принципы и методы прогнозирования паразитарных систем и связанные с ними понятия, применяемые при оценке инвазионных болезней (по Таршису, 1979).

## 5.2. Основные понятия и формулировки

**Эпизоотологическое прогнозирование** – исследовательский процесс, в результате которого получают эвристические и вероятностные данные по этиологии инвазионных болезней, путях их возникновения и распространения, а также их проявления на конкретных территориях и среди определённых групп животных. Планирование и эпизоотологическое прогнозирование занимают одно из ведущих мест в работах, связанных с защитой животноводческих хозяйств от любых, в том числе и инвазионных болезней. Они основаны на тщательном изучении складывающейся эпидситуации и научном обосновании эпизоотических процессов, свойственных отдельным инвазиям, поражающим конкретные виды животных на определённых территориях. Основной задачей работ по оценке эпидситуации является разработка противоэпизоотических мероприятий, направленных на эффективное осуществление профилактических и терапевтических работ, учитывающих сроки, порядок и характер выполняемых работ, требуемые материальные ресурсы, предназначенные для реализации этих программ защиты. В конечном счете, эпизоотическое прогнозирование предполагает раскрытие времени, места и интенсивности развития инвазионных болезней среди животных. Здесь также важно предусмотреть четкое определение целей планирования и их глубокое научное обоснование. С эпизоотическим прогнозированием тесно связан *прогноз появления инвазионных болезней*.

**Прогноз** – предвидение вероятного развития и исхода вспышек инвазионных болезней. Он основан на знании закономерностей, определяющих развитие эпизоотического и патологического процессов в связи с конкретными инвазионными нозоформами. Здесь существенное значение имеет то, каков будет характер течения этих болезней как у отдельных животных, так и в их группировках в животноводческих хозяйствах, частных или общественных. Различают два вида прогнозов – поисковый и нормативный.

**Поисковый прогноз** определяет возможное проявление и состояние инвазионных болезней, вероятностные пути развития эпизоотических процессов в заданной тенденции в исследуемой местности.

**Нормативный прогноз** – предвидение и достижение планируемого снижения зараженности животных паразитами определённой видовой принадлежности, заранее сформулированных норм и целей прогнозирования как результат предварительно выполненных исследований и проведения противоэпизоотических мероприятий.

Итак, **прогнозирование** – исследование, завершающееся получением вероятностных представлений о характере инвазионных болезней данной этиологии среди животных в определённых хозяйствах или на территориях, для которых характерны определённые ландшафтно-биотопические особенности.

**Эпизоотическое прогнозирование** – исследования, направленные на **предвидение** характера паразитарных заболеваний животных при заданных условиях и в соответствии с поставленными целями.

**Эпизоотический прогноз** – результат эпизоотического прогнозирования.

**Предсказание** – искусство суждения о будущем состоянии прогнозируемого объекта (инвазионные болезни) на основе субъективной оценки качественных и количественных характеристик болезней, оцениваемых по показателям экстенсивности и обилия паразитов в организме пораженных ими животных, их клинического состояния и потерь хозяйства, вызванных данными паразитами.

**Прогнозируемые системы** – совокупность методов и подходов, в том числе логических, математических, эвристических методов оценки информации о прогнозируемом объекте, позволяющие делать заключение о возможном или допустимом будущем состоянии инвазионных процессов в исследуемых хозяйствах, территориях и даже в пределах обширных регионов.

Различают также **прогнозы качественные и количественные**.

**Качественные прогнозы** строятся на выявлении видового состава паразитов, поражающих исследуемых животных, изменчивости возбудителей инвазионных болезней, а также тех живых организмов, которые участвуют в эпизоотических процессах инвазионных болезней данной этиологии. Здесь учитываются также те виды возбудителей паразитарных болезней, которые завозятся в исследуемую местность в организме животных-акклиматизантов при их интродукции в данный регион или хозяйство.

**Количественные прогнозы** определяют численные характеристики показателей инвазированности животных – экстенсивности их инвазии и индекса обилия паразитов (математического ожидания), их вариабельности, дисперсности и вида частотного распределения. Эти данные количественно характеризуют эпизоотологическую ситуацию и вектор её изменчивости. В этой связи существенное значение приобретает **точечный прогноз** – некоторые усреднённые данные, получаемые в ходе изучения выборочных группировок от животных исследуемого вида и которые характеризуют эпизоотические процессы конкретных инвазионных нозоформ в конкретных хозяйствах.

**Интервальный прогноз** отражает интервал изменчивости исследуемых данных (показателей инвазированности животных), в пределах которого ожидается наибольшая вероятность поражаемости животных паразитом данного вида при данном числе исследований. Эти данные собирают в определённый отрезок времени, **интервал наблюдений**, в пределах которого полученные величины отражают прогнозируемое явление, то есть заболеваемость животных данной паразитарной болезнью.

**Интервал упреждения** – отрезок времени с момента производства расчетов инвазионного состояния исследуемой популяции животных до момента их реализации в соответствии с прогнозируемым временем проявления инвазии.

**Время прогнозирования** – временной момент в будущем, для которого производится прогнозирование (на данный год, ближайший сезон или на будущие годы).



Эпизоотические процессы инвазионных болезней связаны и в настоящем, и в прогнозируемом будущем с рядом моментов, которые определяются специальными терминами. К ним относятся такие понятия, как *нозоареал*.

**Нозоареал** – территория, в пределах которой регистрируется инвазионная болезнь, возбудитель которой постоянно возобновляется, для чего здесь имеются все необходимые условия для развития его свободноживущих форм, осуществления его лоймопроцесса, механизмов передачи и наличие незараженных особей животных восприимчивого вида. Различают несколько форм нозоареалов:

- *стабильные* – существующие длительное время;
- *развивающиеся* – те, что возникли в настоящее время и растущие пространственно и по мере увеличения числа зараженных параксенных хозяев;

- *угасающие* – те, что сохраняются на определённой, но сокращающейся территории и по мере сокращения числа инвазированных параксенных хозяев в связи с их миграцией, изменениями климата на данной территории, сукцессиями в местных ценозах и другими экологическими факторами;

- *остаточные* – почти полностью ликвидированные очаги инвазии под воздействием человека или в связи с природными катаклизмами;

- *потенциальные* – участки территории, на которых наблюдаются явления, могущие способствовать развитию здесь инвазионных болезней, где формируются условия для выживаемости возбудителя, а местная фауна обогащается в связи с появлением видов, способных стать переносчиками возбудителя или его промежуточными хозяевами. На такой территории могут появиться акклиматизанты, способные стать параксенными хозяевами паразита и т.д.

**Степень риска распространения инвазии** – вероятность распространения болезней среди животных как на данной территории, так и на смежных участках в связи с изменениями условий существования возбудителя. К числу таких условий можно отнести появление паразитоносителей, изменения в механизмах передачи, меняющиеся условия

содержания основных паразитоносителей, изменения их резистентности к паразиту данного вида и т.д.

**Предпосылки болезней** определяются по наличию природных и социальных факторов, влияющих на направленную изменчивость условий, определяющих реализацию эпизоотических процессов инвазионных болезней и связанные с ними возможности заболеваемости животных инвазионными болезнями данной этиологии.

### **5.3. Номенклатура инвазионных болезней и эпизоотологический прогноз**

В эпизоотическом прогнозе существенное значение имеет знание природы и биологических особенностей возбудителей паразитарных болезней. Огромное разнообразие подобных характеристик и систематического положения отдельных видов возбудителей, а также их многовидовых группировок является основой такого же разнообразия эпизоотических процессов вызываемых ими паразитарных болезней. Это говорит о том, что давно назрела необходимость определить основу и принципы их дифференцировки или, иными словами, разработать специальную эпизоотологическую номенклатуру инвазионных болезней животных. До настоящего времени подобные попытки предпринимались только в отношении гельминтозов (Скрябин, Шульц, 1928; Скрябин, 1958; Скрябин и др., 1962). Но в их номенклатуре за основу принято только систематическое положение отдельных гельминтозов. Еще в 1928 г. К.И.Скрябин и Р.С.Шульц предприняли попытку «навести порядок» в определениях болезней, вызываемых отдельными видами гельминтов. Эту работу они провели в соответствии с решениями Международного зоологического конгресса, на котором предложили обозначать отдельные гельминтозы по зоологическому наименованию родовой принадлежности возбудителей посредством прибавления к ним суффикса «osis». Например, болезни печени, вызываемые трематодами *Fasciola hepatica* и *Dicrocoelium lanceolatum*, будут соответственно именоваться *Faciolosis* и *Dicrocoeleosis*. Болезни лёгких,

вызываемые нематодами *Dictyocaulus viviparus*, будут называться *Dictyocaulosis* и т.д. Болезненные состояния животных, вызываемые цестодами рода *Moniezia* и *Thysaniezia*, будут называться соответственно *Monieziosis* и *Thysanieziosis*. Если речь идёт о возбудителях, относящихся к более крупным таксонам, например, на уровне их принадлежности к отдельным классам, то, соответственно, суффикс «osis» добавляется с наименованиями этих классов: *Nematoda* – *Nematodosis*, *Cestoda* – *Cestodosis* и т.д. В русской транскрипции к русским названиям родов прибавляется суффикс «оз». В таком случае гельминтозы с русскими названиями будут звучать так: фасциолёз, дикроцелиоз, мониезиоз, тизаниезиоз и т.д.

Этот номенклатурный принцип был принят в 1934 г. на XII Международном интернациональном ветеринарном конгрессе.

Однако в этой номенклатуре не учитываются эпизоотические особенности возбудителей. В какой-то мере близкой эпизоотологическим различиям может считаться дифференцировка гельминтозов на **геогельминтозы** и **биогельминтозы**, предложенная К.И.Скрябиным и Р.С.Шульцем в 1940 г., а также дифференцировка биогельминтозов на **семптериальных** и **партимальных**, а также **партимальных почвенных** и **партимальных водных**, предложенных Е.Е.Шумаковичем (1950). Их определения нами даны в главе 2.

Но это можно оценить лишь как первую попытку сформировать эпизоотологическую номенклатуру паразитарных болезней. Такой подход, конечно недостаточен, так как здесь следует принять во внимание и разнообразие природы паразитов, и их биологические и экологические особенности. Как было показано выше, природа паразитов весьма разнообразна, поскольку они представлены и протистами, и гельминтами, членистоногими. Более того, в каждой из этих групп наблюдаются более мелкие таксономические группировки. В этом разнообразии заложено также огромное разнообразие биологических и экологических свойств, характерных как для отдельных видов, так и их объединениям. Учет всего этого разнообразия позволяет создать эпизоотологическую

классификацию паразитарных нозоформ (Фёдоров, 2004; Фёдоров, Зубарева, 2004).

В настоящее время протозоозы дифференцируются на две эпизоотологические группы – **трансмиссивные** и **нетрансмиссивные**. Термины предложены Е.Н. Павловским (1948, 1964). В.Н.Беклемишев (1961) предложил различать **факультативно-трансмиссивные** и **облигатно-трансмиссивные** заболевания. Столь ограниченная эпизоотическая дифференцировка инвазионных болезней затрудняет оценку существующего состояния эпизоотических процессов при всём разнообразии их форм. Так же затрудняются и их прогноз, и планирование противоэпизоотических мероприятий и, естественно, ни в коей мере не приближает нас к решению вопросов контроля и управления паразитарными системами. *Чтобы правильно планировать и осуществлять эпизоотические прогнозы инвазионных болезней, необходимо опираться на рационально построенную их номенклатуру, которая непременно должна учитывать все основные биологические и, естественно, эпизоотические особенности каждой нозоформы в соответствии с разнообразием природы их возбудителей. Такая номенклатура будет отражать и механизмы саморегуляции их эпизоотических процессов, и особенности циркуляции возбудителей в оптимальных для них условиях, и разнообразие источников инвазионных форм возбудителей для восприимчивых животных.* Мы провели подобный эпизоотологический анализ значительной части протозоозных возбудителей и ряда гельминтов, вызывающих болезненное состояние у сельскохозяйственных животных и человека, и показали, что возбудителей протозоозных заболеваний, например, можно классифицировать по особенностям свойственных им эпизоотических процессов на ряд групп – контагиозных, цистообразующих трофоцистных, предаторных и трансмиссивных. (Фёдоров, 2004). В ходе эпизоотологической классификации паразитов иной природы, например, трематод, удаётся получить номенклатурные единицы иных характеристик (Фёдоров, Зубарева, 2004). Номенклатура конкретных нозоформ будет рассмотрена нами в ходе анализа эпизоотических, точнее, - лоймологических, особенностей

отдельных инвазионных болезней: протозоозов, трематодозов, цестодозов, нематодозов и арахно-энтомозов. Каждой из этих групп инвазионных болезней свойственны свои лоймологические особенности, используемые как основа для их внутригрупповых номенклатурных дифференцировок.

#### **5.4. Эпизоотологическое прогнозирование как раздел эпизоотологии**

Напоминаем определение основного понятия *эпизоотологии*, как оно принято всеми специалистами-эпизоотологами: **эпизоотология – наука, которая изучает закономерности, управляющие эпизоотическими процессами. Это также совокупность методов профилактики и борьбы с паразитарными болезнями животных.** Одним из основных приёмов этой науки является *эпизоотологический анализ*. Её суть сравнительные описания фаунистического, исторического и географического аспектов паразитарных систем, а также эпизоотические обследования, предусматривающие использование специальных методов диагностики и данных, подвергнутых статистической обработке.

Фундаментом эпизоотологии инвазионных болезней являются фаунистические, экологические, иммунологические методы сбора материалов, статистические методы их оценки. Они позволяют выполнить работу в сравнительном плане и на достаточно достоверном уровне обосновать практические выводы и предложения.

Важное место в эпизоотическом анализе занимает поиск путей и разработка методологии научного предвидения, позволяющего видеть направление наиболее вероятных путей возникновения и распространения инвазионных болезней. Всё это возможно на основе изучения закономерного характера различных эпизоотических процессов конкретных паразитарных нозоформ и выявления факторов, управляющих их инвазионными процессами. В ходе подобного анализа учитываются слабоуправляемые и неуправляемые факторы.

*Неуправляемые факторы* – погодные условия, рельеф местности, особенности макроклимата региона.

*Слабоуправляемые факторы* – фенотипическая и генотипическая структуры популяций животных-хозяев, восприимчивых к данному паразиту, соотношение видов-паразитоносителей, численность их популяций, равно как и движение этой численности, активность переносчиков, промежуточных и других категорий хозяев в местных естественных местообитаниях и агроценозах. Всё это в целом позволяет сформировать ретроспективное представление о состоянии и изменчивости эпизоотических ситуаций в связи с соответствующими инвазионными болезнями сельскохозяйственных животных в конкретных хозяйствах и окружающих их территориях и их связях с компонентами дикой природы, которые также могут быть паразитоносителями тех же видов, как параксенные хозяева.

Здесь существенное значение имеет контакт со специалистами в смежных областях естествознания: зоологами, охотоведами, работниками животноводства, экономики, специалистами по математическому моделированию и т.д. В ходе эпизоотического прогнозирования решаются многие вопросы, в том числе в качестве основных решаются вопросы теоретической и практической эпизоотологии.

*Теоретическая эпизоотология* – совокупность методов и приёмов, которые позволяют определить общие тенденции развития эпизоотических процессов как отражение биологических свойств возбудителей в сочетании с такими же свойствами других участников циркуляции паразитов.

*Практическая эпизоотология* решает конкретные задачи народного хозяйства по оценке эпизоотических ситуаций в связи с отдельными паразитарными болезнями. Она также разрабатывает принципы и методы эпизоотического прогнозирования и планирования противоэпизоотических мероприятий по конкретным нозоформам, которые характерны для данного региона или конкретного хозяйства и прилегающей к нему территории. Таким образом, в целом *задачей эпизоотического прогнозирования инвазионных болезней сельскохозяйственных животных является раскрытие общих тенденций их развития, предсказание вспышек заболеваний среди животных в отдельных географических*

**зонах и сведение к минимуму возможного ущерба от этих болезней.**

Различают долгосрочный, среднесрочный и краткосрочные прогнозы.

*Долгосрочный прогноз* определяет стратегию борьбы с инвазионными болезнями, перспективное планирование мер и средств защиты животных от них. При долгосрочном планировании учитываются глобальные изменения факторов среды. К ним относятся изменения климата в пределах континентов и крупных регионов, тенденции экономических преобразований в отдельных странах и континентах, связанные, например, с научно-технической революцией, и др. Долгосрочный прогноз охватывает обычно около 15 – 20 лет и более. Он должен при плановом ведении хозяйства закладываться в долгосрочные, перспективные планы экономического развития страны или крупных регионов и хозяйств.

*Среднесрочный прогноз* определяет периодичность проявления вспышек отдельных инвазионных болезней в пределах ограниченных территорий и отдельных хозяйств. Методами среднесрочного прогнозирования ветеринарные специалисты могут оценить состояние и изменчивость эпизоотических ситуаций по отдельным паразитарным нозоформам на ближайшие 6 – 15 лет.

*Краткосрочные прогнозы* охватывают временные отрезки от 1 – 2 до 3– 5 лет. Это фактически описание процессов, наблюдающихся с небольшой ретроспективой на ближайшее время, чаще всего на 1 – 2 сезона с учетом годовой и сезонной изменчивости заражаемости животных в пределах отдельных хозяйств, районов или с охватом смежных зон.

## **5.5. Информационная база эпизоотического прогноза**

Эпизоотические процессы при инвазионных болезнях – сложное явление, определяемое действием многих биогенных и абиогенных факторов. Соответственно, эти процессы следует изучать комплексно с учетом влияния многих факторов и всей сложности структуры популяций всех участников в этих

процессах – основных и параксенных дефинитивных хозяев, промежуточных (переносчиков), дополнительных, возможное участие резервуарных хозяев.

В числе природных факторов, влияющих на ход эпизоотических процессов отдельных инвазионных болезней, следует учитывать такие, как геоморфологические, климатические, биогеографические особенности отдельных территорий. Кроме того, следует учитывать также любые другие элементы среды, оказывающие прямое или косвенное влияние на живые организмы, объединяемые под общим названием как «экологические факторы». В этой связи проявляется необходимость принимать во внимание экологическую и эпизоотологическую валентность (значимость) каждого из этих факторов.

Под **экологической валентностью** понимают **способность вида заселять среду, которой свойственна определённая изменчивость**. (Реймерс, 1991) Вид, обладающий низкой экологической валентностью, не может распространяться далеко за пределы основного местообитания. Узкогостальные, специфические паразиты поселяются в организме только одного вида хозяина и распространяются только в пределах местообитаний, оптимальных для данного хозяина. Соответственно, высокая экологическая валентность свойственна высокоадаптивным видам, способным заселять многие типы местообитаний и потому распространяющиеся далеко за пределы основного местообитания. Так, полигостальным видам паразитов, обладающим широкой гостальной специфичностью, свойственно поселяться в организме многих хозяев. Они распространены далеко за пределами местообитаний основных хозяев, в отличие от сельскохозяйственных животных, обычно связанных с определёнными хозяйствами.

Под **эпизоотической валентностью** мы понимаем **способность отдельных экологических факторов принимать участие в реализации эпизоотических процессов конкретных инвазионных нозоформ в качестве моногостальных или полигостальных паразитов, а также доминантных, субдоминантных, второстепенных участников жизненных**



*циклов возбудителей данной нозоформы или как факторы, кондиционирующие среду и тем обеспечивающие разную успешность реализации эпизоотического процесса.* Иными словами, эпизоотическая валентность отражает способность возбудителя паразитарной болезни циркулировать в пределах определённых территорий, являющихся *энзоотическими по данной нозоформе*. Здесь срабатывают не только адаптивные свойства возбудителя паразитарной болезни, но и наличие в среде обитания на данной территории механизмов, обеспечивающих *лоймопроцесс*, передачу пропативных форм паразита и его созревание до инвазионной стадии. В числе факторов, влияющих на это, отмечают абиотические и биотические.

*Абиотические факторы* – инсоляция, климат, геоморфологические особенности местности (рельеф), микроклимат на отдельных участках. Температура воздуха, влажность, уровень осадков – всё должно быть учтено в эпизоотическом прогнозировании инвазионных болезней, как очаговых в широком смысле этого слова, так и в природноочаговых.

*Биотические факторы* – почвенный покров, характер растительности, животное население. Почва – среда обитания свободноживущих форм паразитов, цист, ооцист, яиц и личинок гельминтов, клещей, взрослых и личиночных форм других членистоногих. Влияние почв различных типов, как и других биогенных факторов, на выживаемость пропативных форм паразитов изучено пока крайне недостаточно.

Растительный покров имеет прямое и косвенное влияние в эпизоотических процессах, но разное при разных нозоформах. Вещества, выделяемые отдельными видами растений, могут либо способствовать жизни пропативных форм паразитов, либо убивать их. Иначе говоря, *аллелопатия* (прямая или косвенная) является одной из существенных форм такого влияния. Она обуславливается растениями и, в зависимости от особенностей их жизненных форм (травостой, кустарники, деревья и т.п.), создаёт такой микроклимат в отдельных участках местности и даже в отдельных небольших локусах, который либо убивает пропативные формы паразитов, либо способствует их

выживаемости и поэтапному развитию. Но эти влияния изучены пока очень плохо и известны только для отдельных возбудителей паразитарных болезней.

Животное население тоже оказывает прямое и косвенное влияние на свободноживущие формы паразитов. Многие виды из них выступают в роли промежуточных (переносчиков) или дополнительных, а также резервуарных хозяев и способствуют выживаемости и созреванию этих форм паразитов. Другие виды (их – подавляющее большинство) являются элиминаторами пропативных форм паразитов и выедают их – это различные беспозвоночные и позвоночные животные, хищные грибы, растения. Причем механизмы элиминации могут быть самыми различными: это и выедание личиночных форм, яиц и цист паразитов обитателями наземных или водных биоценозов, и каптивное воздействие отдельными видами на инвазионных личинок, когда последние проникают в организм таких животных «не по назначению» и в подавляющем числе случаев погибают. Таким образом, элиминирующему воздействию со стороны обитателей наземных и водных ценозов подвергаются пропативные и инвазионные формы всех паразитических видов. Эти элиминаторы выступают в роли регуляторов численности паразитов в конкретных биоценозах.

Все эти биогенные и абиогенные факторы способствуют формированию и функционированию или погашению местных очагов инвазий. Многие, особенно параксенные виды хозяев являются в таких очагах паразитарных болезней источником инвазионных начал, это различные виды грызунов, диких копытных, плотоядных и т.д. Они поддерживают существование таких очагов, превращая их в природные, которые, таким образом становятся источником инвазионных форм для сельскохозяйственных животных и нередко человека.

Существенное значение в эпизоотическом прогнозировании и планировании противоинвазионных мероприятий имеют биотопические, ландшафтные, региональные и географические размещения очагов природно-очаговых болезней как отражение их пространственной приуроченности. Здесь имеют значение, во-первых, территориальное размещение паразитоносителей. Это связано с

деятельностью человека и тем, как он размещает свои производительные силы, расселяет сельскохозяйственных животных в зависимости от своих экономических потребностей, климатических особенностей отдельных регионов и т.д. Во-вторых, выживаемость пропативных форм паразитов в климатических условиях данной местности, региона и т.д. В-третьих, географическое и биотопическое распределение и оптимальная численность местных позвоночных и беспозвоночных животных, способных, с одной стороны, играть роль основных и параксенных, дефинитивных, промежуточных и прочих категорий хозяев, с другой – быть элиминаторами свободноживущих форм паразитов.

## **5.6. Методы эпизоотологического прогнозирования**

Эпизоотологический анализ и прогнозирование вспышек паразитарных болезней животных и человека осуществляются с применением большого арсенала методов. Их можно дифференцировать на две категории – *эвристические* и *математические*.

*Эвристические* методы – пути и способы позитивного творческого познания. В паразитологии это изучение систематического положения, биологии, зоогеографии паразитов, раскрытие их жизненных циклов. Собранные по этим вопросам данные представляют собой основу позитивных знаний, опыта специалистов-паразитологов, ветеринарных врачей. В ходе изучения эпизоотических процессов собирают материалы по зараженности хозяев разных категорий паразитами на разных стадиях развития, изучают условия, обеспечивающие рассеивание, выживаемость, метаморфоз и созревание их пропативных форм, способы проникновения в организм хозяев, размножение и т.д.

Среди эвристических методов различают «*Метод мозговой атаки*» и «*Метод анкетирования*». Методом «Мозговой атаки» исследователи, опираясь на накопленные собственные данные и опыт предшественников, а также часто «*a priori*», определяют виды паразитических организмов, свойственные животным данного региона, хозяйства,

географической зоны, «вычисляют» факторы, которые способствуют вспышкам паразитарных болезней соответствующих этиологий среди животных.

**Анкетирование** – объективный метод, позволяющий с помощью специальных анкет, рассылаемых по различным корреспондентам, собирать сведения о наличии тех или иных паразитов в различных регионах, хозяйствах. Анкета – перечень вопросов, ответы на которые дают возможность узнать, какие паразиты встречаются в исследуемых регионах и местностях, в какой мере они поражают животных, какие патологии при этом развиваются, вызывая определённые экономические потери, и т.д. Корреспонденты – различные ветеринарные эксперты-специалисты, работающие в соответствующих хозяйствах. Данные, собираемые методом анкетирования, подвергаются статистической обработке в целях выявления скрытых закономерностей.

**Математические методы** основаны на численной оценке эпизоотической ситуации. Прогнозирование развития эпизоотических процессов осуществляется чаще всего путём сравнительных оценок данных, полученных при разных заведомо известных условиях. Достоверность и истинность этих сравнений подтверждается количественными показателями параметров достоверности на основе статистической оценки эвристических количественных данных. Методы получения таких показателей нами рассмотрены в главе 4. В порядке расширения рассмотренных методов могут быть применены и другие – дисперсионный анализ, раскрытие корреляционных связей и др. Все они позволяют выявить прямые и обратные коррелятивные связи между параметрами, из которых складываются эпизоотические процессы. На основании функциональных связей между этими параметрами строятся уравнения, включающие все эти параметры в форме определённых символов. Решение этих уравнений позволяет представить изучаемые явления во всех их сложностях и с учетом меры адекватности математических расчетов природным явлениям. Это наглядно показано нами при рассмотрении отдельных примеров математического моделирования паразитарных систем.

Работа методами математического моделирования складывается из следующих этапов:

1. Позитивное, эвристическое изучение явления, процесса. В данном случае речь идёт об изучении эпизоотического процесса, основой которого являются жизненный цикл паразита и пути проникновения его инвазионных форм в организм хозяина. В этом познании существенное значение имеет собирание позитивного материала (прединформация) с раскрытием того, какие параметры действуют в исследуемом явлении, какие связи возникают между ними, каков характер этих связей. Здесь имеются в виду прежде всего коррелятивные (положительные и отрицательные), а также функциональные связи, и в какой мере они могут быть оценены как причинно-следственные взаимодействия.

2. Построение уравнений, описывающих модели изучаемых явлений, процессов, в которых увязываются все допущения в одно целое.

3. Решение уравнений или испытание моделей посредством внесения в него меняющихся элементов по отдельным параметрам с выяснением результатов в зависимости от характера изменений отдельных параметров и функциональных связей между ними.

4. Реализация полученных результатов через планирование, учитывающее результаты сравнения эвристических данных на основе показателей достоверности их разностей, и результатов решения математических моделей. Целью такого планирования является осуществление противоэпизоотических мероприятий или разработка принципов и методов управления эпизоотическими процессами на основе раскрытия механизмов их саморегуляции.

Различают формализованные (детерминистические) и стохастические модели. Детерминистические модели определяют функциональные связи между параметрами как отражение причинно-следственных связей между ними и как это отражается на показателях поражаемости животных паразитами, интенсивности прогнозируемого заболевания.

Стохастические модели решают вероятностные процессы в эпизоотологии и отражают систему взаимосвязанных вероятностных событий (Фрисман и др., 1969, 1975).

Имеются и другие типы моделей, часть из которых нами рассмотрена выше. Все они так ли иначе показывают сложность, разнообразие и многофакторность эпизоотических процессов, их зависимость от природы возбудителей паразитарных болезней.

## **5.7. Картографический метод анализа и прогноза эпизоотических процессов**

Использование карт или картирование эпизоотических очагов дают возможность предвидеть появление и развитие инвазионных болезней в отдельных регионах. Это весьма существенный метод пространственного прогнозирования. В этой связи различают прогнозы собственно пространственные или территориальное прогнозирование и пространственно-временное прогнозирование.

*Территориальное прогнозирование* основано на знании закономерностей, определяющих привязку очагов к определённой территории и роль различных элементов живой и неживой природы, как и антропогенных факторов в существовании отдельных паразитов в таких очагах. Некоторых из них можно использовать в качестве индикаторов наличия на отдельных территориях очагов тех или иных паразитарных нозоформ.

*Нозологическое картирование* часто опирается на природные карты, отражающие пространственное размещение почв разных типов, растительности, представителей местной фауны в границах определённых ландшафтов. Методом сопряженного картографического анализа составляются карты, в которых отмечают пространственное размещение природных элементов и очагов возбудителей инвазионных болезней.

*Прогнозирование эпизоотических явлений картографическими методами* позволяет строить потенциальные (гипотетические) нозоареалы на основе ранее установленных связей инвазионных болезней с местными

природными факторами: качеством почв, их микроэлементным составом, характером растительности и животного мира, макроклиматическими особенностями местности, рельефом, особенностями микроклиматических характеристик в его отдельных локусах.

Картографирование очагов инвазий складывается из нескольких этапов. Один из них – нанесение на карту точек, отражающих одинаковую поражаемость местных животных паразитами данного вида – *изоэкстенсивные линии*. Сюда же добавляются изометрические точки, характеризующие физико-географические и социально-экономические показатели, свойственные данной местности. Изометрические точки и линии, характеризующие уровни поражаемости животных паразитами данного вида, непременно должны сопровождаться статистическими расчетами, выполняемыми в плане многомерной статистики, факторного, корреляционного и дисперсионного анализов. Последние должны показать на достоверном уровне закономерный характер этих данных. Только такое картирование получает необходимое научное обоснование, ожидаемый смысл и содержание. Все эти вычисления обычно выполняют на персональных компьютерах с применением соответствующих программ.

Масштабность карт определяется задачами, которые ставит перед собой исследователь и, естественно, природными свойствами изучаемого возбудителя паразитарной болезни.

Эпизоотологические карты, предусмотренные ветеринарным законодательством, отражающие пространственное распределение очагов инвазий, должны носить оценочно-прогностический характер с тем, чтобы их легко можно было бы использовать для планирования противоэпизоотических мероприятий. В этой связи ветеринарные управления должны располагать набором карт по разным паразитарным болезням с выделением ведущих нозоформ, характерных для отдельных местностей. Каждая карта должна быть снабжена легендой, содержащей информацию о видовой принадлежности возбудителей–паразитов, их патогенном значении, о сроках применения противоэпизоотических средств и мероприятий.

## **5.8. Районирование инвазионных болезней**

Эпизоотологическое районирование – важнейшая часть эпизоотического анализа. Эта работа позволяет дифференцировать разные участки местности, территории отдельных регионов и географических зон по показателям поражаемости обитающих на них сельскохозяйственных животных отдельными паразитарными болезнями. Это обязательная часть работ. Она ориентирована на планирование противоэпизоотических мероприятий, распределение усилий, расстановку кадров, распределение материальных ресурсов и т.д. (Гизатулин, 1959).

Эпизоотологическое районирование основывается на разнообразной информации: уровнях заболеваемости животных инвазионными болезнями (по показателям экстенсивности инвазии и обилию паразитов у зараженных животных); паразитоносительству; наличию в местной фауне видов, способных играть роль промежуточных и других категорий хозяев, участвующих в жизненных циклах паразитов; по характеру и физико-географическим особенностям местности, её почвам, растительности, гидрологии и т.п. Учитывают экономическое значение местности, в том числе её заселённость людьми, характер их деятельности, плотность сельскохозяйственных животных на единицу пастбищных угодий, их видовой состав и размещение.

Всё это должно быть обеспечено количественными оценками и классификацией, основанной на учете ведущих определительных признаков каждой паразитарной нозоформы.

### **Проверь себя**

1. Формы нозоареалов.
2. Что такое предсказание?
3. Прогнозируемые системы.
4. Принципы номенклатуры инвазионных болезней.
5. Задачи эпизоотического прогнозирования инвазионных болезней сельскохозяйственных животных.



6. Экологическая валентность.
7. Эпизоотическая валентность.
8. Методы эпизоотологического прогнозирования.
9. Для чего необходимо районирование паразитарных болезней?

### **Библиографический список**

Агриненко Н. А. Методы лабораторных исследований патогенных простейших/ Н. А. Агриненко. – М., 1953.

Акчурин И. А. О методологических проблемах математического моделирования в биологии/ М. Ф. Веденов, Ю. В. Сачков// «Математическое моделирование жизненных процессов». – М.: Мысль, 1968. – С. 7-44.

Алексеев В. В. Математические модели многокомпонентных паразитоценозов/ В. М. Беляев, В. Б. Георгиевский, Ю. М. Логофет// «Паразитоценология. Теоретические и прикладные проблемы. Глава 9-я». – М.: Свирежев Киев: «Наукова думка», 1985, С. 194 -222.

Асадов С. М. О гельминтофауне домашних и диких жвачных в Азербайджане// «Труды ин-та зоологии АН АзССР т.21», 1960. – С. 97-108.

Бакулов И. А. Эпизоотологическая классификация инфекционных болезней// Ветеринарная газета. – 1996. – № 8.

Бакулов И. А. Современные проблемы эпизоотологии// Ветеринария. – 1991. – № 7. – С. 32-35.

Бауэр О. Н. Популяционная экология паразитов рыб, состояние и перспективы// Паразитологический сборник. Т. XXXIX. – Л.: Наука, 1980. – С. 24-34.

Бауэр О. Н. Популяция и динамика её численности у гельминтов/ А. М. Лопухина// Паразитологический сборник, 1977. т. XXVII, С. 169-180.

Баянов М.Г. О локальной популяции гельминтов// Паразитология, – 1997. – № 11, в. 2, С. 89-96.

Беклемишев В. Н. Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ// «Труды по защите растений т. 1», 1931. – в. 2, С. 278-358.

Беклемишев В. Н. О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим// Медицинская паразит. и паразит. болезни. – 1945. – № 14, в. 1, С. 4-11.

Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей// Бюллетень МОИП, отд. биол., т. 56(5), С. 3-30.

Беклемишев В. Н. Возбудители болезней как члены биоценозов// Зоологический журнал. – 1956. т. XXXV, в. 12, С. 1765-1779.

Беклемишев В. Н. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов// Зоологический журнал. – 1959. т. XXXVIII, в. 8, С. 1128-1137.

Беклемишев В. Н. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций эктопаразитов и нидиколов// Зоологический журнал. – 1961. т. 40, в. 2, С. 149-158.

Беклемишев В. Н. Об общих принципах организации жизни// Бюллетень МОИП. 1964.– № 2, в. 69, С. 22-38.

Беклемишев В. Н. Биоценотические основы сравнительной паразитологии. – М.: Наука, 1970. – 488 с.

Беляков В. Д. Общие закономерности функционирования паразитарных систем// Паразитология. – 1986. т. 20, в. 4, С. 249-255.

Березанцев Ю.А. Эпидемиология трихинеллёза// Зоологический журнал. – 1956. – В. 11, С. 1730.

Безр С. А Методы изучения промежуточных хозяев возбудителя описторхоза/ Ю. В. Белякова, Е. Г. Сидоров Е.Г., Алма-Ата.: Наука Каз.ССР. – 1987. – 88 с.

Боев С. Н. Сезонная динамика диктиокаулёза овец на юго-востоке Казахстана/ Бондарева В.И.// Ветеринария. – 1944. – №4, С. 20.

Боев С. Н. Опыт географического районирования гельминтофауны копытных Казахстана// Материалы научн. конф. по вопросам зоогеографии суши. 15-21 авг. Алма-Ата.: изд-во АН Каз ССР. – С. 17-19.

Бреев К.А. О распределении личинок подкожных оводов в стадах крупного рогатого скота. Негативно-биномиальное распределение как модель распределения личинок оводов// Паразитология. –1968-а. т. 2, в. 4, С. 322-333.

Бреев К. А. О распределении личинок подкожных оводов в стадах крупного рогатого скота. II Экспонента к негативно-биномиального распределения как мера дисперсии заражения животных оводами// Паразитология. –1968-б. т. 2, в. 5, С. 381-394.

Бреев К. А. Применение негативно-биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. – 1972. – Л-д. 70 с.

Бреев К.А. Применение математических методов в паразитологии// Известия ГосНИОРХ. –1976. т. 105, С. 109-126.

Бритов В. А. О некоторых различиях между естественными и синантропными штаммами трихинелл// Wiadomosci parasit., S.– 1969. – С. 550-560.

Брудастов А. Н. О предмете общей паразитологии// Актуальные вопросы медицинской паразитологии. Ташкент: изд-во Ташкентского мед. Ин-та. – 1978. – С. 3-8.

Буланова-Захваткина Е.М. Панцирные клещи–орибатиды. – 1967. – М.: изд-во Высшая школа. – 255 с.

Василевич Ф. И. Общая паразитология/ А. С. Донченко, И. М. Зубарева// Учебное пособие. – М.: МВА, 2013. – С. 173.

Василькова З. Г. К методике гельминтоовоскопических обследований овощей Л. П.– 1930. – № 6, С. 5-6.

Василькова З. Г. К вопросу о методике гельминтоовоскопического исследования почвы, воды, овощей. – 1935. – № 1, С. 13-15.

Василькова З. Г. Методы гельминтологического исследования воды и почвы// Гигиена и здоровье. – 1941. – № 1, С. 37-39.

Василькова З. Г. Основные (копрологические) методы исследования испражнений на гельминтозы// Серия: «Новости медицины».– 1950.– М.: из-во АМН СССР, в. 17, С. 99-104.

Вибе П. П. К гельминтофауне собак Семипалатинской области// Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии// Труды 4-й научн. Конф. по природной очаговости болезней и вопросам паразитологии Казахстана и республик Средней Азии 15-20 сент. г. Алма-Ата: ин-т Зоологии АН КазССР. – 1960. – С. 302-303.

Гагарин В. Г. Понимание специфичности гельминтов и его значение в теории и практике// Гельминты животных и растений в Киргизии. – 1968. – Фрунзе. – С. 24-35.

Галактионов К. В Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид группы *Pygmaeus* (Trematoda: Microphallidae)/ А. А. Добровольский//

Эколого-паразитологические исследования северных морей. – 1984. – Апатиты.: из-во К.-Ф АН ССР. – С. 8-41.

Гевондян С. А. Влияние витамина А на течение мюллерииоза у овец при заражении активными личинками// Материалы научн. Конф. ВОГ. – 1965. ч. 3, М.: С. 53-57.

Гинзбург Л. Р. Уравнения теории биологических сообществ// Математическое моделирование в биологии. – 1975. – М.: Наука, С. 53-91.

Гиченок Л. А. Экологическая концепция паразитизма А. А. Филиппченко и её развитие// Эволюция паразитов. Материалы 1-го Всесоюзного Симпозиума 16-19 окт.– 1991. – Тольятти, АН СССР, С. 37-42.

Гнедина М. П. Изыскание методов гельминтологического анализа воды открытых водоёмов// Доклады ВАСХНИЛ. – 1936. в. 2, С. 89-93.

Гнедина М. П. Изыскание методов исследования травы на яйца и личинки гельминтов// Работы по Гельминтологии. – 1937. – М.: из-во ВАСХНИЛ, С. 183-188.

Гранович А. И. Паразитарные системы и структура популяций паразитических организмов// Паразитология. – 1996. т. 30, в. 4, С. 343-356.

Грейг Смит П. Количественная экология растений. – . 1967.– М.: изд-во «Мир», 360 с.

Громашевский П. В. Общая эпидемиология, учение об эпидемии и движущей силы эпидемического процесса. – 1965. – М.: изд-во «Медицина», 182 с.

Губанов Н. М. Гельминтофауна промысловых млекопитающих Якутии. – 1964. – М.: из-во «Наука», 164 с.

Демидов Н. В. Фасциолёзы сельскохозяйственных животных: автореф. дисс. ... д-ра. вет. наук, М., 1963.

Диков Г. И. Опыт анализа гельминтологической ситуации овец Талды-Курганской области Казахской ССР// Научн. Конф. ВОГ 8 -12 дек.– 1958. – С. 41-42.

Диков Г. И. Аскаридиоз кур и меры борьбы с ним. Брошюра. – 1960. – Джамбул, 28 с.

Догель В. А. Зависимость распространения паразитов от образа жизни животных-хозяев// Сборник в честь проф. Н.М.Книповича. Л-д.– 1927. – С. 17-43.

Догель В. А. Курс общей паразитологии. 1-е издание. Л-д.– 1941. – Учпедгиз, 287 с.

Догель В. А. Курс общей паразитологии. 2-е издание. Л-д – 1947. – Учпедгиз, 372 с.

Догель В. А. Общая паразитология. – 1962. – М.: «Высшая школа», 464 с.

Жмаева З. М. Кровососущие клещи. Общие вопросы сбора и обработки материалов/ А. А. Земская, Е. Г. Шлугер// Методы изучения природных очагов болезней человека. – 1964. М.: «Медицина», С. 68-73.

Жмаева З. М. Иксодовые клещи/ С. П. Пионтовская// Методы изучения природных очагов болезней человека. – 1964.– М.: «Медицина», С. 73-89.

Засухин Д. Н. Протозойные болезни// Методы изучения природных очагов болезней человека. – 1964. – М.: «Медицина», С. 296-307.

Земская А. А. Гамазовые клещи// Методы изучения природных очагов болезней человека. – 1964. – М.: «Медицина», С. 94-104.

Ильинских Е. Н. Описторхозно-меторхозная инвазия у человека в Западной Сибири: автореф дисс. Д-ра. мед. – Томск. – 2005. – 47 с.

Карманова Е. М. Биология нематоды *Histrichis tricolor* Dujardin, паразита домашних и диких уток// Доклады АН СССР, нов. Сер. – 1956. т. 111. – № 1, С. 245-247.

Карманова Е.Н. Биология нематоды *Histrichis tricolor* Dujardin и некоторые сведения по эпизоотологии гистрихоза// Труды ГЕЛАН. – 1959. т. 9, С. 113-125.

Контримавичус В. Л. Динамика зараженности гельминтами и латентные гельминтозы зайца-беляка Якутии/ М. В. Попов// Ученые записки Московского Гос. Педагогического ин-та. – 1956. т. 96, вып.6, С. 87-126.

Контримавичус В. Л. Явление латентных гельминтозов у зайцев// 9 – е Совещание по паразитологическим проблемам. – 1957. – М.– Л-д: изд-во АН СССР, С. 117-118.

Контримавичус В. Л. Гельминтофауна кунных и пути её формирования. – 1969. – М.: «Наука», 432 с.

Контримавичус В. Л. Паразитизм и эволюция экосистем// Журнал Общей биологии. – 1982-а. т. XLIII. – № 3, С.291-302.

Контримавичус В. Л. Современные проблемы экологической паразитологии// Журнал Общей биологии. – 1982-б. т. XLIII. – № 6, С. 764-774.

Котельников Г. А. Гельминтологические исследования животных и окружающей среды. – 1984. – М.: «Колос», 208 с.

Корн Г. и Корн Т. Справочник по математике для научных работников и инженеров. – 1970. – М.: изд-во «Наука», 720 с.

Крастин Н. И. К эпизоотологии диктиокаулёза крупного рогатого скота// Ветеринария. – 1944. – № 8-9, С. 14-17.

Крастин Н. И. Изучение эпизоотологии диктиокаулёза крупного рогатого скота в Хабаровском крае/ В. М. Ивашкин// Труды Дальневосточного НИВИ. – 1945. т. 1, С. 89-106.

Крастин Н. И. Краткая история и современное состояние вопроса о методах профилактики диктиокаулёза телят// Труды Дальневосточного НИВИ, т. 2 С. 303-312.

Крылов М. В. Возбудители протозойных болезней домашних животных и человека. – 1994. т. 1 и 2. С-Петер., ЗИН РАН, С. 284 и 269.

Кучерук В. В. Количественный учет важнейших теплокровных носителей болезней/ Э. И. Коренберг// Методы изучения природных очагов болезней человека. – 1964. – М.: «Медицина», С. 129-153.

Кучерук В. В. Поиски и изучение эпизоотий// Методы изучения природных очагов болезней человека. – 1964. – М.: «Медицина», С. 117-128.

Лакин Г. Ф. Биометрия. – 1968. – М.: 343 с.

Левашов М. М. Гельминтофаунистический статус СССР и опыт характеристики гельминтов по эколого-географическим зонам. –1950. –автореф. д-ра. ... дисс. Аннот. Дисс. В Трудах ГеЛАН. – 1952. т. 6, С. 392-396.

Левашов М. М. Об изучении гельминтофауны птиц СССР (Материалы к познанию гельминтофауны СССР)// Работы по гельминтологии. – 1953.–М.: из-во АН СССР, С. 349-357.

Лейкина Е. С. Вопросы природной очаговости гельминтозов человека// Мед. паразит, и паразит. Болезни. – 1969. т. 4. – № 4, С. 482-489.

Любищев А. А. Об ошибках применения математики в биологии// Журнал Общей биологии. – 1969. т. 30. – № 5, С. 572-584.

Ляпунов А. А. О математическом подходе к изучению жизненных явлений// Математическое моделирование жизненных процессов. – 1968. – М.: «Мир», С. 65-107.

Ляпунов А. А. О методологических вопросах математической биологии/ Г. П. Багриновская// Математическое моделирование в биологии. – 1975. – М.: С. 5-18.

Мазурмович Б. Н. Паразитические черви амфибий, их взаимоотношения с хозяевами и внешней средой. – 1951. – Киев, изд-во Киевского Госуниверситета, 99 с.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. – 1971. – М.: «Мир», 454 с.

Малыгин С. А. Нематоды рода *Strongyloides* (Grassi, 1879). Опыт изучения анатомии и систематики и наблюдения по биологии представителей рода *Strongyloides*// Труды Кировской областной ветбаклаборатории. – . 1940. в. 2, С. 3-74.

Маркевич А. П. Влияние среды на распространение паразитов и частоту паразитарных заболеваний// Труды Башкирской НИВС. – 1943. т. 4, С. 123-132.

Маркевич А. П. Происхождение и пути формирования паразитофауны домашних животных и человека// Успехи современной биологии. – 1944. т. 18, в. 2, С. 247-262.

Маркевич А. П. Принципы и пути комплексного изучения паразитологической ситуации в связи с организацией массовых оздоровительных мероприятий. – 1967. т. 1, в. 1, С. 5-12.

Маркевич А. П. Методологические проблемы паразитологии и её задачи по созданию синтетической (номотетической) науки о паразитизме// Паразитоценология на начальном этапе. Труды Всесоюзного съезда паразитоценологов. – 1983. – Киев.: 1985-а, С. 7-18.

Маркевич А. П. Паразитоценология: становление, предмет, теоретические основы и задачи// Паразитоценология. Теоретические и прикладные проблемы. – 1985-б.– Киев.: «Наукова думка», С. 16-36.

Марченко В. П. Паразитология/ В. А. Марченко, Е. С. Белоусов. – 1991. т. XXV, в. 4, С. 297-304с.



Марченко В. А. Т-клеточный ответ при паразитировании личинок овечьего овода *Oestrus ovis*/ В. П. Марченко В// Паразитология. – 1994. т. XXVIII, в. 2, С. 156-166.

Марченко В. А. Зависимость между уровнем численности овечьего овода и иммунным ответом// Паразитология. – 1997. т. XXXI, в. 4, С. 281-295.

Маслов А. В. Развитие водных фаз и формирование преддиапаузного состояния у самок комаров *Culiseta*// Применение математических методов в биологии. – 1963. т. 2-й, в. 1. Л-д: изд-во ЛГУ, С.132-139.

Меркушава І. В. Аб некатарых калькасных паказычкаў якіх выкарастоўваюцца ў гельмінталагічных экалага-фауністычных даследаваннях// Весці Акадэміі Навук Беларускай ССР. – 1975. – №6, серія біялагічных навук, С. 82-86.

Мошковский Ш. Д. Вспомоотношения хозяина и паразита при малярии и их значение для эпидемиологии и терапии// Педиатрия. – 1939. в. 7, С. 71-83.

Мошковский Ш. Д. Количественные закономерности эпидемиологии малярии// Мед. Паразит. – 1943. т. 12, в. 4., С. 3-23.

Мошковский Ш. Д. Функциональная паразитология// Мед. Паразит. И паразит. болезни. – 1946. – № 4, 5 и 6, Сс. 23-36, 28-42, 1-19.

Мошковский Ш. Д. Основные закономерности эпидемиологии малярии. – 1950. – М.: изд-во А.М.Н., 323 с.

Мошковский Ш. Д. Некоторые особенности эпидемиологии паразитарных и трансмиссивных болезней// Сборник работ по гельминтологии. – 1958. – Алма-Ата, Кзгосиздат, С. 274-287.

Мошковский Ш. Д. О фенологии инфекций и некоторых, связанных с ней, понятиях эпидемиологии трансмиссивных болезней// Журнал гигиены, эпидемиологии, микробиологии и иммунологии. – 1961. – № 5, С. 459-467.

Новак Д. Д. Руководство по общей эпизоотологии. – 1998. – Новосибирск, изд-во НГАУ, 415 с.

Нюберг Н. Д. О познавательных возможностях моделирования// Математическое моделирование жизненных процессов. – 1968. – М.: «Мир», С. 136-151.

Одум Ю. Основы экологии. – 1975. – М.: изд-во «Мир», 740 с.

Одум Ю. Экология. Тт. 1-й и 2-й.– 1986. – М.: изд-во «Мир», 327 и 376 сс.

Олсуфьев Н. Г. Лабораторная диагностика особо опасных и малоизвестных бактериальных инфекций. – 1963. – Ростов-на-Дону, С. 316-351.

Павлов Ю. Л. Модель распределения численности паразитов/ Е. П. Иешко// Доклады АН СССР. – 1986. т. 289. – № 3, С. 746-748.

Павловский Е. Н. Организм как среда обитания// Природа. – 1934.– № 1, С. 80-91.

Павловский Е. Н. Учение о биоценозах в приложении к паразитологическим проблемам// Известия АН СССР. – 1937. – № 4, С. 1385-1422.

Павловский Е. Н. О природной очаговости инфекционных и паразитарных болезней// Вестник АН СССР. – 1939. – № 10, С. 98-108.

Павловский Е. Н. Экологическое направление в паразитологии// Журнал Общей биологии. – 1945. т. VI. – № 2, С. 65-92.

Павловский Е. Н. Учение о природной очаговости трансмиссивных болезней человека// Руководство по паразитологии человека с учением о переносчиках трансмиссивных болезней. – 1946-а. т. 2-й, М.: изд-во АН СССР, С. 915-938.

Павловский Е. Н. Условия и факторы становления организма хозяином паразита (этюды по эволюционной паразитологии)// Зоологический журнал. – 1946-б. т. XXV, в. 4, С. 289-304.

Павловский Е. Н. Биоценология и паразитизм// Зоологический журнал. – 1948. т. XXVII, в. 2, С. 97-112.

Павловский Е. Н. Природная очаговость трансмиссивных болезней.– М.: Л-д: изд-во «Наука», 211 с.

Петрищева П. А. Кровососущие комары (Culecidae), мокрецы (Heleidae), слепни (Tabanidae)// Методы изучения природных очагов болезней человека. – 1964-а.– М.: «Медицина», С. 12-35.

Петрищева П.А. Москиты// Методы изучения природных очагов болезней человека. – 1964-б.– М.: «Медицина», С. 46-53.

Петров А. М. Ветеринарно-гельминтологические исследования/ Гагарин В.Г.// Лабораторные методы исследований в ветеринарии. – 1953. Т. 1-й.– М.: «Сельхозгиз», С. 357-414.

Петрушевский Г. К. Достоверность количественных показателей при изучении паразитов рыб/ Л. Г. Петрушевская// Паразитологический сборник Зоол. Ин-та АН СССР. – 1960. т. 19, М.-Л.-д: «Наука», С. 333-343.

Плохинский Н. А. Биометрия. – 1961. – Новосибирск, 362 с.

Плохинский Н. А. Биометрия. – 1970. – М.: 362 с.

Пухов В. И. Эпизоотология и профилактика при диктиокаулёзе овец// Труды Ростовской областной ветопытной станции. – 1940. в. 8, С. 200-225.

Райков Б. Е. Зоологические экскурсии/ М. Н Римский-Корсаков. – 1940. – М.: «Топикал», 640 с.

Рашевский Н. Математические основы общей биологии// Математическое моделирование жизненных процессов. – 1968-а.– М.: С. 271.

Рашевский Н. Модели и математические принципы в биологии// Теоретическая и математическая биология. – 1968-б.– М.: «Мир», С. 48-67.

Реймерс Н. Ф. Популярный биологический словарь. – 1991. – М.: «Наука», 539 с.

Ройтман В. А. Популяционная биология гельминтов пресноводных биоценозов// Итоги наука и техники. Зоопаразитология. – 1981. – М.: изд-во ВИНТИ, т. 7, С.43-88.

Рокицкий П. Ф. Введение в статистическую генетику. – 1974. – Минск.:448 с.

Ромашов В. А. О внутривидовых единицах у гельминтов// Экология гельминтов. – 1977.– Ярославль, Ярославский госуниверситет, С. 79-85.

Роскин Г. И. Микроскопическая техника/ Л. В. Левинсон. – 1957. – М.-Л.-д.: 468 с.

Рухлядев Д. П. Географическое распространение паразитических червей и их хозяев, парнокопытных Крыма и Кавказа// Материалы научн. конф. по вопросам зоогеографии

суши 15 – 21 авг.– 1960. – Алма-Ата, изд-во АН КазССР, С. 110-111.

Рухлядев Д. П. Гельминтогеография как метод уточнения исторического расселения диких парнокопытных животных Крыма и Кавказа// Материалы 1-го Всесоюзного Совещания по млекопитающим. – 1961. ч. 1-я, М.: изд-во МГУ, С. 142-143.

Рыжиков К. М. К вопросу о терминологии, характеризующей отношения гельминта и хозяина и путях анализа этих взаимоотношений. // Проблемы общей и прикладной гельминтологии. 1973.– М.: из-во «Наука», С. 119-123.

Раскин Э. В. Эпизоотология, патогенез и профилактика стронгилоидоза овец// Материалы Совещания по борьбе с гельминтозами сельскохозяйственных животных, проведённого в г. Чимкенте. – 1968. – Алма-Атаю.: С. 132-136.

Сафьянова В. М. Мошки// Методы изучения природных очагов болезней человека. – 1964. – М.: «Медицина», С. 36-45.

Свирижев Ю. М. Система паразит-хозяин (хищник-жертва) –классический объект математической экологии/ Д. О. Логофет// Паразитоценология на начальном этапе. – 1985. – Киев.: «Наукова думка», С. 200-212.

Сергиев П. Г. Малярия и борьба с ней в СССР/ А. И. Якушева. –1956. М.

Сергиев П. Г. 1966. Основные итоги и перспективы борьбы с геьминтозами человека в СССР. Мед паразит. и паразит. Болезни/ Е. С. Шульман, И. Г. Абрамова. – 1996. – № 6, С. 643-652.

Сергиев П. Г. Малярия/ Н. Н. Жуханина, Н. А. Дёмина, Н. К. Шипицины, Н. Н. Озерецковская, А. Я. Лысенко, С. А. Рабинович, И. Н. Семашко, К. С. Фонарёва// Руководство по микробиологии, клинике и эпидемиологии инфекционных болезней. – 1968. – М.: «Медицина», С. 37-115.

Скрябин К. И. Программа курса паразитологии и инвазионных болезней домашних и диких животных, читанного студентам Донского ветеринарного института. – 1918. – Ростов-на Дону, 4 с.

Скрябин К. И. Симбиоз и паразитизм в природе. Введение в изучение биологических основ паразитологии. – Петроград. – 1923, 205 с.

Скрябин К. И. Современные представления о роли паразитических червей в патологии// 9-й Всероссийский Съезд бактериологов, эпидемиологов и санитарных врачей. 2- 31 мая 1925. – М.: «Наркомздрав», в. 3. С.17-18.

Скрябин К. И. Ведение в практику изучения паразитических червей понятия гельминтоценотического индекса/ Р. С. Шульц// Профилактикт. – 1927. – Мед. – № 4, С. 21-28.

Скрябин К. И. Об унификации гельминтологической номенклатуры/ Р. С Шульц// Вестник микробиологии и эпидемиологии. – 1928. т. 7, в. 4, С. 401-409.

Скрябин К. И. Основы общей гельминтологии/ Р. С. Шульц. – 1940. – М.: Сехозгиз, 470 с.

Скрябин К. И. Принципы научной номенклатуры гельминтозов/ Р. С. Шульц// Теоретические основы советской гельминтологической школы. – М.: Изд-во МСХ СССР, С. 34-38.

Скрябин К. И. Строительство гельминтологической науки и практики в СССР/ Н. П. Шихобалова, А. М. Петров, М. М. Левашов. – 1962. т. 1. – М.: изд-во АН СССР, 297 с.

Смирнов Л. В. К вопросу о моделировании биологических явлений// Применение математических методов в биологии. – 1963. т. II. Л-д: изд-во ЛГУ, С. 33-36.

Сохин А. А. Методологические проблемы инфекционной патологии и иммунологии. – 1979. – Киев: «Здоровье», С. 7-18.

Стентон Гланц, Медико-биологическая статистика. – 1999.– М.: «Практика», 459 с.

Сукачев В. Н. Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения// Программа и методика биоценологических исследований. – 1966. – М.: «Наука», С. 7-19.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Популяции, биогеоценозы и биосфера земли// Математическое моделирование в биологии. Материалы 1-й школы по математическому моделированию сложных биологических систем. – 1975. – М.: «Наука», С. 19-29.

Толстов Г. Ф. Некоторые данные по прединвазионному развитию личинок хабертий в условиях Узбекской ССР// Материалы научн. конф. ВОГ 9 – 12 дек.– 1963. ч. 2-я. М.: С. 128-130.

Трач. В. Н. Экологическая характеристика стронгилят домашних жвачных животных. Сообщение 1-е. Плодовитость стронгилят// Проблемы паразитологии. Материалы VIII научн. конф. паразитологов УССР. Ч. 2-я.–1975. – Киев: С. 214.

Урзаев Н. А. Биогеоценоз и болезни животных. – 1978. – М.: «Колос», 208 с.

Урбах В. Ю. Биометрические методы. 1961.– М.: 466 с.

Фёдоров К. П. Экология лёгочных гельминтов зайца-беляка. – 196. – автореф. дисс. ... канд. вет. наук, 27 с.

Фёдоров К. П. Некоторые наблюдения по циркуляции в природе трематод сем. Plagiorchiidae, Luhe, 1901 в Северной Кулунде// Зоологические проблемы Сибири. Четвёртое совещание зоологов Сибири. –Новосибирск, 1972. – С. 196-197.

Федоров К. П. Автоматизированная обработка гельминтологических материалов/ Б. Ф. Ласкин. – 1980. – Новосибирск: «Наука», 96 с.

Фёдоров К. П. Закономерности пространственного распределения паразитических червей. – Новосибирск, 1986. – 256 с.

Фёдоров К. П. О биоценотической целостности сообществ паразитов и хозяев// Сибирский экологический журнал. – 1996-а.– № 6, С. 541-553.

Фёдоров К. П. Эпизоотологический процесс – отражение симфизиологических связей в паразитарной системе// Материалы научн. конф. паразитологов. – 1996-б.– Санкт-Петербург.: Военно-медицинская Академия, 1996.

Фёдоров К. П. О некоторых актуальных проблемах описторхозов человека/ В. А. Наумов, В. Г. Кузнецова, Г. Ф. Белов// Мед. паразит. и паразит. болезни. – 2002. – №3 С. 7-9.

Фёдоров К. П. Эпизоотологические процессы инвазионных болезней – отражение экологических особенностей их возбудителей// Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Материалы 1-й региональной научн.

конференции Новосибирского отделения Общества паразитологов РАН. – 2002. – С. 198-201.

Фёдоров К. П. Эпизоотологические особенности протозоозов и их номенклатура// Современные проблемы эпизоотологии. Материалы международной научн. конф. 30 июня 2004 г. Новосибирск – Краснообск. – 2004. – С. 350-357.

Фёдоров К. П. Эпизоотические процессы трематодозов как отражение моделей развития их возбудителей/ И. М. Зубарева// Основные достижения и перспективы развития паразитологии. Материалы научн. конф., посвященной 125-летию акад. К.И.Скрябина и 60-летию ГеЛАН 14-16 апр. 2004. – М.–С. 325-327.

Фёдоров К. П. Принципы построения общей теории эпизоотологии инвазионных болезней/ И. М. Зубарева// Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем востоке. – 2005. – Новосибирск, ИСиЭЖ СО РАН, С. 214-218.

Федоров К. П. Основы ветеринарной паразитологии/ А. С. Донченко, Ф. И. Василевич, И. М. Зубарева// Учебник для студентов высших учебных заведений. – Новосибирск, 2013. – 493с.

Филиппов В. В. Эпизоотология гельминтозов сельскохозяйственных животных. – 1988. – М.: «Агропромиздат», 288 с.

Филиппченко А. А. Экологическая концепция паразитизма и самостоятельность паразитологии как научной дисциплины// Проблемы общей паразитологии// Ученые записки ЛГУ. – №13, сер. биол., т. 3, в. 4. – 1937.– С. 4-14.

Филиппченко Ю. А Изменчивость и методы её изучения. Издание 5-е.– 1978. – Л-д: « Наука», 238 с.

Фрисман Е. Я. Стохастическая модель гельминтологического заражения/ Э. Х. Гинзбург, К. П. Фёдоров// Сообщение 1-е. Построение модели// Паразитология. – 1972. т. 6, в. 5, С. 408-415.

Фрисман Е. Я. Стохастическая модель гельминтологического заражения/ Э. Х. Гинзбург, К. П. Фёдоров// Сообщение 2-е Приложение модели// Паразитология. – 1975. т. 9, в. 6, С. 489-493.

Холодковский Н. А. Гельминтологические заметки// Труды. – С-Петербург: Общества Естествоиспытателей. –1900. т. 31, в. 1. С. 135-136.

Чайка С. Ю. Паразитизм – существование организмов в составе паразитарных систем// Паразитология. – 1998. т. 32, в. 1, С. 3-10.

Чеботарёв. Р. С. Паразитозы сельскохозяйственных животных. – 1965. –Минск: изд-во «Урожай», 185 с.

Чеботарёв В. С. Изучение клинико-гематологических и гемодинамических показателей при диспепсии телят// Материалы научн. конф. молодых ученых. Казань, 1971.

Шапошников Г. Х. 1974. Популяция, вид, род как живые системы и их структура у тлей// Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л-д.: «Наука», С. 106-173.

Шигин А. А. Пресноводный биоценоз как система, лимитирующая численность трематод// Работы по гельминтологии. – М.: «Наука», С. 178-196.

Шульман С. С. Паразитизм и смежные с ним явления/ А. А. Добровольский// Паразитологический сборник ЗИН АН СССР. – 1977.– Л-д.: «Наука», С. 230-249.

Шульц Р. С. Латентные гельминтозы и их эпизоотологическое значение/ Э. А. Давтян// Труды ГеЛАН. – 1952. т. 6, С. 305-314.

Шульц Р. С. О формах хозяино-паразитных отношений в гельминтологии/ Э. А. Давтян// Зоологический журнал. – 1954 т. XXXIII, в. 6, С. 1201-1205.

Шульц Р. С. Паразитизм (опыт анализа понятия)// Труды Ин-та ветеринарии. – 1954. – Казах. Филиала ВАСХНИЛ, т. 6, С. 492.

Шульц Р. С. Резервуарный паразитизм и его биологическое и практическое значение/ Э. А. Давтян// Известия АН Арм.ССР, биол. И сельхоз. Науки. – 1955. т. 8, С. 154-166.

Шульц Р. С. Изменчивость и вирулентность гельминтов/ Э. А. Давтян// Проблемы паразитологии. Труды 2-й научн. конф. паразитологов УССР. – 1956. – Киев.: ин-т зоологии АН УССР, С. 119-120.



Шульц Р. С. Проблема вирулентности и изменчивости гельминтов/ Э. А. Давтян// Труды НИВИ Казахского филиала ВАСХНИЛ. – 1957. т. 8, С. 335-356.

Шульц Р. С. Проблема противогельминтозных мероприятий в Казахстане// Объединённая научная сессия по проблеме повышения продуктивности животных в Казахстане. – 1959. –Алма-Ата.: Казах.АСХН, С. 101-103.

Шульц Р. С. Проблема вирулентности и инвазионности гельминтов/ Э. А. Давтян// Известия АН Арм. ССР. – 1959. т. 12, биол. Науки– № 9, С. 13-17.

Шульц Р. С. Гельминты и гельминтозы сельскохозяйственных животных/ Г. И. Диков. – 1964. – Алма-Ата.: Изд-во «Кайнар», 388 с.

Шульц Р. С. Патологические и иммунологические реакции после заражения прогрессивно увеличивающимися дозами гельминтов (на примере гетеракидоза и акаридиоза цыплят)/ Э. Х. Даугалиева// Проблемы патологии иммунитета и химиопрофилактики гельминтозов сельскохозяйственных животных. – 1968-а.– Алма-Ата.: С. 126-145.

Шульц Р. С. Иммунологическая толерантность к гельминтам (экспериментальные исследования на модели цыплят-аскаридии)/ Э. Х. Даугалиева// Материалы семинара-совещания по борьбе с гельминтозами сельскохозяйственных животных. – 1968-б.– Алма-Ата.: С. 179-183.

Шульц Р. С. Изучение проблемы эпизоотологии гельминтозов сельскохозяйственных животных// Строительство гельминтологической науки и практики в СССР. – 1969. Т.IV, М.: «Наука», С. 308-359.

Шульц Р. С. Основы общей гельминтологии/ Е. В. Гвоздев.– 1970. Т.1. М.: «Наука», 492 с.

Шумакович Е. Е. Общая эпизоотология гельминтозов сельскохозяйственных животных. – Автореф. дисс. ... д-ра. Аннотировано в Трудах ГеЛАН. – 1954. т. 7, С. 368-373.

Anderson R. M. Population dynamics of the cestode *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas,1781) in the bream (*Abramis bramae* L.)// Journal of Animal Ecology. – 1974-a. v. 48, hh/ 305-321.

Anderson R.M. 1974-b. Mathematical models of the host-helminths parasite interactions// M.B. Uscher and M.H. Williamson (Ed), Ecological Stability, pp. 43-70.

Anderson R.M. 1977. A critical assessment of Crofton's model of population dynamics of host-parasite interactions// Prociding Spring Meet. British Soc. Parasite. Abstract. Parasitology, v. 75, N2, p. 7.

Anderson R.M., May R.M. 1978. Regulation stability of the host-parasite interactions. I. Regulatory processes. // Journal of the animal ecology, v. 47, p. 219 – 248.

Anscomb F.Y. 1950. Sampling theory of the negative binomial and logarithmic series distributions. // Biometrika, v. 37, p. 358-382.

Bliss C.J., Fischer R. 1953. Fitting the negative binomial distribution to biological data and note on the fitting of the negative binomial. // Biometrika, v. 9, N2, p. 176 – 200.

Brass W. 1958. Simplified methods of fitting of truncated negative binomial distribution. // Biometrics, v. 45, p. 59 – 68.

Braun V. 1883. Plathelminthes. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, v. 4, Abt. 1, Ss. 567-925.

Brumpt E. 1936. *Precis de Parasitologie*. Paris, 1084 pp.

Cameron T. 1958/ *Parasites and Parasitism*. London; New York, 215 pp.

Collery M. 1922/ *Le Parasitisme et la symbiose*. Paris.

Crofton H.D. 1971-a. A quantitative approach to the parasitism. // Parasitology, v. 62, p. 179- 193.

Crofton H.D. 1971-b. A model of the host-parasite relationships. // Parasitology, v. 63, p. 343-364.

Dobell C.C. 1919. The amoeba living in man. I.

Esch G.M., Gibbons J.W., Borque J.E. 1975. An analyses of the relationships between stress and parasitism. // American midland Nat. v. 93, N 2, p. 339 – 353.

Fischer R.A. 1943. The relation between the number of individuals in random sample of an animal population. // Journal of animal ecology, N 12, p. 42 – 58.

Geiman Q. M. 1964. Comparative physiology mutualism, symbiosis and parasitism. // Ann. Review physiol., v. 26, p. 75.

Gettinby G. 1976. Ecological stability. London; Chapman and Hall.

Grasse P. 1935/ Parasites et Parasitisme. Paris.

Haukisalmi V. 1986. Frequency distributions of helminthes in microtine rodents in Finnish Lapland. // *Annals Zoologici*, v. 23, p. 141 – 150.

Haukisalmi V. 1991. Commones and rarity in parasitic helminths of voles. Helsinki; 79 pp.

Heirstone N. G. 1965. On the mathematical analyses of Schistosome populations. // *Bulletine of WHO*, v. 33, p. 45- 62.

Holms J.C. 1973. Site selection by parasitic helminthes: intraspecific interactions, site segregation and their importens to the development of helminthes communites. // *Canadian Journal of Zoology*, v.51, p, 333-347.

Holms J.C. and Price P.W. 1986. Communites of parasites // *Community ecology: Pattern of Process*. (Fd. Anderson D.J. and Kikkawa J.), Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Holms J.C. 1986. The Structure of helminthes communites. // *Parasitology- Quo vadit? Proceeding of the sixth International Cjngress of Parasitology*. Amsterdam, Acad. Sci., p. 203 – 208.

Kadlubowski R. 1961. Sposob oceny statisticzney wzrazlimosci pasozitow. // *Wiadomosci Parasitol.*, R. 7, N 2, s. 515 – 519.

Kennedy C.R. 1975. Ecological animal parasitology. Oxford e. a., Blackwell Sci. Publications, 163 pp.

Kisilewska K. 1970. Ecological organization of the intestinal helminth gron pings in *Clethrionomys glareolus* (Rogentium) // *Acta parasitologica Polonica*, v. 18, p. 197 – 208.

Lapage G. 1956. Veterinary parasitology. London-Edinburg.

Leickart R. 1879. Allgemeine Naturgeschichte der Parasiten. Leipzig und Heidelberg, Ss. 1 – 216.

Lincicome D.R. 1962. Chemical aspects of parasitism// *Ann. New York Acad. Sci.*, v. 113, N 1, p. 88.

Lincicome D.R. 1971. The goodness of parasitism, a new hypotesis // *Aspects of the Biology of symbiosis*. Ed. Cheng T.L., Baltimore-London Univers. Park. Press., Butterworths, p. 139.

Lincicome D.R., Rossam R.N., Jones W.C. 1960. Rate of body weight gain of rats infected with *Trypanosoma lewisi*. // *Journal Parasitology*, v. 46 (select B.), p. 42.

Lincicome D.R., Rossam R.N., Jones W.G. 1963. Growth of rats infected with *Trypanosoma lewisi*. // *Exper. Parasitology*, v. 14, p. 54.

Macko J.K. 1979. Population and classification of intrapopulation units of helminthes. // *Folia parasit.*, Praha, v. 28, p. 319- 326.

Martini E. 1932. Die Seuchen als biosoziologische Erscheinungen. // *Biologie*, Bd. 1, N 10, Ss. 16 – 23.

Martini E. 1941. *Lehrbuch der medizinischen Entomologie*. 2, Anfl., Jena.

May R.M. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*. Prinstone Univer. Press.

Milsum J.H. 1967. *Biological control System Analyses*. M. Craw Hilf: New York.

Minchin E. 1912. *An introduction to study of the Protozoa with special reference to Parasitic forms*. London.

Mochkovski Ch.D. 1936. Les relations entre l'hôte et le parasite dans le paludisme, considerations generales sur l'immunité et la virulence (Premier memoire).// *Bull. Soc. Path. Exot.* N 3, pp. 274 – 279.

Mueller J.F. 1962. Parasite-induced weight gain in mice. // *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, v. 113, p. 217.

Mueller J.F. 1966. Host-parasite relationship as illustrated by cestode *Spirometra mansonoides*. Host-parasite relationship. Ed. McCaulery J.E. Corvallis: Oregon State Univer. Press, p. 15.

Mueller J.F. and Read P. 1968. Growth stimulation induced by infection with *Spirometra mansonoides* spargan in propylthioraciltreated rats. // *Journal Parasitology*, v. 54, p. 51.

Nersell I. and Hirsch W.H. 1973. The transmission dynamics of schistosomes. // *Communications on Pure and Applied Mathematics*, v. 26, N 4, p. 395 – 453.

Noble E. and Noble G. 1971. *Parasitology. The biology of animal parasite*. 3-ed. Philadelphia.

Odening K. 1968. Parasitischer Parasitismus als Indikator der Endwirtsspezifität einiger Trematoden. // *Helminthologia*, T. IX, f. 1-14, Ss. 429 – 435.

Pennicuick L. 1971. Frequency distributions of parasites in a population of tree-spined sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* with

particular reference to the negative binomial distribution. // *Parasitology*, v. 63, pp. 389 – 406.

Prokopic J., Genov T. 1974. Distribution of helminthes in micromammals (Insectivora and Rodentia) under different ecological and geographical conditions// *Studie CSAV*, c.9, Praha, 159 pp.

Rausch R. L. Observations on Natural-focal zoonoses in Alaska. // *Archives of Enviromental Health*, v. 25, pp. 246-252.

Rausch R. L. and Wilson J.F. 1973. Reading of the adult *Echinococcus multilocularis* Leuckart, 1863 from sterile larvae from man.// *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, pp. 357 – 360.

Smith J.D. 1962. Introduction to animal Parasitology. London.

Sneth P.H.A., Sokal R. R. 1973. Numerical taxonomy. The principles and practice numerical classification. San Francisco, W.H. Freeman and Co., 573 pp.

Sokal R.R., Sneth P.H.A., 1963. Principles of Numerical Taxonomy. Freeman, San Francisco, 359 pp.

Sprent J.F.A. 1963. Introduction to animal Parasitology and immunology. Queensland Univer. Press.

Tallis G.M., Leiton M.R. 1969. Stochastic models of populations of Helminthic Parasites in the Definite Host // *Mathematical biosciences*, v. 4, N 1-2, pp. 39- 48.

Tenora F. 1967. Ecological study on Helminths of small rodents of Rochacska dolina walley. // *Acta Sci. Natur. Brno*, v. 1, N 5, pp. 163 – 208.

Tischler W. 1949. Grundzuge der teirrestrischen Tierocologie. Braunschweig.

Whitlock J.H. 1949. The relationship of nutrition to the development of the trichostrongyloides. // *Cornell vet.*, v. 39, p. 146.

Williams C. B. 1964. Patterns in the Ballens of the Nature. Academic Press. London – N.Y., 324 pp.

Wilson R.A., Bossert W.H. 1971. Primer of population Biology. Sinauer Associates, Inc., Connecticut.

## Оглавление

ВВЕДЕНИЕ .....	4
1. ПРИРОДА ПАРАЗИТИЗМА .....	6
1.1. Формирование представлений.....	6
о природе паразитизма .....	6
1.2. Популяционная сущность паразитарной системы .....	17
1.3. Паразитарные системы в биоценозах .....	31
1.4. Пространственная приуроченность паразитарных систем.....	32
1.5. Жизненные модели паразитов и типы паразитарных систем .....	40
2. СУЩНОСТЬ И ЗАДАЧИ ЭПИЗООТОЛОГИИ.....	48
ПАРАЗИТАРНЫХ БОЛЕЗНЕЙ .....	48
2.1    Сущность эпизоотологии инвазионных болезней.....	48
(о некоторых общих понятиях в эпизоотологии .....	48
инвазионных болезней).....	48
2.2. Эпизоотология инвазий и экология их возбудителей.....	57
2.3. Очаговость паразитарных болезней .....	59
2.4. Специфика эпизоотических процессов инвазионных болезней.....	82
3.    ОЦЕНКА ИНВАЗИРОВАННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ХОЗЯЕВ ПАРАЗИТАМИ .....	111
3.1. Общие положения.....	111
3.2. Методы выявления инвазированных хозяев.....	118
3.2.1. Диагностика протозоозов .....	118
3.2.2. Диагностика гельминтозов.....	121
3.2.3. Исследование инвазированности животных паразитическими членистоногими.....	150
4.    КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА ИНВАЗИРОВАННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ХОЗЯЕВ ПАРАЗИТАМИ .....	162
4.1. Общие вопросы. Решение фаунистических задач. Количественные методы качественных характеристик паразитарных систем .....	162
4.2. Статистическая оценка показателей инвазированности популяций хозяев .....	168
4.3. Алгоритмы вычислений показателей экстенсивности инвазий.....	179

4.4. Алгоритмы вычислений показателей обилия паразитов .....	183
4.5. Математическое моделирование эпизоотических процессов инвазионных болезней .....	206
5. ЭПИЗОТОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ИНВАЗИОННЫХ БОЛЕЗНЕЙ.....	221
5.1. Общие вопросы .....	221
5.2. Основные понятия и формулировки .....	222
5.3. Номенклатура инвазионных болезней и эпизоотологический прогноз ....	226
5.4. Эпизоотологическое прогнозирование как раздел эпизоотологии .....	229
5.5. Информационная база эпизоотического прогноза .....	231
5.6. Методы эпизоотологического прогнозирования .....	235
5.7. Картографический метод анализа и прогноза эпизоотических процессов	238
5.8. Районирование инвазионных болезней .....	240
Библиографический список .....	242

Ирина Михайловна Зубарева  
Федор Иванович Василевич  
Александр Семенович Донченко

## **Аспекты общей эпизоотологии инвазионных болезней**

Учебное пособие

*Редактор Н.К. Крупина  
Компьютерная верстка В.Н. Зенина*

Подписано к печати 19 февраля 2016  
Формат 60х84 1/18 тираж 100 экз.  
Объем 12,2 уч-изд. л., 17,2 усл. печ. л  
Изд. №66. Заказ № 1538

---

Отпечатано в Издательском центре НГАУ «Золотой  
колос».

630039, Новосибирск, ул. Добролюбова, 160