РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ПАРАЗИТОЛОГИИ

С.А. БЕЭР

БИОЛОГИЯ
ВОЗБУДИТЕЛЯ ОПИСТОРХОЗА

S.A. BE'ER

BIOLOGY
OF THE AGENT OF OPISTHORCHIASIS

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2005

Содержание

Памяти Николая Николаевича Плотникова 8
Благодарности 9
Предисловие 10
Summary 16
1. Возможный путь оценки эволюции паразитарных систем (концепция палеопаразитологии) 20
1.1. Некоторые общие принципы 20
1.2. Генезис формирования паразитарных систем описторхид, как пример "работы концепции" 23
1.3. Паразитарные системы *Opisthorchis felineus* в плейстоцене 28
Европа 29
Сибирь, Казахстан 31
К этому же примеру: основные этапы эволюции паразитарных систем *O. felineus* 34
1.4. Три принципиально важных этапа эволюции *O. felineus* 35
1.5. Совместимость трематод и специфических первых промежуточных хозяев — моллюсков из разноудаленных популяций 38
Тот же пример, некоторые прогнозы 43
2. История изучения *O.felineus* и заболевания с ним связанного 47
3. Общая характеристика ареала описторхоза 53
Оценка ситуации по описторхозу методом квантирования 63
Еще несколько слов об очагах описторхоза 64
4. Проблемы природной очаговости гельминтозов человека в России 67
5. Понятия очаговости при описторхозе 75
6. Жизненный цикл *O. felineus* 82
7. Яйца *O. felineus* и закономерности, связанные с вылуплением мирацидиев 85
7.1. Дифференциация яиц описторхид по ультраструктуре внешних оболочек 85
7.2. Вылупление мирацидиев 92
7.3. Механизмы удерживания яиц *O. felineus* на субстратах 97
7.4. Метод определения жизнеспособности яиц *O. felineus*, основанный на выходе мирацидиев 101
7.5. Элиминационные потенциалы водных биоценозов по отношению к свободноживущим жизненным формам *O. felinels* 105
8. Закономерности и механизмы регуляции взаимоотношений трематод и моллюсков 112
8.1. Регуляция взаимоотношений трематод и моллюсков 112
8.2. Некоторые закономерности распределения трематод в моллюсках 120
8.3. Сравнительная инвазированность моллюсков первых промежуточных хозяев *O. felineus*, партенитами трематод разных семейств на территории Европы и Западной Сибири 121

Множественные инвазии 122
Паразитарная сукцессия партенит 124
8.4. Паразито-хозяинная совместимость в аллопатрических гемипопуляциях трематод 127
8.5. Совместимость *O. felineus* и первых промежуточных хозяев — моллюсков 133
9. Особенности экологии и биологии моллюсков — первых промежуточных хозяев *O. felineus* 137
9.1. Первый промежуточный хозяин *O. felineus*. Положение в системе 141
Морфологические различия и некоторые варианты изменчивости 143
9.2. Поиск и сбор моллюсков 147
9.3. Определение плотности популяций моллюсков 151
9.4. Транспортировка и последующее содержание моллюсков 151
9.5. Определение возраста моллюсков 153
9.6. Методы паразитологического исследования моллюсков 153
9.7. Экспериментальное заражение моллюсков 156
9.8. Типизация мест обитания моллюсков — первых промежуточных хозяев *O.felineus* 158
9.9. Влияние абиотических факторов на изменение характера распространения первых промежуточных хозяев *O. felineus* 166
9.10. Особенности миграциии первых промежуточных хозяев *O. felineus*. Метод радиомаркировки 172
Метод радиомаркировки пресноводных моллюсков 172
Экспериментальная часть 173
Предварительные полевые испытания 175
Результаты многолетних полевых экспериментов 176
9.11. Сезонная динамика пораженности моллюсков *O. felineus* 182
10. Мирацидии и партениты 185
10.1. Морфология мирацидиев и партенит 185
10.2. Методы изучения партенит и личинок 189
10.3. Воздействие партенит трематод на организм моллюска 192
11. Церкарии трематод, встречающиеся в первых промежуточных хозяевах *O. felineus* 196
11.1. Церкарии трематод, развивающихся в битиниидах (определитель) 197
11.2. Описание церкарий 197
11.3. Моделирование "опасных зон контактов" церкарий со вторыми промежуточными хозяевами 219
11.4. Поведение свободноплавающих церкарий *O. felineus* 224
Вертикальные перемещения церкарий 224
Горизонтальные перемещения церкарий 225
Заражение сеголеток рыб на разном удалении от церкарий 225
11.5. Возможности воздействия на церкарий *O. felineus* 228
12. Полиморфизм геномной ДНК *O. felineus* в разных фазах развития 232
13. Второй промежуточный хозяин *O. felineus* 235
13.1. Вопросы биология метацеркарий *O. felineus* 235

Электронномикроскопические и гистохимические исследования метацеркарии ... 239
Морфология и функциональные особенности метацеркарии *O. felineus* ... 242
13.2. Исследование рыбы на зараженность метацеркариями *O. felineus* ... 250
13.3. Определение метацеркарий и их описание ... 254
13.4. Советы по проведению биопробы ... 254
13.5. Накопление метацеркарий *O. felineus* у рыб с возрастом ... 261
13.6. Обеззараживание рыбы от метацеркарий *O. felineus*, путем сочетанного применения уксусной кислоты и поваренной соли ... 263
14. Методы исследований живых марит *O. felineus* ... 267
15. Паразитарные системы в условиях антропопрессии ... 272
15.1. Антропопрессия, как составляющая экологии ... 272
15.2. Роль человеческого фактора в эволюции паразитарных систем ... 274
15.3. "Стартовый рейтинг" человека в начале совместной эволюции с паразитами ... 275
15.4. Факторы антропопрессии могут оказывать однотипное, или же различное воздействие на паразитарные системы ... 277
15.5. Факторы антропопрессии — нарушители устойчивости паразитарных систем ... 279
16. Влияние антропогенной трансформации водной среды на условия циркуляции *O. felineus* ... 282
16.1. Факторы деятельности человека, влияющие на изменение условий обитания моллюсков ... 284
16.2. Пример влияния антропогенной трансформации на условия циркуляции *O. felineus* ... 287
17. *Opisthorhis viverrini* — возбудитель описторхоза виверры в Юго-Восточной Азии ... 293
Заключение ... 309
Литература ... 314

1. Возможный путь оценки эволюции паразитарных систем (концепция палеопаразитологии)

1.1. Некоторые общие принципы

Степень сбалансированности паразитарных систем на современном этапе, современные ареалы паразитов и их хозяев, а также современные состояния очагов паразитозов — это всегда следствия событий, разворачивавшихся в прошлые геологические эпохи. Если удаутся понять основные исторические тенденции изменений этих процессов, можно гораздо увереннее судить о современной паразитологической ситуации и строить более надежные прогнозы ее изменений.

Оценивая пути становления территориальной "паразитарной мозаики", следует стремиться использовать взаимодополняющие методы, наиболее полно раскрывающие тенденции процессов, определяющих (в прошлом, настоящем и будущем) структуры паразитарных систем и распространение паразитов. Такой объемный способ оценки современной паразитологической обстановки и прогнозирования основных тенденций ее развития (вытекающих из закономерностей формирования паразитарных систем в прошлом) — наиболее эффективен.

Одним из путей получения объемной информации относительно генезиса паразитарных систем, структуры ареалов паразитов и очагов паразитозов и их трансформации во времени и пространстве — является сочетанное использование трех принципиально важных методических подходов (рис. 1).

Ретроспективный анализ генезиса паразитарных систем, ареалов паразитов и очагов паразитозов. При этом, помимо общего понимания генезиса паразитарных систем, формируется представление относительно периодов экспансии ("захвата" паразитами тех или иных территорий), хронологии изменений состава и роли хозяев паразитов (прежде всего — наиболее важных, т.е. несущих "основной поток инвазии"), продолжительности периода адаптации паразитов к тем или иным хозяевам, этапности "подключения" человека в качестве хозяина паразитов к разнообразным паразитарным системам.

На первый взгляд, принципиальным ограничением в получении такой информации, является невозможность воссоздания исторических этапов формирования паразитарных систем и изменений ареалов паразитов по прямым палеонтологическим данным. Однако этого и не требуется. Нам важно верно оценить роль разнообразных хозяев паразитов (окончательных, промежуточных, дополнительных) и характер изменений с ними связанных в эволюции тех или иных паразитарных систем, а эта задача уже вполне разрешима.



Рис. 1. Пути получения объемной информации относительно генезиса паразитарных систем, структуры ареалов паразитов и очагов паразитозов.

Реконструкция этапов эволюции паразитарных систем и палеоареалов паразитов основывается на сочетании трех методических подходов определенных нами в основных задачах палеопаразитологии (Беэр, 1989, 1997, 2000):

а) прямом изучении ископаемых остатков хозяев паразитов, или изучении достоверных опубликованных сведений о них;

б) использовании методов палеоландшафтных и палеоклиматических реконструкций, позволяющих воссоздавать ландшафты и климаты разных эпох и оценивать возможности обитания хозяев паразитов на тех территориях, откуда нет (и возможно никогда не будет!) прямой палеонтологической информации;

в) сопоставление современных данных относительно экологических особенностей сочленов паразитарных систем с результатами палеонтологических, палеогеографических, палеоклиматических и антропологических исследований.

Рецентный анализ современных эколого-биологических популяционных особенностей и ландшафтной приуроченности паразитов и их хозяев, а также роли

социальных факторов, в формировании территориальной "мозаики" паразитозов. Вместе с палеонтологическими данными, это позволяет гораздо глубже понимать современные особенности распространения паразитов; дифференцировать территории с проявлениями генетической разнородности и различной совместимостью популяций паразитов и хозяев; устанавливать территории вероятного нахождения паразитов (там, где они пока не обнаружены); тенденции развития или затухания очагов тех или иных паразитозов.

Прогнозирование тенденций изменений состояния паразитарных систем и функционирования очагов паразитозов, происходящих прежде всего под влиянием разнообразных, усиливающих свою нагрузку на экосистемы, факторов антропопрессии.

В сочетании с результатами, получаемыми по первым двум направлениям, это позволяет разрабатывать территориальные прогнозы изменений паразитарной обстановки. Надежность таких прогнозов будет зависеть от полноты учета принципиальных составляющих:

— исторической обусловленности событий;
— ландшафтной однородности территорий;
— достаточности и надежности исходной информации;
— адекватности применяемого математического аппарата;
— информативности определяющих факторов;
— неизбежности экологических сдвигов под влиянием антропогенного воздействия на окружающую среду.

В результате сопряженного анализа по перечисленным позициям, формируется представление о тенденциях и путях изменений, происходящих в паразитаных системах, а также о современном состоянии паразитарной обстановки (см. таблицу в конце этой главы).

Эффективное использование такой методологии, требует систематизации многочисленных данных по большому кругу разнообразных факторов, но, как говорится, "игра стоит свеч"

Ее достоинства мы продемонстрировали на примере оценки генезиса сложной паразитарной системы трематоды *Opisthorchis felineus* Rivolta, 1884 — гельминта широко распространенного в России и ряде сопредельных стран, возбудителя чрезвычайно опасного для человека и ряда животных гельминтоза — описторхоза и некоторых других описторхид (Беэр, 1997). Отметим, что попытки расшифровки исторических процессов и путей формирования очагов биогельминтозов, предпринимались для дифиллоботриозов (Клебановский, 1985), шистосомозов (Яроцкий, 1982) гельминтов млекопитающих европейского Северо-Востока России (Юшков, 1998) и др., однако все они, были далеко не такими объемными, как те, которые предпринимались для очагов описторхоза, вызываемого *O. felintus*.

В последние годы предпринимались исследования плейстоценовой истории Голарктики в связи с вопросами систематики и филогеографии гельминтов (Контримавичус, 2004).

1.2. Генезис формирования паразитарных систем описторхид, как пример "работы концепции"

Более четверти века назад, мы впервые проанализировали генезис формирования ареалов первых промежуточных хозяев *O. felineus* (Беэр, 1968). Основные выводы из анализа следующие.

Bithyniidae, будучи первичноводными моллюсками, являются одновременно представителями палеолимнической группы, т.е. наиболее древними вселенцами в континентальные водоемы. Как известно, в юрском периоде и нижнемеловой эпохе, море Тетис отделяло Евразию от Южного континента, причем Евразия, в свою очередь, разделялась морским бассейном, занимавшим восточную часть современной Европы и Западную Сибирь и существовавшим (с рядом последовательных изменений) вплоть до олигоцена.

Выход предковых форм битиний из Тетиса и внедрение их в эстуарии и пресные водоемы, могли произойти в юрском периоде в Юго-Восточной Азии, о чем свидетельствуют многочисленные находки там моллюсков в юрских и меловых отложениях (Suzuki, 1949; Колесников, 1964; Мартинсон, Шувалов, 1976 и др.). Одновременно могло иметь место вселение Bithyniidae непосредственно из Тетиса в континентальные водоемы Европейского континента, что подтверждают, например, находки этих моллюсков в поздне-юрских отложениях Англии и Германии (Богачев, 1961). Это одно из наиболее древних отложений Европы, содержащих Bithyniidae (мы рассматриваем здесь битиниид "в широком смысле", включая все известные в настоящее время роды). Битинии из верхнего мела уже хорошо известны для Западной Европы. Не исключается возможность вселения битиний из Азии в Европу через Переднюю и Среднюю Азию в конце юрского периода. В миоценовой фауне кайнозоя Европы, этот род получает дальнейшее развитие.

Можно полагать, что виды родов *Codiella* и *Bithynia,* сформировались в конце мезозоя – начале кайнозоя в удаленных и долгое время изолированных друг от друга районах. Расселяясь, они двигались навстречу друг другу, проникнув одни (*Bithynia*) в Западную Сибирь, а другие (*Codiella*) — в Европу в конце третичного – начале четвертичного периодов после исчезновения Чаганского морского бассейна.

Принятие этой гипотезы, разумеется, еще не решает всех вопросов, связанных с генезисом ареала самого паразита, хотя и дает весьма важную для этого информацию, учитывая тесную и древнюю филогенетическую связь трематод с моллюсками. Полагая (и в известной степени доказывая), что центром формирования и расселения битиниид (в частности — рода *Codiella*) можно считать Юго-Восточную Азию, мы, по сути дела, раскрываем регион земного шара, являющийся центром формирования рассматриваемой группы паразитов.

Если исходить из распространенной концепции центра формирования той или иной группы организмов, как региона, где эта группа представлена наибольшим числом видов, то для вторых промежуточных хозяев описторхид — рыб семейства Cyprinidae, таким центром, также является Юго-Восточная Азия. Этот же вывод относится и к самим паразитам. Из 65 видов описторхид (подсемейства Opisthorchiinae

и Plotnikoviinae), относящихся к 11 родам (Yamaguti, 1971), в Азии найден 41 вид (63%), причем из 30 видов рода *Opisthorchis* в Азии найдено 23 (77%). Такие роды, как *Paropisthorchis, Hepatiaris, Thaparotrema, Clonorchis, Gomtia, Evranorchis, Nigeria* распространены исключительно в Азии; 21 вид (в основном родов *Amphimerus, Cyclorchis, Cladocystis*) найдены на Американском континенте, прежде всего — в Северной Америке.

В таблице 1, показано распространение некоторых родов подсемейств Opisthorchiinae и Plotnikoviinae. Можно видеть, что большинство родов распространено преимущественно в Юго-Восточной Азии. Если учесть, что проникновение описторхин из Восточной Азии в Северную Америку было сравнительно легко осуществимо, например, в палеогене, когда оба континента существовали как единое целое, можно утверждать, что центром формирования описторхин (по крайней мере, родов *Opisthorchis* и *Clonorchis*) является именно Юго-Восточная Азия.

Этот же регион является родиной виверровых, с которыми, по всей вероятности, связано становление сложных жизненных циклов описторхид в третичном периоде и которые в позднем эоцене и олигоцене имели гораздо более широкое распространение и более высокую численность на территории Евразии, нежели в настоящее время.

Мы понимаем, что не совсем корректно рассматривать филогенетические связи внутри рода применимо только к небольшому числу видов, и делаем это лишь для представления общей хронологии. Более того, по нашему мнению, подсемейство Opisthorchiinae вообще нуждается в ревизии. Например, из 16 видов рода *Opisthorchis* указанных в таблице, только 5 являются паразитами млекопитающих, большинство видов (10) — паразиты птиц и 2 вида — отмечены только у рыб (табл. 1). С другой стороны, 5 из 8 родов обоих подсемейств представлены всего одним видом. Глубокая оценка филогенетических связей описторхин (включая и Plotnikoviinae) должна вестись параллельно с их ревизией.

Основные этапы филогенеза некоторых описторхид можно приближенно представить следующим образом:

— протрематоды, давшие начало подсемейству Opisthorchinae, перешли от свободноживущего образа жизни к комменсализму в мантийной полости моллюсков, по-видимому, в начале кайнозоя. В течение длительного периода (приблизительно 30–40 млн. лет) происходил переход от комменсализма к паразитированию в гемоцеле моллюсков и осуществлялось формирование однохозяинного цикла развития с паразитической партеногенетической стадией и свободноживущей гермафродитной особью;

— в олигоцене и миоцене (на границе палео- и неогена) произошел переход свободноживущего гермафродитного поколения к паразитированию в теплокровном дефинитивном хозяине. По всей вероятности, таковыми являлись виверровые и, возможно, куньи, которые сформировались в начале олигоцена. В это же время осуществлялось формирование сложного трехчленного цикла развития паразитов, за счет "подключения" транспортного дополнительного (2-го промежуточного) хозяина — рыб семейства Cyprinidae;

Таблица 1. Распространение родов подсемейств Opisthorchiinae Looss, 1899 и Plotnikoviinae Skrjabin, 1945 (m — млекопитающие, a — птицы, p — рыбы).

Роды, виды	Число видов / окончательные. хозяева (m,a,p)	Распространение				Австралия
		Азия (преимущественно Юго-Восточная)	Сверная Америка	Европа	Северная Африка	
Подсем. Opisthorchiinae						
1. *Opisthorchis* Blanch., 1895	17	12	1	5	3	1
O. felineus Blanch., 1893	m	*		*		
O. caninus Barker., 1911	m	*				
O. cheelis Lai., 1939	m	*				
O. entzi Rate., 1900	a					
O. geminus Looss., 1896	a					
O. g. kirgisensis Skrjab., 1911	a					
O. gliddhis Lai., 1939	a					
O. longissimus Linston, 1883	m,a					
O. obseguens Nicoll., 1914	a					
O. pedicellata Verma, 1927	p					
O. piscicola Odhner, 1902	p					
O. simulans Looss, 1896	a					
O. skrjabini Schukowa, 1934	a					
O. tenuicollis St.et Hass., 1896	m					
O. tonkae Wall.et Penn., 1939	m					
O. tsingkianpuensis Hsu., 938	a	*				
O. viverrini Poizier, 1886	m	*				
2. *Amphimerus* Barker, 1911	10	4	7			
3. *Notaulus* Skrjabin, 1913	2	2				
4. *Clonorchis* Looss, 1907	1	1				
5. *Gomtia* Thaper, 1930	1	1				
6. *Euranorchis* Skrjabin, 1944	1	1				
Подсем. Plotnikoviinae						
7. *Erschoviorchis* Skrjab., 1945	2	1	1			
8. *Euamphimerus* Yamaguti, 1941	1	1				

— олигоценом можно датировать продвижение трематод в Северо-Восточном направлении и образование дальневосточного комплекса описторхид. Тогда же стало возможным формирование *O. viverrini.* Интродукция описторхид в западном направлении, исключалась из-за обширного бассейна Чаганского моря, изолировавшего Европейский континент и занимавшего всю территорию современной Западной Сибири. Поднятие Гималаев затрудняло интродукцию хозяев трематод непосредственно в северном направлении на территорию современной Восточной Сибири (рис. 2);

— в позднем миоцене после исчезновения Чаганского моря стало возможным проникновение описторхид на территорию современной Европы и через Переднюю Азию и Казахстан — в Западную Сибирь. Обособилась группа видов, в том числе и

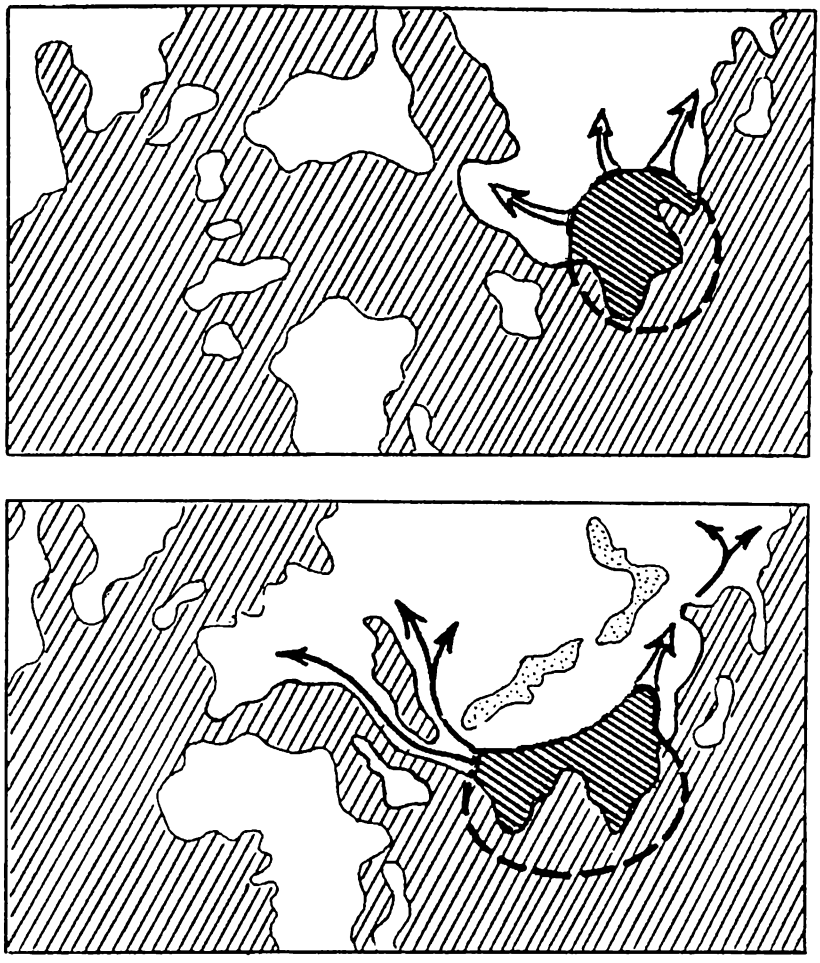


Рис. 2. Схема расселения некоторых описторхид в различные геологические эпохи: А — палеоген, Б — неоген; жирная штриховка — территории формирования проописторхид, давших начало видам: *O. viverrini, O. felineus, C. sinensis*. Стрелками показаны наиболее вероятные пути расселения видов, с учетом геологического строения материков (существования морских проливов, разделявших Евразию, поднятия Гималаев и др).

Opisthorchis felineus, которого можно считать филогенетически более молодым по сравнению с *O. viverrini;*

— в плиоцене *O. felineus* получает возможность проникновения в Европу. Начинается период обособления географических изолятов на широкой территории ареала паразита. Учитывая характер продвижения *O. felineus*, подвид (скорее всего, самостоятельный вид) *O. f. arvicola* (Сидоров, 1964) из Казахстана можно считать филогенетически более древним по сравнению с более молодыми Сибирскими и Европейскими изолятами.

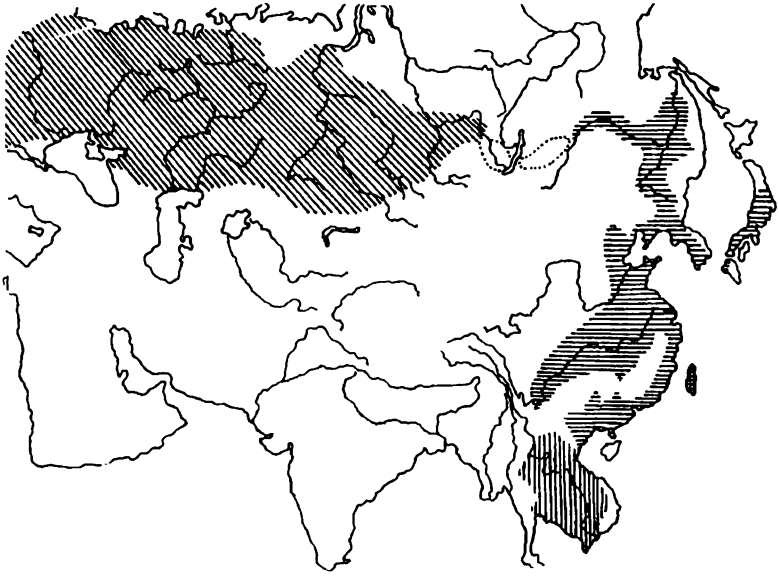


Рис. 3. Современные ареалы *O. felineus, O.viverrni, C. sinensis.*
Косая штриховка — *O. felineus* (фрагмент — без западных территорий); вертикальная штриховка — *O. viverrni*; горизонтальная штриховка — *C. sinensis*; пунктир — территоории на которых потенциально возможно существование описторхоза, вызываемого *O. felineus.*

Начиная с конца миоцена, таким образом, можно представить изолированное существование видов *O. viverrini* (занимавшего Юго-Восточную Азию) и *O. felineus* (распространенного в Европе и Сибири) (рис. 3).

Роль основных дефинитивных хозяев (несущих "основной поток инвазии") у *O. felineus*, по всей вероятности, выполняли куньи, енотовые, широко распространенные в миоцене и плиоцене на территории Европы, енотовидные собаки рода *Nyctereutes*, а с конца миоцена — некоторые насекомоядные, например, выхухолевые рода *Desmana* и куторовые (в рационе которых большое место занимает рыба), широко распространенные на Европейском континенте (Топачевский, 1962).

К середине плейстоцена выхухолевые в значительной степени вымирают, что, однако, совпадает с замещением их в прибрежных биотах Европы водяными полевками рода *Arvicola*. По мнению А.К. Агаджаняна и В.Н. Яценко (1984), появление первых водяных полевок отмечено в лихвинском межледниковье первой половины плейстоцена. Расселение *Arvicola terrestris* (автохтона Европейской части Палеарктики) происходило, так сказать, "с Запада на Восток"

Роль водяной полевки в функционировании современных паразитарных систем *O. felineus* обсуждалась в литературе. Некоторые из них (Шустов, 1977; Сидоров, 1983 и др.) полагают, что эта роль достаточно велика. Однако, справедливости ради, следует отметить существенную биологическую особенность водяной полевки — строение зубного аппарата, приспособленного к питанию только зеленой массой, ста-

вящую под сомнение их ведущую роль в циркуляции паразита. Водяная полевка, если можно сделать такое уточнение: не растительноядный, а "зеленоядный" грызун. Рыба в рационе этих животных занимает крайне незначительное место и, вероятнее всего, они заражаются (и заражались ранее) *O. felineus*, поедая вместе с травой остатки погибшей инвазированной рыбы. Мы наблюдали это явления в плавнях низовий Дона.

Иную биологию питания мы видим у водяных землероек — кутор (род *Neomys*), которые сформировались в раннем плейстоцене и в течение этого периода расселились по всей Палеарктике (Repenning, 1967). Куторы, как и водяные полевки — обитатели прибрежных стаций. Будучи хищниками, они питаются мелкими беспозвоночными, амфибиями и мелкой рыбой и восприимчивы к *O. felineus* (Сидоров, 1983).

Не вызывает сомнений тот факт, что, как в настоящее время, так и в предшествующие геологические эпохи, роль основных дефинитивных хозяев *O. felineus* (несущих основной поток инвазии), выполняли млекопитающие, в рационе которых значительное место занимала рыба. Именно поэтому, мы выделяем среди потенциальных дефинитивных хозяев — выхухолевых, куторовых (Soricidae), некоторых куньих (Mustelidae), возможно, енотовидную собаку, и в значительно меньшей степени — водяную полевку. Роль ондатры (относящейся к тому же семейству, что и водяная полевка), совершенно исключительна и будет рассмотрена нами ниже.

Высказывалось предположение (Сидоров, 1983), что среди дефинитивных хозяев *O. felineus* в прошлом преобладали тюлени. С этим трудно согласиться, поскольку кроме питания рыбой и высокой восприимчивости к инвазии животные, выполняющие роль облигатных хозяев паразита с таким широким ареалом, как у *O. felineus*, должны еще обладать высокой численностью, широким распространением, а инвазионный материал от них в свою очередь, должен сравнительно легко попадать в места обитания первого промежуточного хозяина. Все эти факторы отсутствуют у тюленей. Эти животные безусловно восприимчивы к инвазии и могут заражаться *O. felineus*, но это происходит крайне редко.

Начиная с позднего плейстоцена и в особенности в голоцене (около 15–20 тыс. лет назад), окончательным хозяином *O. felineus* на всей территории его ареала, наряду с дикими животными, становится человек и доместицированные животные: прежде всего кошки и собаки, в меньшей степени — свиньи.

1.3. Паразитарные системы *O. felineus* в плейстоцене

Эволюцию паразитарных систем *O. felineus*, по-видимому, целесообразно рассматривать, начиная с эоплейстоцена, т.е. с того периода, когда речные системы приобрели очертания близкие к современным. Причем рассматривать дифференцированно для Европы, Западной Сибири и Казахстана, из-за неоднозначной роли плейстоценовых оледенений, влияющих на изменение видового состава и численности хозяев паразита. Очаги описторхоза близкие к современным, по всей види-

мости, сформировались в речных бассейнах лишь в конце неоплейстоцена – начале голоцена, т.е. приблизительно 20 тыс. лет назад.

Европа

Реконструкция палеоландшафтов и палеоклиматов плейстоцена пригляциально-лессовых территорий Украины (там, где выявлены современные очаги описторхоза), была проведена Н.А. Куницей (1974, 1979, 1983, 1991). Моллюски рода *Codiella* найдены в олигоцен-миоце-новых отложениях Приднепровья и Приазовья, в частности, в верхне-сарматском горизонте правобережной Украины (Гожик, Присяжнюк, 1978). Отложения континентальных пород, содержащих битиниид конхологически схожих с *Codiella*, относятся к началу олигоцена. Отложения окско-днепровского и днепровско-валдайского межледниковий (средний плейстоцен), свидетельствуют о теплом и влажном климате современного типа, вполне пригодном для обитания *Codiella*, которые там и были обнаружены (Куница, 1983, 1991). В отложениях ледниковых эпох эти моллюски не найдены (Мотуз, 1965).

На основании анализа малакокомплекса одновременно обитавшего в плейстоцене Украины, были построены палеоклиматограммы и получены количественные показатели температурных режимов и осадков холодных и теплых этапов (Куница, 1983). Эти материалы свидетельствуют о том, что среднегодовые температуры холодных этапов в районе Полесья были приблизительно на 10–15 °С ниже современных. Летние температуры воздуха не превышали +13 °С, что значительно ниже пороговых, при которых моллюски рода *Codiella* существуют в настоящее время.

В плейстоцене Украины выделяется 9 ледниковых и 8 межледниковых эпох. В эволюции климата и ландшафтов плейстоцена наиболее резкие изменения фиксируются в начале днепровского этапа (послезавадовское время в начале среднего плейстоцена) и на границе ранней и средней стадии последнего ледниковья (бугское время позднего плейстоцена). Начиная с неоплейстоцена, ландшафтная структура территории становится близкой к современному типу.

В голоцене преобладают луговые ландшафты, вымирают многие холоднолюбивые моллюски. По-видимому, в это время имеет место вселение *Codiella* в водоемы Северной и Центральной Украины из прилежащих территорий, не подвергавшихся воздействию оледенений.

Большой ряд данных говорит о том, что на территории Украины и прилежащих районах Молдовы и России, ледниковые эпохи в значительно большей степени, нежели на территориях Сибири и Казахстана изменяли характер малакофауны. *Codiella* неоднократно на протяжение последних 700–800 тыс. лет подвергались оттеснению и сокращению численности.

В верхнем плейстоцене Украины и прилежащих территорий России имело место резкое похолодание и усиление континентальности климата. Например, бассейн р.Десны, представлял собой сочетание открытых тундровых и степных ландшафтов при средней температуре воздуха не более + 0,4 °С (Величко, 1973).

По данным эколого-фациального анализа, водные палеобиотопы в плейстоцене, содержащие в своих биоценозах *Codiella*, практически не отличались от современных. Моллюски "группы *Leachi*" (в находках отмечены *C. inflata* и *C. troscheli*) и в прошлом были обитателями мелких пойменных эвтрофных, хорошо прогреваемых озер в речных долинах, существовавших на лусовой, моренной и почвенной поверхности. Этот вывод крайне важен для типизации мест обитания моллюсков — первых промежуточных хозяев *O. felineus* в настоящее время.

Если сравнивать современные находки *Codiella* на территории России, Украины, Молдовы, Белоруссии с местами обнаружения моллюсков в олигоцен — плейстоценовых отложениях, то можно отметить почти полное их совпадение (рис.4). Это, прежде всего, говорит об устойчивой адаптации моллюсков к определенным экологическим условиям. С другой стороны, этот же факт позволяет вычленить зоны расселения моллюсков в голоцене и обозначить места, где их находки в олигоцен– плейстоценовых отложениях могут служить индикатором присутствия *Codiella* в современную эпоху, ориентируя исследователей на целенаправленный поиск. Находки *Codiella* в плейстоцене, а также в более ранних олигоцен — миоценовых отложениях на территории Правобережной Украины, помогли выявить там современные очаги описторхоза, например, в бассейнах рек Случ, Горынь, Убороть, Уж — притоков Припяти; Тетерев, Рось, Росава, Ингулец — притоков Днепра; реки Ингул (Беэр, 1989, 1997).

Следует отметить, что в плейстоцене Украины широко отмечены выхухолевые, куторовые, енотовые и енотовидная собака. Именно эти млекопитающие, по всей видимости, были основными дефинитивными хозяевами *O. felineus* в позднем плейстоцене и раннем голоцене.

В лихвинском межледниковье произошло формирование и последующее расселение из Европы в восточном направлении водяной полевки. Мы уже касались сомнительности ее большой роли в эволюции паразитарных систем *O. felineus*. Вместе с тем, полностью исключить роль этих животных, имеющих (что очень важно!) высокую численность в приводных биотах (особенно на ранних этапах их эволюции в плейстоцене, когда характер их питания мог заметно отличаться от современного узкоспециализированного) — по-видимому нельзя.

Антропологические исследования, проводимые на стоянках палеолитического человека (возраст стоянок: примерно 18–23 тыс. лет назад) в бассейнах Днепра, Сейма, Десны, показали, что в ряде позднеплейстоценовых стоянок среди остатков жилищ были обнаружены остатки водяной полевки и карповых рыб (Величко, 1981).

Резкая перестройка ландшафтов происходит уже в среднем голоцене (примерно 10 тыс. лет назад). В это время в Приднепровье древним человеком совершенствуются орудия охоты и рыбной ловли. Рыба становится важным и главное, постоянным, источником белковой пищи, о чем свидетельствуют многочисленные находки остатков рыб в жилищах человека.

Именно в эту эпоху человек, по всей вероятности, активно включается в функционирование паразитарных систем *O. felineus* и начинает играть активную роль в циркуляции возбудителя описторхоза на территории современных Украины, России, Белоруссии, Молдовы.

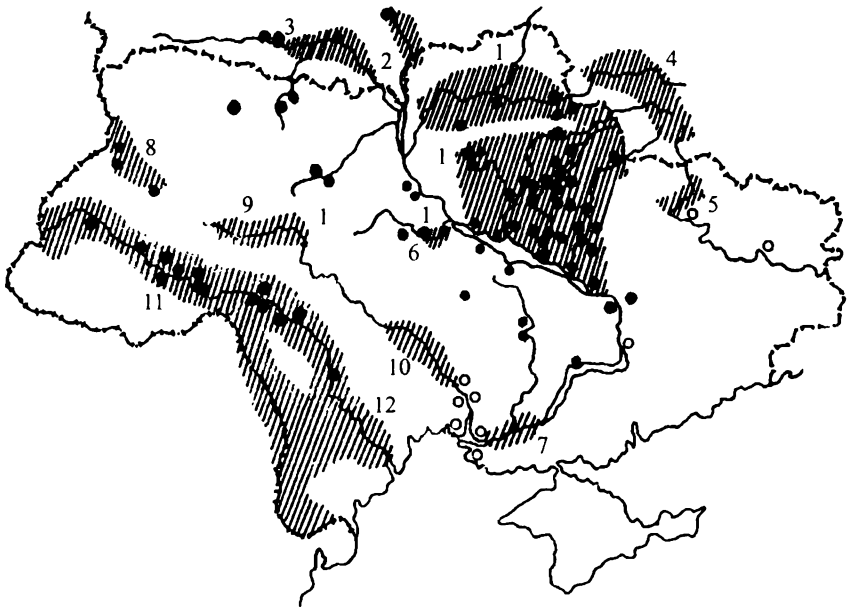


Рис. 4. Находки первых промежуточных хозяев *O. felineus*, моллюски рода *Codiella* в плейстоцене, голоцене и рецентный период, на территории Украины и прилежащих районах России, Молдавии, Белоруссии.

Штриховка – рецентные находки *C. inflata, C. troscheli:* 1 собственные данные; 2 7 по данным паразитологов, изучавших в этих регионах проблему описторхоза; 8 12 по данным малакофаунистических исследований. Черные круги — обнаружения моллюсков в голоцен-плейстоценовых отложениях (в основном, по данным Мотуз, 1965; Куницы, 1991). Светлые круги — находки битиний в олигоцен-миоценовых отложениях.

Малочисленность палеонтологических и антропологических данных не позволяет провести столь же подробный анализ для остальной территории Европы. Однако, можно полагать, что в среднем плейстоцене *O. felineus* (европейские изоляты) продвигались в восточном направлении в бассейн Волги, где природные условия оказывались благоприятными для обитания хозяев вида.

Сибирь и Казахстан

В последние три десятилетия появилась серия публикаций, позволяющих воссоздать основные этапы исторического развития речной сети Обского бассейна. Палеонтологические же данные относительно распространенности там в кайнозое (особенно в плейстоцене) битиниид следует признать скудными, за исключением южных территорий Западной и восточной Сибири (Попова, 1981). Битинииды (конхологически близкие *Codiella*) обнаружены в плейстоценовых отложениях брехов-ского комплекса (ранний Рисс) на Среднем Предуралье, а также в верхнем плейстоцене Южного Зауралья (Крылова, 1983).

В Казахстане битинииды (конхологически близкие *Codiella*) найдены в Восточно-Казахстанской провинции в олигоцен-плиоценовых отложениях, а также в Павлодарско-Семипалатинском Прииртышье в отложениях Краснояровской свиты плейстоцена (Мацуй и др., 1973). В различных свитах палеоген-неогеновых отложений юга Западной Сибири обнаружены битинииды родов *Parabithynia* и *Boreoelona,* а в плейстоцене (монастырская, большереченская и др. свиты) — моллюски рода *Codiella* и вселившаяся из Европы *Bithynia tentaculata* (Попова, 1981).

В целом по Азии битинии "группы *Leachi*" отмечены в третичных слоях (Мартинсон, Великжанова, 1960). Отмечено нахождение битиний этой группы в четвертичных отложениях на р. Колыме в Восточной Сибири (Мартинсон, 1961; Колесников, 1964).

В средне-верхнем плейстоцене Западной Сибири (в Томском Приобье и Тобольских отложениях близ пос. Кривошеено) обнаружены водяные полевки. В верхнем плейстоцене эти животные обнаружены также в Обь-Иртышском междуречье, правобережной Оби, в Алтайском крае, в Павлодарско-Семипалатинском Прииртышье (Мацуй и др., 1973; Зажигин, 1980).

В первой половине среднего плейстоцена (около 500 тыс. лет назад) происходит качественно новый этап в развитии гидрографической сети Западной Сибири. В это время деятельность многоводных прарек изменила всю палеогеографию Западно-Сибирской равнины и дала начало формированию современных междуречий и основных линий водоразделов. Во второй половине среднего плейстоцена происходит максимальное самаровское оледенение, южная граница которого доходит до современного широтного отрезка Оби. Ледник затруднял сток рек, возникали сложные системы подпрудных бассейнов. Воды Оби пополняются водами Енисея по широким (до 30–40 км) правым притокам (Мизеров и др.,1971). В начале верхнего плейстоцена разрушаются ледники самаровского оледенения и начинает формироваться современная речная сеть. В верхнем плейстоцене (около 40–50 тыс. лет назад) происходит последнее "малое" зырянское оледенение, перехватывающее Обь в ее низовьях. Вслед за этим идет образование современных рельефов речных долин, формируются речные поймы в условиях стока близкого к современному.

Воздействие плейстоценовых оледенений вследствие интенсивных эррозионных процессов сильнее всего сказывалось на речной малакофауне. В озерах ледниковые периоды оказали на моллюсков меньшее воздействие, однако и там имело место обеднение малакофауны. Например, битинии отсутствуют в плейстоценовых озерных отложениях бассейнов Тобола и Ишима, хотя из третичных слоев слоев они там известны (Козловская, 1951). Как отмечает В.И. Жадин (1952), более позднее вселение битиниид в озера Сибири, шло через речные системы.

Палеоген-неогеновые находки битиний в Сибири и на Дальнем Востоке (рис. 5) надо признать весьма скудными и здесь особую ценность приобретают палеоландшафтные и палеоклиматические реконструкции на основе сведений о трансформациях малакофауны в целом (Беэр, 1997). В то же время, находки остатков битиний в плейстоцене Прибайкалья и Забайкалья, могут косвенно свидетельствовать об их присутствии там в рецентный период.

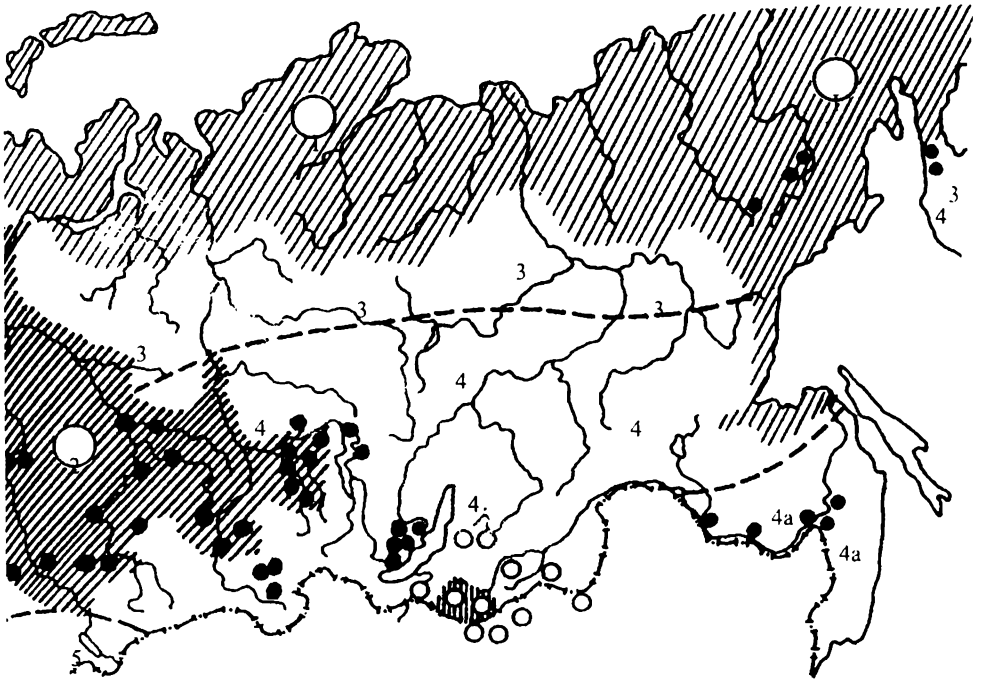


Рис. 5. Находки Bithyniidae в палеоген-неогеновых, верхнемеловых (для Забайкалья) отложениях и рецентный период на территории Сибири и Дальнего Востока.

Малакофауна позднепалеогеново-раннемиоценового времени территорий Прибайкалья, Алтая, Тувы, Приморья, Приамурья близка по родовому составу современной малакофауне Сино-Индийской зоогеографической области, где, как известно, разнообразно представлено семейство Bithyniidae. Битинии палеоген-неогенового времени представлены на юге Сибири и в Забайкалье в малакофаунах мелководных озер, подверженных заморам, с периодическим снижением в воде растворенного кислорода и быстрым накоплением осадков. Таким образом, места обитания битиний, мало чем отличались от современных.

Приблизительно со второй половины миоцена Прибайкалье оказывается на северной окраине субтропической зоны и его малакофауна приобретает черты сходства с современной Амурской зоогеографической областью (Попова, 1981). Смещение к югу климатических зон изменило к началу антропогена распределение малакокомплексов на территории Юго-Восточной Сибири. В эоплейстоцене большая часть территории региона оказывается в холодной климатической зоне (в ее предбореальной, а затем умеренной подзонах). В Сибири вначале складывается малакофауна, схожая с северной надпровинцией Амурской зоогеографической области, а затем и собственно палеарктическая малакофауна. В мелких озерах периода плейстоценовых похолоданий в Восточной Сибири существовала весьма обед-

ненная малакофауна, вследствие суровости климата и неестойчивости гидрологического режима водоемов. В голоцене распределение и состав малакокомплексов уже практически не отличался от современного.

Западная Сибирь в целом и особенно ее южные территории, а также Казахстан, в значительно меньшей степени, чем территория Европы, испытали на себе влияние плейстоценовых оледенений. Это благоприятствовало расселению там первого промежуточного хозяина *O. felineus* и способствовало распространению самого возбудителя. В голоцене (приблизительно 10–15 тыс. лет назад) по всей территории Западной Сибири, юга Восточной Сибири и в Казахстане отмечаются стоянки палео- и неолитического человека. Происходит совершенствование орудий рыбной ловли; в жилищах древнего человека обнаруживаются многочисленные остатки карповых рыб (Алпысбаев, 1977).

По всей видимости, человек, как дефинитивный хозяин, активно включился в циркуляцию *O. felineus* в среднем голоцене (приблизительно 10 тыс. лет назад). Можно полагать, что его роль в то время в эволюции паразитарнных систем *O. felineus* в Западной Сибири была крайне слабо выражена из-за наличия обширных трудноосваеваемых пространств.

К этому же примеру: основные этапы эволюции паразитарных систем *O. felineus*

Как полагает В.А. Догель (1962): ...эволюция, особенно специфических и специализированных паразитов, протекает сопряженно с эволюцией хозяев, часто с некоторыми запаздываниями в дивергенции систематических единиц со стороны паразитов" Естественно, что для каждой паразитарной системы этот процесс имеет свои особенности и свои темпы "запаздывания"

У многих трематод со сложными жизненными циклами на стадии партенит выражена олиго- (реже — моно-) гостальность по отношению к первому промежуточному хозяину. *O. felineus* — не исключение. Однако на стадиях метацеркарии и мариты, у *O. felineus*, как и у многих трематод, этот принцип нарушается. Вторыми промежуточными хозяевами паразита являются многочисленные (не менее 25 видов) рыбы семейства Cyprinidae; что же касается дефинитивных хозяев, то их роль выполняют представители уже 7 отрядов (16 семейств, в общей сложности — не менее 35 видов) млекопитающих.

Промежуточные хозяева (моллюски-битиниды, карповые рыбы) ко времени обособления вида *O. felineus* расселились по всей Палеарктике. Эволюционная связь паразита и моллюсков, является, как известно, наиболее древней и тесной. Рыбы семейства карповых, широко распространены в Палеарктике и паразит, "не испытывал в них недостатка" на протяжение всего периода коэволюции сочленов паразитарных систем. Образно говоря, **в первом случае паразит "не мог", во втором — "не было необходимости" менять хозяев.**

Что касается дефинитивных хозяев (прежде всего видов, которые выполняли основную роль в циркуляции паразита), то, как нам представляется, картина была

несколько иной. По-видимому, на протяжение эпох кайнозоя роль облигатных дефинитивных хозяев принадлежала представителям ***разных*** систематических групп млекопитающих, однако ***немногим*** видам внутри каждой группы, которые закономерно сменяли друг друга в меняющихся фаунах эпох. При этом основные дефинитивные хозяева обладали характеристиками, которые способствовали выживанию паразита:

— высокой восприимчивостью к инвазии;
— высокой численностью;
— приуроченностью к пресноводным биотам;
— обязательным включением рыбы в пищевые рационы.

1.4. Три принципиально важных этапа эволюции *O. felineus*

1. Обособление вида *O. felineus* при исчезновением виверровых в Европе, Передней и Центральной Азии, что привело к замене основных (несущих "основной поток инвазии") дефинитивных хозяев;

2. Обособление европейских изолятов паразита при исчезновении на Европейском континенте ряда активно питающихся рыбой и некогда многочисленных насекомоядных, а также формирования Европейского автохтона — водяной полевки, редко питающейся рыбой, но многочисленной и восприимчивой к возбудителю;

3. Переход роли основного дефинитивного хозяина *O. felineus* к человеку, предоставляющему паразиту ряд биологических преимуществ: более надежную защиту и значительно большую продолжительность жизни (по сравнению с грызунами, насекомоядными и хищными млекопитающими). Этот этап, начавшийся приблизительно с голоцена, продолжается в настоящее время.

Большой размах фенотипической изменчивости *O. felineus* (Семенов, Кондинский, 1984) может свидетельствовать о том, что процесс его морфологической, физиологической, экологической специализации далеко не закончен. Иными словами, *O. felineus* — вид активно эволюционирующий, что подтверждается сложностью и многообразием паразито-хозяинных взаимоотношений на всех стадиях его онтогенеза.

Можно с достаточной уверенностью считать, что многообразие дефинитивных хозяев в рецентный период — это следствие исторических событий, когда в течение ряда геологических эпох на конкретных территориях роль основных облигатных дефинитивных хозяев выполняли немногие виды тех групп млекопитающих, которые, в силу указанных выше эколого-физиологических особенностей, несли основной потоки инвазии. Развивая эту гипотезу, можно предположить, что доминирующая роль человека, как облигатного дефинитивного хозяина паразита в рецентных условиях, является у *O. felineus* видообразующим фактором (Беэр, 1993).

1. Можно уверенно полагать, что "стартовый рейтинг" человека в начале его коэволюции с целым рядом паразитов был достаточно высок. Иными словами, вклю-

чаясь в жизненные циклы паразитов (там, естественно, где такое подключение было "подготовлено" коэволюцией паразитов и млекопитающих), человек начинал играть в паразитарных системах самую активную роль. Однако исторические сроки таких подключений были различными. Совершенно очевидно, что предрасположенность к паразитированию в человеке *O. felineus* к середине плейстоцена была обусловлена рядом факторов, среди которых ведущее значение имел широкий диапазон полигостальности паразита в звене дефинитивного хозяина (грызуны, насекомоядные, хищники, парнокопытные, ластоногие).

2. Активную роль в циркуляции возбудителя, человек стал играть сравнительно недавно, примерно 10–15 тыс. лет назад. Реальная продолжительность массовых (эволюционно значимых) контактов человека с *O. felineus* на обширных, трудноосваиваемых пространствах Сибири, была еще меньше (не более 5–10 тыс. лет). Как адаптация паразита к человеку, так и ответная — человека к паразиту, находятся в начальной стадии из-за слишком непродолжительного периода их коэволюции.

3. Причина медленно развивающейся адаптации *O. felineus* к человеку (мы выделяем его среди других дефинитивных хозяев из-за стремительно растущей его роли в функционировании паразитарных систем на всей площади широкого ареала вида паразита) кроется в полигостальности паразита на стадии дополнительного и, что особенно важно — дефинитивного хозяев. Это затрудняет стабилизацию любых признаков паразита, связанных с каким-либо одним видом хозяина и расширяет его генетическую комбинативность.

4. Человек, ввиду своей эволюционной молодости, просто "не успел" образовать ни с одним из паразитов (*O. felineus* — не исключение) равновесной системы. Все паразиты (но в разной степени!) остаются для него патогенными (точнее — обладающие высокой вирулентностью). Для многих млекопитающих (которые вместе с человеком продолжают выполнять роль дефинитивных хозяев, но эволюционировали с паразитом значительно дольше) те же самые возбудители менее патогенны, а паразитарные системы более равновесны.

5. Внутри широкого ареала *O. felineus* роль изоляционных барьеров, ограничивающих панмиктичность ларвальных и имагинальных гемипопуляций и популяций паразита в целом, играют водоразделы крупных речных бассейнов, а внутри них — зоны естественных миграций хозяев (млекопитающих, рыб, в меньшей степени — моллюсков). Именно внутри этих водоразделов и зон миграций хозяев формируются основные адаптивные свойства паразитов к тем или иным "наборам хозяев", что в конечном итоге ведет к формированию различий между популяциями, и, в том числе, к формированию различий в функционировании паразитарных систем возбудителя. При этом, степень панмиктичности внутри таких зон, всегда выше, чем между ними. Это справедливо для хозяев паразита — животных, однако человек способен перемещаться за короткое время в пределах всего ареала возбудителя, выступая, как мощный фактор панмиктичности, стирающий природные изоляционные барьеры между популяциями. В настоящее время, это, возможно, проявляется не столь отчетливо, но ясно, что такое направление развития паразитарных систем *O. felineus* является эволюционно значимым.

6. Популяционные различия (связанные с восприимчивостью хозяев и инвазивностью паразитов), прежде всего, обнаруживаются в популяциях *O. felineus*, далеко отстоящих друг от друга и длительное время (в течение тысяч поколений) существовавших в виде разошедшихся географических изолятов (Беэр, Герман, 1986).

Коэволюция изолятов возбудителя со "своими" (распространенными на тех же территориях) популяциями хозяев сыграла в дифференциации таких популяций ведущую роль. На современном этапе, однако, резко возрастает роль человека в перемешивании их генофондов, причем эту роль он проявляет не только как хозяин паразита, но и как "преобразователь природы", вызывающий своей деятельностью глубокие изменения в популяциях промежуточных хозяев (как первых — моллюсков, так и вторых — рыб) и путях передачи возбудителя.

Несмотря на возрастающую роль человека, совершенно очевидно, что на ряде территорий млекопитающие продолжают играть заметную роль в циркуляции *O. felineus*. Например, почти повсеместно на территории Европы и Сибири, большая роль в циркуляции паразита принадлежит ондатре. Однако, исторических корней как дефинитивный хозяин описторхиса этот вид не имеет. Ондатра была интродуцирована в фауну Евразии из Северной Америки в начале XX века. Образовавшись в начале плейстоцена от единого общего предка, водяные полевки и ондатры затем обособились и в настоящее время рассматриваются как филогенетически отдалунные роды. Восприимчивость этих животных к *O. felineus* свидетельствует о древности связи паразита с гидрофильными грызунами. Заметим вскользь, что среди описторхид известен вид — *O. tonkae* Wallace et Penner, 1939, паразитирующий у ондатр в Северной Америке.

Имеются и другие свидетельства адаптированности *O. felineus* к грызунам. Результаты сравнительной заражаемости (в эксперименте) моллюсков *Codiella inflata* яйцами *O. felineus*, полученными при вскрытии кошек и грызунов (золотистых хомячков, хлопковых крыс), выявили достоверные различия в показателях смертности и заражаемости моллюсков. При инвазированности *Codiella* яйцами *O. felineus*, полученными от грызунов, смертность моллюсков была значительно ниже, а заражаемость, напротив, выше, чем в случаях использования яиц паразита от кошек (Герман, 1988).

Было показано (Крылов, 1991), что в процессе эволюции у некоторых описторхид вырабатывается универсальное свойство стимулировать пролиферацию холангиоцеллюлярных элементов хозяев, что необходимо для жизнедеятельности паразитов. Выводы получены в экспериментах на животных, в то же время, по данным автора, это явление способствует формированию рака печени у человека. Казалось бы это явление, значительно увеличивающее вероятность гибели хозяина, является "минусом" для паразита, однако оно лишь подтверждает эволюционно более тесную связь паразита с грызунами. В системе "описторхис–грызун", это свойство "полезно" для паразита но практически не имеет значения для хозяина, т.к. у грызунов за их короткую жизнь не успевает развиться рак печени, вызываемый указанным фактором. Иное дело — человек, для которого этот процесс имеет гораздо более высокую степень патогенности, нежели для исторически более древних хозяев описторхса — грызунов.

Внутривидовая структура *O. felineus* слабозучена. Более 30 лет назад была сделана попытка выделить подвид паразита, циркулирующий в Западной Сибири (Горячев, 1959). Позднее в Казахстане был описан подвид *O. f. arvicola* (Сидоров 1983), адаптированный к паразитированию в гидрофильных грызунах. Предполагается существование других изолятов *O. felineus* и даже видов-двойников (Семенов, Кондинский, 1984). Нами в этом отношении были получены новые существенные данные (Беэр, Герман, 1986; Герман, Беэр, 1987; Герман, 1988; Беэр, Герман, 2000).

1.5. Совместимость трематод и специфических первых промежуточных хозяев — моллюсков из разноудаленных популяций

Обоснование популяционных различий и условных границ популяций паразитов — задача большой сложности. Особенно она сложна для биогельминтов, развивающихся по метаксенному типу, с участием ксен- и изоорганизмов, и имеющих свободноживущие фазы развития.

К таким паразитам относится трематоды, в том числе *O. felineus*. Принципиальная структура его паразитарных систем, достаточно типична для многих поликсенных трематод; с другой стороны — она сравнительно хорошо исследована (в целом, и в деталях), что в данном случае немаловажно.

Не вызывает сомнений, что внутри широкого ареала вида, роль изоляционных барьеров выполняют прежде всего водоразделы крупных речных бассейнов, а внутри них — зоны миграций наиболее активных хозяев: вторых промежуточных (рыб) и дефинитивных (млекопитающих). При этом, степень панмиктичности внутри речных бассейнов всегда значительно выше чем между ними, хотя и там она полностью не исключается (частичный контакт межу сочленами популяционных группировок возможен в верховьях притоков магистральных рек, пойменные территории которые иногда почти соприкасаются).

Можно было бы поддержать мнение Е.Г. Сидорова, высказанное С.А. Беэру в личной беседе, относительно того, что у описанного им из бассейна р. Шидерты, (Казахстан) шидертинского изолята — *O. felineus arvicola* (Сидоров, 1964), существуют морфологические признаки самостоятельного вида. По-видимому это обусловлено тем, что в конце плейстоцена – голоцене, описторхисы составляющие шидертинский изолят адаптировались почти исключительно к паразитированию на стадии мариты в одном хозяине — водяной полевке (*Arvicola terrestris*), обладающей высокой численностью в приводных биотах. При этом у паразита отмечается моногостальность на стадии первого промежуточного хозяина — моллюсков рода *Codiella*.

Вместе с тем, в последнем столетии (особенно во второй половине XX века), такая эволюционная тенденция была нарушена в связи с усиливающейся ролью человеческого фактора (Чефранова, 1987 и др.).

Весьма возможно, что здесь мы наблюдаем начальный этап процесса как бы "обратного хода видообразования", сужающего биоразнообразие и могущего в конце концов привести к исчезновению, в нашем примере, шидертинского изолята (вида?) *O. felineus*.

Вообще надо признать, что субвидовая структура *O. felineus* слабо изучена. Около 40 лет назад была сделана попытка обосновать выделение самостоятельного "сибирского изолята" возбудителя (Горячев, 1959), однако доводы, выдвигаемые автором в подтверждение своей гипотезы, не могут с современных позиций считаться убедительными. Позднее в Казахстане был описан, как мы только что упомянули, подвид *O. f. arvicola* (Сидоров,1964, 1983). Высказывалось предположение (Семенов, Кондинский, 1984) относительно существования различных морф, изолятов и даже видов-двойников *O. felineus*.

На наш взгляд, все перечисленные авторы были в принципе правы, пытаясь обосновать вполне логичное предположение о том, что вид *O. felineus* внутри своего огромного ареала (сопоставимым по площади, например, с Африканским континентом) не однороден и неизбежно должен быть представлен неким "набором" субвидовых группировок. Дело лишь в том, что за исключением Е.Г. Сидорова, выявившего морфологические особенности мариты описанного им подвида и предположившего, что тот в силу морфологических отличий и жесткой адаптации к паразитированию в гидрофильных грызунах (точнее даже к одному виду — водной полувке) может быть выделен в ранг вида, никто из авторов даже не пытался доказать правоту своих предположений.

Анализируя популяционные группировки *O. felineus*, мы исследовали совместимость партенит *O. felineus* и первых промежуточных хозяев, моллюсков рода *Codiella* практически на всей площади ареала возбудителя в пределах бывшего СССР: России, Украины, Беларуси, Казахстана (Беэр, Герман, 1986, 1987; Герман, Беэр, 1983, 1984, 1987).

В мировой литературе нет аналогов столь масштабного экспериментального сравнительного изучения фактора совместимости партенит трематод и их специфических первых промежуточных хозяев, выполненного паразитологическими методами. Даже хорошо известные исследования, проведенные на модели возбудителя шистосомоза (Frandsen, 1979), были выполнены на менее обширной территории.

Основные принципы и методы экспериментальных исследований совместимости партенит *O. felineus* и промежуточных хозяев — моллюсков *Codiella* — были нами опубликованы (Беэр, Герман, 1986, 1987; Герман, Беэр, 1983, 1984, 1987). Шкала для оценки степени совместимости географических изолятов партенит *O. felineus* и первых промежуточных хозяев — моллюсков рода *Codiella*, была разработана по принципу "критерия совместимости": критерия "TPC/100" Франдсена (Frandsen, 1979) на материале перекрестных экспериментальных заражений моллюсков из указанных выше регионов России, Белоруссии, Украины, Казахстана, инвазионным материалом из "своих" и разноудаленных территорий (Герман,1988; Беэр, Герман, 2000).

При оценке степени совместимости учитывались следующие критерии: а) процент заразившихся моллюсков; б) продолжительность эмиссии церкарий; в) тоталь-

ная продукция церкарий в пересчете на 100 (ТРС/100); г) смертность заразившихся моллюсков.

При обосновании шкалы совместимости, требовалось прежде всего установить, на какие ранги целесообразно дробить критерий "совместимые пары" С этой целью анализировалась номограмма всех положительных результатов заражений, после статистической обработки которой, стало очевидным, что имеются три хорошо различающихся варианта динамики эмиссии церкарий из инвазированных моллюсков в зависимости от степени совместимости с возбудителем. (рис. 6)

Исходя из полученных результатов и с учетом такого важного фактора, как смертность моллюсков во время экспериментов (при благоприятных условиях содержания), мы предложили (Беэр, Герман, 1995, 2000) 4-ранговую шкалу степени совместимости для партенит *O. felineus* и моллюсков рода *Codiella.* Следует учитывать относительность получаемых конкретных значений ТРС/100. На повторах они, как правило различаются, в связи с чем дробить шкалу совместимости на более мелкие ранги (как это делал Франдсен) мы считаем нецелесообразным (табл. 2).

Основные выводы, которые можно сделать на основании анализа результатов степени совместимости при перекрестных заражениях следующие:

1. Заражение моллюсков из восприимчивых популяций, (реакция на заражение моллюсков из резистентных популяций отличается большим своеобразием



Рис. 6. Динамика эмиссии церкарий *O. felineus* из экспериментально инвазированных моллюсков рода *Codiella* в зависимости от степени совместимости с паразитом.
1 "несовместимые" (ТРС-100 = 0); 2 — "слабосовместимые" ТРС-100 = до 100); 3 "совместимые (ТРС-100 = от 101 до 10000); 4 "высокосовместимые" (ТРС-100 = от 10001 до 100000 и более).

Таблица 2. Ранговая шкала степени совместимости партенит *O. felineus* и моллюсков рода *Codiella*.

Ранг (степень) совместимости	Тотальная продукция церкарий от заразившихся моллюсков в пересчете на 100 (ТРС/100)	Продолжительность периода эмиссии церкарий (сутки)	Смертность инвазированных моллюсков (%)
Несовместимые	0		–
Слабосовместимые	до 100	не более 10–12	высокая (может превышать 50)
Совместимые	1,1–10 000	до 30	средняя (не более 20–30)
Высокосовместимые	10 001–100 000	60 и более	низкая (не более 5–10)

(Герман, Беэр, 1987) и здесь нами не рассматривается), происходит и завершается продолжительной эмиссией церкарий (4-й ранг совместимости) в том случае, если осуществляется "своим" (т.е. циркулирующим на той же территории) изолятом возбудителя

2. В тех случаях, когда инвазионный материал по отношению к данной популяции моллюсков получен от гельминтов предположительно другого изолята (например, из Украины по отношению к моллюскам из Сибири, или, из Казахстана по отношению к моллюскам из Украины и т.д.), заражение или не происходит совсем (не формируются редии), или не завершается формированием церкарий;

3. Смертность инвазированных моллюсков в эксперименте (к моменту их перевода на индивидуальное содержание, т.е. спустя 40 суток после заражения) служит одним из критериев оценки степени восприимчивости к тем или иным изолятам паразита. Она достоверно ниже при заражении "своим" изолятом возбудителя. Например, при заражении моллюсков из Казахстана "своим" изолятом она не превышала 3,5%, а "чужим" (европейским) изолятом — достигала 58,0% при равных условиях содержания;

4. Инвазионным материалом из Поволжья (Татарстан) т.е. из территории "срединной" по отношению к европейским и сибирским изолятам, приблизительно в равной степени заражаются моллюски из Европейской части России и Украины и Сибири. Зараженные моллюски из Поволжья занимали некое "промежуточное положение" по критерию смертности; для них смертность не различалась статистически в случаях заражения "европейским" и "сибирским" изолятами описторхиса.

На основании результатов перекрестных заражений были выделены **"локусы совместимости"**, т.е. территории, где восприимчивые к инвазии моллюски совместимы с паразитом. Принципиальная схема совместимости изолятов *O. felineus* и моллюсков рода *Codiella*, показана на рисунке (рис. 7).

Учитывая полученные результаты, оказалось возможным выделить по крайней мере два географических изолята (подвида?) *O. felineus*, существующих в пределах его широкого ареала и различающихся совместимостью с первым промежуточным хозяином:

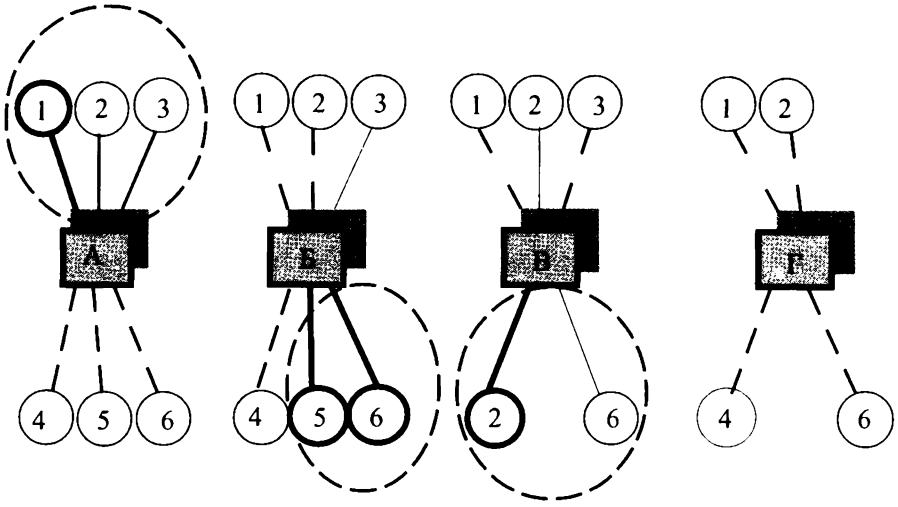


Рис. 7. Схема совместимости изолятов *O.felineus* и моллюсков рода *Codiella*
Круги — территории, откуда получены моллюски; прямоугольники — территории, откуда получен инвазионный материал.
1 — Украина (бассейн Днепра), 2 — Московская обл. (бассейн Оки), 3 — Татарстан (бассейн Волги), 4 — Казахстан (бассейн Иртыша), 5 — Сибирь, Томская обл. (бассейн Оби), 6 — Сибирь Тюменская обл. (бассейн Оби). А — Украина (Сумская, Полтавская , Черниговская области); Б — Западная Сибирь (Томская область); В — Казахстан (Карагандинская область); Г — Восточная Сибирь (Иркутская область). Жирная линия — "высокосовместимые", линия средней жирности — "совместимые", тонкая линия — "слабосовместимые", пунктир — "несовместимые", элипсы — "локусы совместимости"

1 — "европейский" циркулирующий на Украине, в Европейской части России, Беларуси (в бассейнах Днепра, Дона, Немана) и, скорее всего, на территории Западной Европы;

2 — "сибирский", циркулирующий в Западной Сибири (в бассейне Оби) и некоторых регионах Казахстана.

По-видимому, можно говорить о существовании еще некого "**иркутского**" изолята, т.к. паразиты из Иркутской области оказались несовместимыми ни с одной популяцией моллюсков, как из Европейской части России, так и из Сибири и Казахстана. Осторожность предположения в данном случае, продиктована отсутствием варианта экспериментального заражением "своих" моллюсков; их не удалось получить из Иркутской области.

На территории Казахстана (если учесть специфику гидрографической сети региона и, прежде всего, существание речных бассейнов, с высокой степенью изоляции), вероятнее всего существуют и другие (помимо шидертинского) подвиды. Вероятен "**зайсанский**" изолят, адаптированный к эндемичным для оз. Зайсан моллюскам *Boreoelona linholmiana*, оказавшихся в эксперименте восприимчивыми к заражению *O. felineus* (Бисариева, 1991).

Комб (Combes, 1995) в своей монографии хорошо высказался в том смысле, что даже "через сотни и тысячи лет, популяции паразитов на территориях их ареа-

лов, несомненно видоизменяться и это столь же несомненно будет выдвигать перед исследователями все новые и новые проблемы"

В настоящее время считается, что *O. felineus* отсутствует почти на всей территории Восточной Сибири, что является следствием неблагоприятных условий, влияющих на моллюсков рода *Codiella*. Вместе с тем, на основании данных палеонтологии, мы прогнозировали существование очагов описторхоза в некоторых южных районах Восточной Сибири. Для ряда районов Приангарья это уже доказано (Клебановский, 1984). Не исключается возможность обнаружения возбудителя в Прибайкалье и Забайкалье, откуда имеются сведения о находках битиний из плейстоценовых отложений.

Вопрос о возможной циркуляции *O. felineus* на значительной территории срединного региона Восточной Сибири остается открытым и не ограничивается констатацией отсутствия там моллюсков рода *Codiella*. Известно, что на этой территории распространены битииниды рода *Boreoelona*, видов: *B. sibirica* (West), *B. contortrix* (Lind) с подвидами: *B. c. contortrix* и *B. c. ussuriensis*, а также уже упоминавшейся выше эндемик Зайсана — *B. linholmiana*. Положительные результаты по совместимости этих видов моллюсков и паразита могут быть получены впоследствии (также как они были нами получены для эндемика из оз. Зайсан), однако, даже если эти виды в целом окажутся несовместимыми или плохо совместимыми с *O. felineus*, следует всегда иметь ввиду гетерогенность популяций моллюсков по степени восприимчивости к трематодам.

Моллюски из резистентных популяций по отношению даже к "своему" изоляту паразита, или же из восприимчивых популяций, но по отношению к другому изоляту возбудителя, ведут себя как неспецифические хозяева, и в этом смысле (если исходить из степени их совместимости с возбудителем) они ни чем не отличаются от других моллюсков. Если это так, то отдельные популяции *Boreoelona* (точнее — особи в популяциях в большем или меньшем числе) могут оказаться восприимчивыми к *O. felineus*. В случае попадания в водоемы с такими моллюсками заразного начала, а также при наличии прочих необходимых условий, на территории Восточной Сибири могут сформироваться более или менее стабильные паразитарные системы *O. felineus* с моллюсками рода *Boreoelona* в качестве промежуточных хозяев.

Тот же пример, некоторые прогнозы...

Попробуем представить, к чему могут привести процессы, о которых шла речь выше, если их рассматривать с точки зрения изменений происходящих в популяциях паразитов (тем самым, и в очагах паразитозов т.к., скажем, В.Н. Беклемишев (1970), В.Д. Беляков (1983) уравнивали эти понятия). Пример оставим тот же — паразитарную систему *O. felineus*.

Очень осторожно, мы могли бы считать, что на современном этапе (и тем более — в перспективе) на многих территориях ареала паразита, характеризовшихся в прошлом высокой степенью изоляции (где развитие возбудителя осуществлялось по природно-очаговой схеме), будут замедлятся процессы аллопатрического видообразова-

ния в силу того, что в настоящее время эти территории подвержены мощному антропогенному воздействию, что снижает изоляцию, или даже полностью ее исключает.

При этом активизируются процессы ведущие к изменению гостальности в звене окончательного хозяина. Полигостальность на этой стадии развития паразита сохраняется, но меняются **количественные соотношения** среди видов хозяев, "несущих основной поток инвазии" Под влиянием факторов антропопрессии, меньшее значение приобретают виды находящиеся в основании трофической пирамиды (грызуны) и большее — представители домашнего окружения человека (кошки, собаки, свиньи) и прежде всего — сам человек.

Это означает, что мы наблюдаем начало переориентации паразита к массовому паразитированию в **долгоживущих хозяевах** (по сравнению с **короткоживущими**, грызунами). Такая переориентация и переадаптация не может не сказаться на факторах, определяющих совместимость паразита с хозяевами на популяционном уровне.

В этой связи, анализ изменений в гемипопуляциях марит, интересен с точки зрения оценки роли различных изоорганизмов дефинитивных хозяев паразита через которых отныне идет **"изменивший свое русло основной поток инвазии".**

Становясь мощным фактором панмиктичности, человек способен стирать природные изоляционные барьеры между популяциями, (соответственно и между очагами), способствуя активному их перемешиванию. Возможно, что сейчас эти процессы не столь очевидны, но скорее всего, мы находимся при их зарождении"

Если признать верным мнение о том, что в наше время из всех возможных изоорганизмов окончательных хозяев возбудителя описторхоза, человек доминирует на всех очаговых территориях, то мы вынуждены также признать и две основные причины приводящие к этому явлению: 1) возрастает роль человека как биологического хозяина паразита; 2) возрастет роль его хозяйственной деятельности, при которой он получает возможность влиять на изменения не только гемипопуляций марит, но и гемипопуляций мирацидий, церкарий, метацеркарий (изменяя гидрорежим и масштабы рыбного промысла). При этом, мы, по сути дела, могли бы допустить, что ход эволюционных процессов для *O. felineus*, разворачивается в сторону формирования как бы **"вторичной симпатричности"**, т.е. ситуации, когда процессы видообразования проходят на пусть обширной, но уже гораздо более гомогенной (более однородной по признаку совместимости с окончательными и дополнительными хозяевами) территории.

Однако, скорее всего, такое суждение было бы поверхностным. Этого не происходит потому, что гемипопуляции паразита существуют в условиях **не только географической, но и биологической изоляции**. Независимо от включения в паразитарные системы новых мощных факторов, панмиктичности "работающих" на стадиях окончательных и дополнительных хозяев, паразит в своем жизненном цикле на стадии партенит обязательно проходит через организм моллюсков — первых промежуточных хозяев, различающихся по степени совместимости с изолятами *O. felineus*. Именно на этой стадии, как мы полагаем, происходит "чистка" (коррекция) признаков на популяционном уровне (Беэр, Герман, 2000).

В заключение, приведем таблицу (табл. 3), в которой показаны преимущества, которые дают сопоставление палеонтологической, рецентной и прогностической

информации, для раскрытии тенденций эволюции паразитарных систем (на примере паразитарной системы трематоды *O. felineus*).

В результате обобщенного анализа по первым трем позициям, формируется (уточняется) представление о территориях вероятного нахождения паразита; границах его ареала; степени участия в передаче возбудителя различных видов промежуточных и дополнительных хозяев; продолжительности периода адаптации к возбудителю различных видов дефинитивных хозяев (в том числе человека).

В результате сопряженного анализа по всем позициям, формируются (уточняются) представления относительно: 1 — тенденций и направлений изменений происходящих в паразитарных системах и 2 — современной региональной паразитарной обстановки.

Таблица 3. Сопоставление палеонтологической, рецентной и прогностической информации в раскрытии тенденций эволюции паразитарных систем (на примере паразитарной системы трематоды *Opisthorcyis felineus*).

ЭТАПЫ АНАЛИЗА (используемая информация)	**ЧТО ЭТО ДАЕТ?** (получаемая информация)
1. Анализ генезиса формирования паразитарных систем *O. felineus* на основе сопряженного анализа данных о присутствии первых промежуточных хозяев паразита (моллюсков) в разноудаленных от современной точки отсчета геологических отложениях на территории современного ареала возбудителя и прилежащих регионах палеарктики. Анализ плейстоценовых палеоландшафтных и палеоклиматических реконструкций.	Формирование представлений о генезисе паразитарных систем *O. felineus*, ареала паразита и путях их развития. Обоснование территорий с потенциальным присутствием там первых промежуточных хозяев паразита (переднежаберных моллюсков, битиниид, рода *Codiella*).
2. Систематизация прямой палеонтологической информации относительно нахождения остатков основных (несущих основной поток инвазии) дополнительных (рыбы семейства карповых) и дефинитивных (млекопитающих кроме человека) хозяев паразита.	Обоснование «периода захвата» паразитом тех или иных территорий. Информацию относительно последовательности смен групп животных, выполняющих роль дополнительных и окончательных хозяев возбудителя. Информацию о продолжительности периода адаптации паразита к тем или иным видам и группам хозяев.
3. Анализ данных антропологических исследований (по результатам изучения стоянок древнего человека).	Информацию о периоде "подключения" человека к жизненному циклу паразита; периоде начала его массовых контактов со специфическими дополнительными хозяевами; Информацию о "точке отсчета эпидемиологического этапа"

Таблица 3. (Продолжение).

ЭТАПЫ АНАЛИЗА (используемая информация)	ЧТО ЭТО ДАЕТ? (получаемая информация)
4. Анализ современных экологических особенностей и ландшафтной приуроченности паразита и его хозяев всех категорий. Сопряженный картографический анализ природных предпосылок, фактических нахождений и территориальных различий в степени инвазированности хозяев паразита.	В сопоставлении с результатами по первым трем позициям, гораздо более глубокие представления о вероятном территориальном нахождения паразита. Обосновываются территории, где природные факторы исключают циркуляцию паразита в природе.
5. Типизация мест обитания основных видов моллюсков — первых промежуточных хозяев *O.felineus*.	Региональное районирование по основной биологической предпосылке распространения *O.felineus* — наличия в водных биоценозах моллюсков рода *Codiella*. Общий вывод по этому разделу формируется с учетом позиций 1 и 4.
6. Региональный анализ биологических популяционных особенностей паразита и его хозяев (гетерогенность популяций по степени совместимости).	Дифференциацию территорий по степени вероятности риска заражения первых промежуточных хозяев. Выявление территорий, где миграционные процессы влияющие на панмиктичность очагов могут менять их напряженность и степень нагрузки, приходящейся на различных изоорганизмов–хозяев. Районирование территории по степени напряженности эпид- и эпизоотических процессов.
7. Типизация очагов паразитоза	Раскрытие тенденций и направлений изменений, происходящих в паразитарных системах.
8. Прогнозирование изменений состояния паразитарных систем и территориальной паразитарной обстановки с учетом основополагающих принципов: 1 — исторической обусловленности; 2 — ландшафтной однородности при аналоговом прогнозировании; 3 достаточности и надежности исходной информации; 4 — адекватности применяемых математических аппаратов; 5 — информативности определяющих факторов и их сочетаний; 6 неизбежности и тенденции экологических сдвигов, происходящих под воздействием факторов антропопрессии.	Прогнозирование изменений региональной паразитарной обстановки и (если это необходимо по соображениям практики), на территориях городов, территориях военных конфликтов и техногенных катастроф, отдельных крупных хозяйственных объектов, например: заповедников, водохранилищ, месторождений полезных ископаемых, продуктопроводов и т.д.).

2. История изучения *O. felineus* и заболевания с ним связанного

"Споры грибов" из "Дынного семечка"...

Став в 1967 г. аспирантом Института медицинской паразитологии и тропической медицины им. Е.И. Марциновского и приступив к исследованиям по проблеме описторхоза в Западной Сибири, я много раз слышал от моего учителя профессора Николая Николаевича Плотникова, историю открытия этого паразитарного заболевания.

Дело было так... В конце XIX века сибирский ученый профессор Константин Николаевич Виноградов, микроскопируя желчь из трупа крестьянина Александра Висящих, обнаружил очень мелкие яйца какого-то паразитического червя, похожие на споры белых грибов. Затем он исследовал печень и нашел небольших, не более 8 миллиметров в длину, плоских, почти бесцветных гельминтов, похожих на маленькие, совсем плоские дынные семечки...

* * *

Немецкий естествоиспытатель Рудольфи (Rudolphi) обнаружил в желчных путях кошки паразита, которого принял за *Distoma conus*, открытую в 1822 г. Креплином (Creplin) (Braun, 1894). Рудольфи под этим же названием послал найденного им паразита профессору Берлинокого ветеринарного института Гурльту (Gurlt), который в 1831 г. в своем учебнике патологической анатомии домашних животных подробно описал паразита и отметил его отличие от *D. conus.* Creplin. Несмотря на это, Гурльт оставляет за паразитом то же название. Таким образом, под одним названием были описаны две различных трематоды *Distoma conus* Creplin, 1825 и *Distoma conus* Gurlt, 1831 nec Creplin, 1825 (Плотников, 1953, стр.7).

В 1839 г. Креплин обратил на это внимание и сообщил, что его *D. conus* отличается от *D. conus* Gurlt. Позднее *D. conus* Creplin была названа *Pseudamphistomum truncatum* (Скрябин, 1950).

После Рудольфи и Гурльта паразита находят и другие исследователи, но принимают его за новую трематоду, и в связи с этим тот или иной автор дает для "вновь открытого" паразита свое новое название. Как указывает К.И. Скрябин (1950), в 1836 г. Зибольд (Siebold) описал *D. conus* Gurlt под именем *Distomum lanceolatum felis cati*, подчеркивая в этом названии кошку, как хозяина паразита. Ван Траиг (Van Tright) в 1889 г., найдя эту же трематоду у собак, дает ей название *Distomum lanceolatum canis familiaris*.

В 1884 г Ривольта (Rivolta) обнаружил *D. conus* Gurlt у кошек в г. Пизе (Италия) и установил, что этот паразит являегся самостоятельным видом, которому он дал видовое на звание *Distomum felineum* (Rivolta, 1884) (Плотников, 1953, стр.7).

Новый этап в изучении *D. felineum* начался в связи с открытием этого паразита у человека (Мясоедов, 1960).

Среди населения Западной Сибири было известно заболевание под названием "обской болезни" В 1891 г. профессор Томского университета К.Н. Виноградов при секции умершего сибиряка Александра Висящих, обнаружил неизвестную трематоду. Больной, у которого был найден паразит, лечился в Томской городской больнице: "34 лет, крестьянин Томского округа, села Уртамского, чернорабочий, в летние месяцы 1887, 1888 и 1889 гг. работал на Обь-Енисейском канале... В сентябре 1890 г. ловил в Оби рыбу неводом, при этом простудился и заболел...

30 декабря того же года поступил в больницу. Жаловался на боль в ногах и в области желудка, на слабость всего организма... 2 апреля умер" При вскрытии трупа выяснилось, что смерть наступила от поражения печени с желтухой и от острой бугорчатки плевр. В желчи были обнаружены яйца, похожие на яйца ланцетовидной двуустки, а затем и сам паразит в мелком печеночном протоке. К.Н. Виноградов подробно описал его и назвал сибирской двуусткой (*Distomum sibiricum*). Это и был возбудитель "обской болезни" Прозектор Томского университета А.А. Кулябко нашел точно такого же паразита в печени кошки.

Спустя 4 месяца К.Н. Виноградов (1892) сообщает о втором случае нахождения сибирской двуустки в печени человека (г. Томск). При этом он отмечает две особенности: 1) отсутствие в желчи яиц двуустки, из чего делает вывод, что "яйца не всегда бывают в желчи при наших дистомах, но по отсутствию их мы не можем утверждать об отсутствии в печени самих паразитов"; 2) гнойное воспаление желчных протоков.

10 мая 1892 г на заседании Томского общества естествоиспытателей и врачей К.Н. Виноградов (1893) сообщает еще о семи случаях нахождения у человека сибирской двуустки и указывает, что в 1892 г. студент К.Ф. Дмитриевский в печени собаки обнаружил 293 экз. этого паразита.

Всего в течение двух лет К.Н. Виноградовым в г. Томске было зарегистрировано 11 случаев паразитирования сибирской двуустки у человека, кошки и собаки.

В 1894 г. Браун доказал идентичность *Distomum felineum* (Rivolta, 1884) из кошек и собак с *Distomum sibiricum* (Winogradoff, 1891) из человека.

Как указывает К.И. Скрябин (1950), в 1895 г. Бланшар (Blanchard) причислил *Distomum felineum* (Rivolta, 1884) к выделенному им роду *Opisthorchis*. С тех пор этот паразит стал называться описторхисом кошачьим *Opisthorchis felineus* (Rivolta, 1884).

В 1893 г. Е.В. Пастор сообщает о случае описторхоза в Петербурге. Больной был из Сибири. В этом же году вышел в России "Атлас человеческих глист" Н.А. Холодковского, где дается подробное описание описторхиса и приводятся его рисунки (цит. по В.С. Мясоедову 1960, с. 10). Представляет интерес ряд сообщений о нахождении яиц описторхиса у больных, не предъявлявших никаких жалоб со стороны печени. Работу в направлении поисков описторхиса в Томске продолжал Ф.И. Романов (1902, 1907).

После открытия К.Н. Виноградова случаи описторхоза у человека начали описывать и зарубежные авторы. М.Ашкенази (Askanazy, 1900) сообщает о двух случаях описторхоза у жителей из местности на берегу Куриш-Гафа (окрестности г. Калининграда). В 1904 г. Ашкенази констатирует еще один случаи описторхоза в той

же местности и указывает, что описторхис был найден у кошек и собак во многих странах Европы: Италии, Франции, Голландии, Германии, России. Он экспериментально доказал, что плотва европейская является дополнительным хозяином описторхиса. Риндфлейш (1904) отмечает два случая описторхоза в Европе (Германия).

В другой работе на основании 40 случаев описторхоза, прошедших через кенигсбергскую клинику, Риндфлейш (W. Rindfleisch, 1904) описывает клинику описторхоза и первичный рак печени при этом заболевании.

В конце 20-х гг. XX века врачи А.В. Светлов и Р.К. Окулова установили, что в Тюменской области описторхоз отнюдь не редкость.

В 1925 г. 25-й гельминтологической экспедицией, руководимой К.И. Скрябиным и Р.Эд.С. Шульцем (1928), был обнаружен описторхоз в Донбассе. В 1926 г. Северо-Двинская 32-я гельминтологическая экспедиция, руководимая К.И Скрябиным, обследовала гельминтофауну рыбачьего населения р. Малая Северная Двина, среди которого был обнаружен описторхоз.

26 мая 1927 г. было отмечено десятилетие организации первых гельминтологических учреждений в республике, возникших по инициативе К.И. Скрябина, который сообщает, что описторхис уже найден у человека в Донбассе, Харькове, и Северо-Двинской губернии на р. Сухоне, а всего в мировой литераторе описано 158 случаев описторхоза у человека, из них в наше стране — 117.

В 1927 г. 50-й Западно-Сибирской гельминтологической экспедицией под руководством К.И. Скрябина, Р.С. Шульца и В.П. Подъяпольской был обнаружен описторхоз в Кузбассе, где водники оказались заражены на 3,4%. Было установлено закономерное нарастание описторхозной инвазии по реке Оби "с юга на север" (К.И. Скрябин, 1946, 1953). В том же году К.И. Скрябин и В.П. Подъяпольская (1927) отмечают, что сибирские малярийные станции начинают заниматься гельминтологической работой.

Новый этап в изучении описторхоза начался в связи с сообщением в 1929 г. врача Р.К. Окуловой о 100 случаях описторхоза в тобольской больнице. Это послужило толчком к направлению сюда специальных экспедиций для изучения описторхоза. В этом же году Тобольско-Уральская 70-я гельминтологическая экспедиция, руководимая К.И. Скрябиным (1946), открывает крупный очаг описторхоза на Тобольском Севере.

На первом гельминтологическом совещании в СССР, в 1930 г., К.И. Скрябин (1932а) выдвинул описторхоз "как серьезную санитарную и социально-экономическую проблему Тобольского Севера"

70-я гельминтологическая экспедиция установила, что "Тобольский север – низовья бассейна Оби представляет основной очаг описторхозной инвазии, охватившей почти на 100% как людское население, гак и домашних, и пушных животных, питающихся рыбой. Описторхоз должен быть искоренен во что бы то ни стало" (К.И. Скрябин, 1932а).

В 1925 г. И.М. Исайчиков изучает вопросы передачи описторхоза, а затем ставит вопрос о ветеринарно-санитарном осмотре рыбы для предупреждения заражения трематодами (Исайчиков, 1925, 1929).

В это же время было намечено дальнейшее изучение биологии описторхиса; уточнение локализации его очагов и учет животных, являющихся резервуаром инвазии в природе; поиски методов дегельминтизации; профилактика в связи с технологией рыбных продуктов. Для осуществления этих задач гельминтологическим отделением Свердловского санитарно-бактериологического института проводились в течение трех лет ежегодно экспедиции на Тобольский Север, посвященные биологическим и эпидемиологическим вопросам описторхоза. Была написана специальная инструкция по борьбе с гельминтозами и, в частности, с описторхозом. Разработано наставление по противоописторхозной борьбе в зверопитомниках и питомниках служебных собак (К.И. Скрябин, 1932).

В 1930 г. Енисейско-Туруханская 80-я гельминтологическая экспедиция, под руководством В.П. Подъяпольской и М.П. Гнединой, установила отсутствие описторхоза в бассейне Енисея (К.И. Скрябин, 1946). В этом же году Обдорско-Ямальская 93-я гельминтологическая экспедиция (Тобольск, Обдорск, Ямал), руководимая Н.Н. Плотниковым, выявила метацеркариев описторхиса в язе и чебаке (К.И. Скрябин, 1946).

В 1931 г. Тобольская 121-я экспедиция, руководимая Н.Н. Плотниковым, при копрологическом обследовании 386 детей у 36% выявила описторхоз. Было установлено наличие метацеркариев описторхиса у ельца. Исследовалось влияние на метацеркариев соления, копчения и замораживания рыбы. Проведены эксперименты по терапии описторхоза (56 — на животных и 6 — на людях). Изучалась патологическая анатомия и интенсивность инвазии при описторхозе (вскрыто 20 трупов человека) (К.И. Скрябин, 1946).

Здесь следует отметить особые заслуги Н.Н. Плотникова (1932, 1933, 1938, 1939, 1940, 1947, 1951, 1953, 1955, 1973) в изучении проблемы описторхоза в Сибири. Перечисленные публикации — это только небольшая часть работ, содержащих сведения о биологии возбудителя. Работ по клинике, патогенезу, лечению описторхоза гораздо больше.

В 1937 г. Тобольской 180-й СГЭ, руководимой Н.Н Плотниковым, изучалась патологическая анатомия, клиника и эпидемиология описторхоза, а также изыскивались методы его лечения (К.И. Скрябин, 1946). В 1939 г. появилась работа Н.Н. Плотникова "Статистика и география описторхоза", где приводится большой материал по этому вопросу. В 1940 г. экспедицией во главе с Н.Н. Плотниковым, направленной Всесоюзным институтом экспериментальной медицины имени Горького в г. Тобольск, впервые в СССР были обнаружены личинки описторхиса в моллюске *Bithynia leachi*. При испытании многочисленных препаратов Н.Н. Плотников установил, что гексахлорэтан (C_2Cl_6) убивает описторхисов в организме кошки. Это открытие дало предпосылки для лечения описторхоза у человека (Е.Н. Павловский, 1941).

На совещании по борьбе с гельминтозами при Министерстве здравоохранения СССР в декабре 1918 г. Н.Н. Плотников сообщил, что ему удалось впервые добиться излечения описторхоза у человека. М.Э. Винников охарактеризовал клиническую картину описторхоза (1150 наблюдений). А.В. Ромодановская доложила об аллергической диагностике описторхоза (З.Г. Василькова, 1955).

В июне 1950 г. при Омском медицинском институте состоялось широкое совещание по борьбе с описторхозом. Это совещание вынесло развернутое решение о расширении комплексных работ по изучению описторхоза и организации борьбы с ним, указало конкретные практические мероприятия. Было вынесено также решение о необходимости ввести преподавание основ биологии и профилактики описторхоза в средних школах областей, неблагополучных по описторхозу и намечен план первоочередных научно-исследовательских работ. Совещание обратилось ко всем медицинским, вегеринарным и педагогическим работникам с призывом принять активное участие в борьбе с описторхозом. В 1954 г. на украинском совещании по борьбе с малярией и гельминтозами и юбилейной научной конференции в честь 300-летия воссоединения Украины с Россией профессор Е.С. Шульман сделал доклад: "Опыт борьбы с описторхозом, в интенсивном очаге" (И.А. Демченко, 1954).

Большой вклад в изучение описторхиса внесли омские ученые. Клиникой, лечением и диагностикой описторхоза занимались: В.И. Кондратьев (1932), Р.М. Ахрем-Ахремович и А.П. Ананьина (1940), Р.М. Ахрем-Ахремович (1963), М.Э. Винников (1946, 1948, 1952, 1959 и др.), О.Д. Соколова-Пономарева (1951), Е.Г. Варман (1948, и др.), К.К. Юшкевич (1955) и другие. И.Г. Мамонтова (1950) изучала состояние вегетативной нервной системы при описторхозе у детей. В.П. Бисярина (1948, 1950) выяснила, что описторхоз у детей в большинстве случаев вызывает угнетение реактивности организма. Ф.Г. Голубкова (1948) установила, что при описторхозе желчный пузырь вовлекается в патологический процесс разными путями, и в нем возникают различного характера патологические изменения. В другой работе Ф.Г. Голубкова (1955) сообщает результаты исследований интерорецептивных влияний на желчевыделение и желчеобразование у больных описторхозом (31 человек). В большом ряде работ изучались изменения со стороны поджелудочной железы, сердечно-сосудистой системы, крови и кроветворения при описторхозе.

Омские ученые предложили и разработали аллергическую реакцию при описторхозе (М.Э. Винников, 1946, 1956; и др.). Эпидемиологией, распространением и профилактикой описторхоза в середине XX века занимались А.М. Шумилова (1954), Б.Р. Брускин (1954, 1955), Р.М. Ахрем-Ахремович (1963). Биологией описторхоза — П.П. Горячев (1955, 1959, 1964, и др.).

В изучении описторхоза много сделали томские ученые: Я.В. Плавинский (1911), М.Г. Курлов (1911), А.Г. Савиных (1927), С.А. Адамов (1938), Д.Д. Яблоков (1949, 1979), Г.Л. Витковская (1950), Ф.М. Лисовский (1955), Л.Ф. Колмакова (1958) и другие. В середине и второй трети XX века появилась серия публикаций, касающаяся второго промежуточного хозяина возбудителя описторхоза, биологии метацеркарий *O. felineus* и способов обеззараживания рыбы (Титова, 1952, 1953, 1965; Титова, Бочарова, 1969, 1972 и др.).

В 1953 г. Н.Н. Плотников в монографии "Описторхоз"(1953) предлагает назвать описторхоз "болезнью Виноградова"

Российские паразитологи уже в первой четверти XX века предлагали развернуть борьбу с описторхозом, но чтобы бороться с заболеванием, его следовало вначале хорошо изучить, а это оказалось совсем не просто! Еще профессор Плотников любил говорить (я слышал, это более 30 лет назад), что "по описторхозу

защищена уйма диссертаций, а он как был, так и остался" Говоря откровенно, среди всех этих диссертаций было не так уж много явно неудачных. Просто это означало, во-первых, что проблема описторхоза очень сложна; во-вторых, что заболевание распространено на громадной территории; а в-третьих, что описторхоз исследуется с самых разных сторон: биологии паразита, экологии его хозяев, влияния на паразитов и его хозяев разнообразных факторов антропопрессии, особенностей географического распространения, воздействия паразитов на организм человека и животных, поисков способов лечения и профилактики и т.д. Хочу еще раз подчеркнуть, что территория, на которой распространен описторхоз, огромна. Я как-то вырезал из школьной контурной карты часть России, Белоруссии, Литвы, Украины, Казахстана, стран Западной Европы, т.е. те территории Евразии, где распространены очаги описторхоза, вызываемого "двуусткой кошачьей" и сопоставил эту вырезку в том же масштабе с Африканским континентом. Они почти совпали!

Много раз, рассказывая о проблеме описторхоза в разных аудиториях, я говорил примерно следующее: редко случается, что ареал какого-то животного или растения, или же нозоареал паразитарной болезни, вызываемой биопаразитом, укладывался бы в рамки одной административной единицы, скажем, в границы одной страны. Этого почти не бывает по вполне понятным причинам: для животных, растений, биопаразитов не имеют значения наши административные рамки. Они распространены там, где для этого есть подходящие условия. И вот надо же так случиться, что описторхоз, не полностью, разумеется, но "почти полностью", не менее чем на 95%, укладывался на территории бывшего Советского Союза. На долю стран Западной Европы (Германии, Чехии, Италии и др.) его приходилось где-то 3–4%.

После распада СССР, соотношения в распространенности описторхоза, вызываемого *O. felineus*, выглядят примерно так: на Россию приходится не менее 70% проблемы, Украину и Казахстан — примерно по 7–10%, Беларусь — около 3–5%, и на долю стран Западной Европы, включая страны Балтии, — оставшиеся 3–4%.

Иными словами, Россия, увы, продолжает "держать первенство" по распространенности этого опасного паразитарного заболевания.

3. Общая характеристика ареала описторхоза

Три вида описторхид: *O. felineus, O. viverrini* и *C. sinensis* образуют так называемую "описторхозную триаду" и вызывают сходные заболевания животных и человека. Современные их ареалы образуют длинный, почти непрерывный шлейф в Европе, Западной и Восточной Сибири, дельневосточном регионе и Юго-Восточной Азии (см. рис. 3). Площади ареалов *O. viverrini* и *C. sinensis* (и заболеваний ими вызываемых) примерно одинаковы, однако площадь, занимаемая ареалом *O. felineus* вызывающим описторхоз кошачий, существенно больше.

Все три вида описторхид образуют ареалы "ленточного типа" и приурочены к более или менее однотипным (равнинным в руслах рек) территориям Евразии. Западно-Сибирская низменность (Обь-Иртышский бассейн) представляет собой гигантское пространство, по многим природным факторам отвечающее условиям существования промежуточных и окончательных хозяев одного из видов "описторхозной триады" — *O. felineus*. Нет ничего удивительного в том, что именно там расположены основные очаги заболевания.

Известно большое число работ по изучению конкретных вопросов биологии, эпидемиологии, распространению описторхоза в его разных очагах. В то же время, обобщающих и систематизирующих накопленную информацию сводок совсем немного. В этом смысле от многих публикаций выгодно отличаются данные В.Д. Завойкина (1989), опубликованные в труднодоступном, в особенности для иностранных специалистов, издании: в книге "Описторхоз, теория и практика" (ред.: В.П. Сергиев и С.А. Беэр, 1989, с. 70–94), которые мы приводим здесь с некоторыми сокращениями и изменениями. Природные предпосылки распространения описторхоза в Казахстане даны в основном по материалам Ш.С. Бисариевой (1991). Кроме этого, мы сочли возможным в конце главы дать краткую подытоживающую характеристику основных очагов (Беэр, 2004).

Предпринятые (в середине и ближе к концу XX века) подходы к картированию распространения описторхоза (Erhardt, 1952; Erhardt et al., 1962; Вершинский, 1964; Дарченкова, 1976) вскрывали в основном пространственную структуру ареала гельминтоза, не отражая функциональной ее сущности, что является первостепенным для понимания закономерностей существования очагов. В последующих работах (Беэр, 1968а,б; 1971; 1973; 1982; 1985 и др.) анализировалась структура очагов описторхоза на территории бывшего Советского Союза, а также генезис и структура ареала промежуточных хозяев на основе фактических данных и с учетом природных предпосылок.

Долгое время исследователи концентрировали свое внимание на трех основных очагах гельминтоза (Обь-Иртышском, Волго-Камскем, Днепровском), считая их изолированными друг от друга. В 1970-х гг., была высказана мысль (Беэр, 1971)

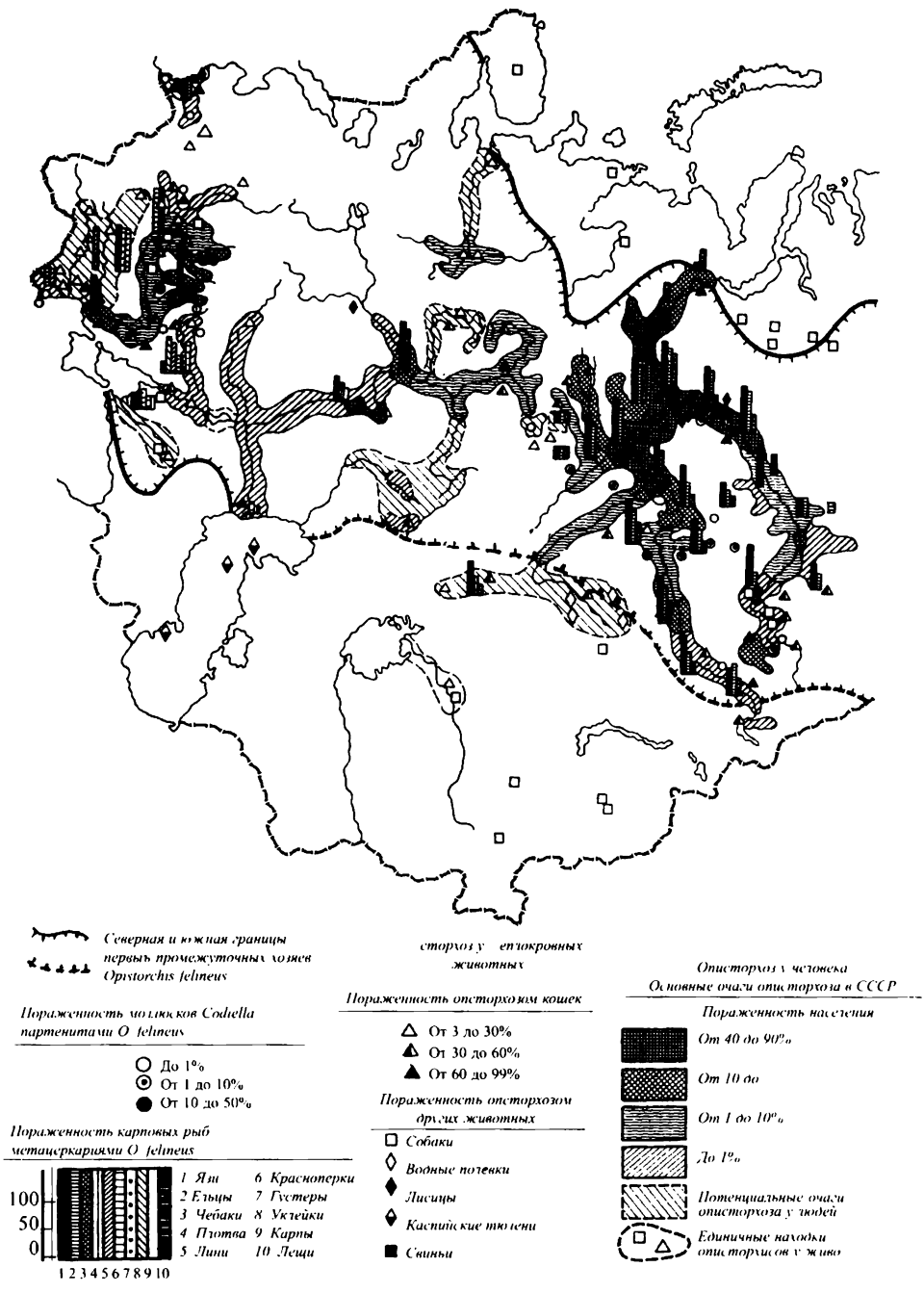


Рис. 8. Схема распространения описторхоза на территории бывшего Советского Союза (на рисунке не показан самый восточный из известных в настоящее время "иркутский очаг" описторхоза в пойме р. Бирюсы).

Таблица 4. Сравнительная пораженность населения и кошек *O.felineus* в разных речных бассейнах*

Речной бассейн	Пораженность (%)	
	населения (максимальная)	кошек (максимальная)
ОБЬ-ИРТЬШСКИЙ	90	100
река УРАЛ	Единичные случаи	40
ВОЛГО-КАМСКИЙ	60	100
река ДОН	6	84
река ДНЕПР	37	100
река ЮЖНЫЙ БУГ	Единичные случаи	53
река ДНЕСТР	-"-	40
река ДУНАЙ	-"-	48
река НЕМАН	0	90
река СЕВЕРНАЯ ДВИНА	3	80

* — по В.Д. Завойкину из книги "Описторхоз, теория и практика" (1989).

относительно "единого пояса заболевания", не получившая в свое время дальнейшего теоретического развития. До настоящего времени сохраняется представление, что описторхоз существует только в бассейнах Оби, Иртыша, Волги, Камы и Днепра, а также в ряде речных бассейнов Казахстана. В то же время появляются данные, свидетельствующие о значительно более широком распространении гельминтоза среди животных на других территориях, включая западные регионы России и европейские государства (рис. 8).

Впервые предположение о возможном природноочаговсм характере описторхоза высказал Е.Н. Павловский (1946). В дальнейшем оно получило фактическое подтверждение для разных регионов. В начале 1980-х гг. была опубликована обобщающая сводка по проблемам природной очаговости описторхоза (Сидоров, 1983). Автор в основном выделяет только диких животных, а домашних рассматривает как бы "вместе с человеком", в связи с чем его представления о циркуляции гельминта в современных условиях весьма сужены. Между тем, этот вопрос является важным для понимания особенностей функционирования тех или иных очагов.

Для облегчения понимания дальнейших рассуждений о структуре ареала гельминтоза в таблице (табл. 4), приведена пораженность кошек (которые, как известно, являются хорошим индикатором ситуации по описторхозу на разных территориях) в сравнении с пораженностью человека.

Интенсивность инвазии у кошек во всех речных бассейнах высока и достигает, например, в Обь-Иртышскем — десятков тысяч, в бассейне р.Урал — 600, р. Днепр — 3500, р.Северной Двины — около 200 экземпляров у одного инвазированного животного. Креме кошек наличие описторхисов было выявлено в Обь-Иртышском бассейне у собак (до 60%), лисиц (до 70%), ондатр (до 40%), песцов, бурого медведя, хоря, соболя, колонка, водяной полувки и др. В бассейне р.Дон, зара-

женными оказались: енотовидные собаки, лисицы, бобры, норки. В бассейне р.Днепр собаки инвазированы до 28%, волки — 27%, лисицы — 12%.

На многих территориях Европейской части бывшего Советского Союза на фоне высокой пораженности кошек заболеваемость человека носит явно очаговый характер. На некоторых участках рек больные люди практически не встречаются, а пораженность кошек достигает 100%. Но даже в очагах, где регистрируются больные описторхозом люди, пораженность кошек почти всегда превосходит уровень пораженности человека.

Возбудитель описторхоза обнаруживается на протяжении полутора столетий у кошек, собак, лисиц, кабанов и других животных (дефинитивных хозяев), а также у моллюсков – битиниид и рыб семейства карповых (промежуточных хозяев) в Австрии, Албании, Болгарии, Венгрии, Германии, Греции, Голландии, Испании, Италии, Польше, Румынии, Турции, Финляндии, Франции (Erchardt, 1962; Rotkiewicz, 1979; Schuster et al., 1988).

Все эти данные свидетельствуют, с одной стороны, о широте ареала описторхоза, а с другой, о несомненном участии животных в циркуляции возбудителя в пределах всей площади ареала, тогда как на этой же территории описторхоз чело-

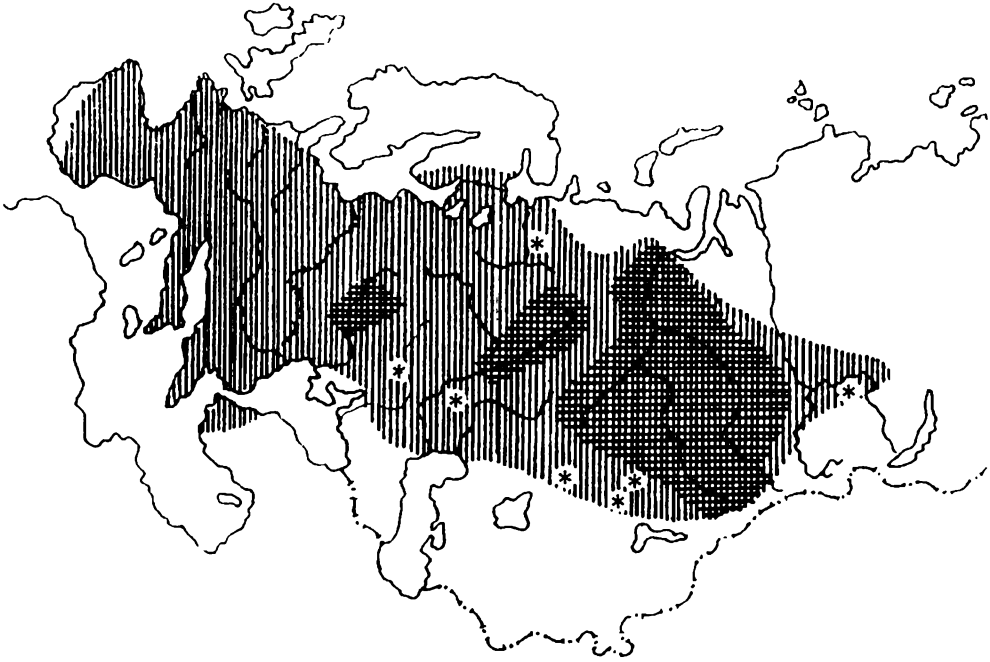


Рис. 9. Соотношение ареала возбудителя и нозоареала описторхоза.
Вертикальная штриховка — ареал возбудителя; горизонтальная штриховка и звездочки — очаги описторхоза человека (по Завойкину, 1989).

века имеет локальный (очаговый) характер (рис. 9). В принципе, это понятно, если учесть, что гельминтоз изначально сформировался как зооноз и в процессе эволюции, ни при каких обстоятельствах, не становится антропонозом "в чистом виде"

Наибольшего значения включение человека в циркуляцию описторхоза достигло в Обь-Иртышском бассейне, особенно в его центральной части, о чем свидетельствует крайне высокий уровень инвазированности населения. Например, во многих населенных пунктах Среднего Приобья описторхозом заражено свыше 80% местных жителей с высокой интенсивностью инвазии (свыше 500 яиц в 1 грамме фекалий). Здесь же отмечается максимальная инвазированность домашних и диких животных.

Хотя количество инвазионного материала само по себе далеко не всегда может определять долю участия того или иного вида окончательных хозяев в поддерживании циркуляции, доминирующее участие человека в круговороте инвазии в этом регионе не вызывает никаких сомнений. Однако, к периферии бассейна, вверх по притокам Оби, не только снижается напряженность очага, но и постепенно уменьшается участие человека в циркуляции гельминта. Так, в среднем течении рек Чулым, Кеть, Парабель, Тым, Васюган население заражено уже в 40–50% (в верховьях — в 10–20%). Пораженность же кошек повсеместно остается на высоком уровне (70–60%).

В нижнем течении Оби наблюдается снижение уровня циркуляции гельминта, а в районе Обской губы имеется значительная **зона выноса инвазии**, где из-за отсутствия необходимых условий, например первых промежуточных хозяев — моллюсков, циркуляции паразита не происходит, однако имеется значительная пораженность населения и животных.

Следует отметить важную особенность распространения описторхоза человека в Среднем Приобье. Население здесь в той или иной степени заражено повсеместно и разрывов в структуре нозоареала на этой территории нет.

С продвижением на запад в пределах ареала возбудителя постепенно уменьшается участие человека в круговороте инвазии, распространение гельминтоза среди населения носит все более выраженный очаговый характер (в отличие от сплошного в Обь-Иртышском бассейне). Процесс циркуляции гельминта приобретает все более выраженный эпизоотический характер. Это видно на примерах Волго-Камского, Донского, Днепровского, Северо-Двинского бассейнов. По мере продвижения в западном направлении уменьшается не только площадь территории с инвазированным населением, но и основные (экстенсивные, интенсивные) показатели пораженности населения. Появляются разрывы в структуре нозоареала.

Отмечая уменьшение участия человека в циркуляции гельминта по мере продвижения в западном направлении от Обь-Иртышского бассейна, мы имеем ввиду лишь непосредственное включение человека как источника инвазии. Опосредованное же влияние человека на круговорот инвазии в настоящее время происходит повсеместно и нарастает с продвижением в западном направлении.

Расхождения в структуре ареала первого промежуточного хозяина и нозоареала имеют место не только на границе ареала, но и внутри него. Так, на притоках Оби, в частности, на реках Чулым, Кеть, Васюган, Парабель, имеются участки протяженностью до 100 и более километров, где не были обнаружены битиниды за

все время многолетних наблюдений, однако население инвазировано в значительной степени. Подобная картина наблюдается также в бассейнах Енисея, Днепра, Северной Двины. Факт несовпадения структуры нозоареала гельминтоза и ареала возбудителя чрезвычайно важен для оценки эпидситуации.

Трансформация очагов описторхоза происходит и в настоящее время. Например, в Казахстане большинство очагов носило природно-очаговый характер (Сидоров, 1983), однако в последние годы появились работы (Подлеснов и др., 1982; Горбунова, Смаилова,1984; Чефранова и др. 1987), указывающие на трансформацию очагов и включение человека в круговорот инвазии, то есть на переход эпизоотического характера циркуляции к смешанному. Этот процесс прогрессирует. Однако на ряде территорий наблюдается и обратный процесс. Например: на р. Неман в 1930–1940 гг. существовал очаг описторхоза человека; в настоящее время, по мнению ряда исследователей (Бизюлявичус, 1969; Медзявичус и др.,1969; Райшите, 1972, 1974), циркуляция осуществляется только за счёт диких и домашних животных.

Таким образом, на большей части ареала возбудителя описторхоза циркуляция гельминта носит эпизоотический (с участием домашних и диких животных), а на остальной — смешанный (с участием животных и человека) характер. В последнем случае необходимо выделять эпизоотическую и эпидемическую составляющую процесса циркуляции. Удельный вес каждой из них различен в разных регионах, однако нигде процесс не осуществляется только с участием человека, повсеместно в нём принимают участие животные.

По-видимому, нет полной зависимости между инвазированностью населения, загрязнением окружающей среды яйцами гельминта и зараженностью моллюсков и карповых рыб. Встречаются населенные пункты с высокой (до 40%) пораженностью населения при отсутствии инвазированных моллюсков, и наоборот — свободные от инвазии люди и высокая пораженность моллюсков. То же можно сказать и о пораженности рыбы семейства карповых, которая часто никак не соответствует инвазированности населения. Эти факты свидетельствуют о том, что далеко не всегда человек определяет уровень циркуляции гельминта.

Существенным является вопрос о типизации очагов, принципах районирования эндемичных территорий, да и понятие "очаг" требует специального рассмотрения. Свою точку зрения по этому поводу мы выскажем в следующей главе.

Была предложена классификация в зависимости от типов биоценозов гельминта (Лейкина, 1963, 1967, 1970; Боев, Гвоздевым, 1971; Дроздов, Клебановский, 1964; Подъяпольская, 1968). Эта схема применительно к описторхозу была развита Е.Г. Сидоровым (1983), выделившим природные, антропические и смешанные очаги. Развивая мысль В.Н. Беклемишева (1970) о необходимости оценки характера эпидемического процесса при зоонозах, А.Я. Лысенко (1981) предложил оригинальную классификацию типов эпидпроцесса, в которой относит описторхоз к семиоблигатным зооноэам.

Наиболее неблагополучная ситуация по описторхозу, как известно, сложилась в Обь-Иртышском бассейне. На этой территории в структуре нозоареала нет разрывов, население поражено описторхозсм повсеместно. Исключение составляет лишь

самое верхнее течение р. Чулым, где река носит выраженный горный характер. Максимальные показатели пораженности населения отмечаются в Среднем Приобье, по мере продвижения к верховьям Оби и Иртыша, а также их притоков, инвазированность жителей в значительной мере снижается, но редко где опускается ниже 10%. (рис.10).

В бассейне р. Днепр описторхоз человека носит выраженный очаговый характер при повсеместном его распространении среди животных (рис. 11). Например, на р. Ворскла заболевание человека отмечается только на коротком отрезке реки в Сумской области, тогда как кошки поражены на всем протяжении притока. Подобная картина отмечается и на других реках Украины. Так на р. Псёл в верхнем и нижнем течении у населения инвазия не встречается, а в среднем течении она не превышает 5%. На притоке Хорол в верхнем и среднем течении население инвазировано от 12 до 37%, причём пораженность в 37% отмечена лишь на очень коротком отрезке реки в одном населенном пункте, ниже по течению она быстро падает, а в низовьях Хорола описторхоз не встречается. На р. Сула инвазия у населения встречается в верхнем и среднем течении, где заражено от 2 до 18% жителей, а в низовьях реки, несмотря на высокую пораженность моллюсков и карповых рыб, заболеваемость описторхозом носит спорадический характер. Неблагополучная обстановка по гельминтозу сложилась в среднем течении р. Десна и на ее притоках Сейм и Снов. Здесь инвазированность жителей достигает 37%, а в верхнем течении и низовьях Десны население свободно от инвазии. На Украине в бассейне Днепра уровень эндемии в целом ниже, чем в Сибири, особенно на Оби. Однако, здесь имеются поселки с пораженностью жителей как на притоках Оби, например, пос. Ручки, Добрянское.

На р. Северная Двина лишь в верхнесреднем течении пораженность жителей достигает 5%, а на остальном протяжении реки отмечается спорадическая заболеваемость. Очаговый характер носит описторхоз человека и в бассейне рек Камы, Волги, Дона.

Природные предпосылки, ограничивающие распространение описторхоза в Казахстане показано на рис. 12. На территории свободной от таких предпосылок (в основном это Северный, Западный и Восточный Казахстан) на многочисленных реках существуют очаги описторхоза. Некоторые из них трансформируются из природных очагов, в очаги смешанного типа (р. Шидерты), где основную роль в качестве дефинитивного хозяина играет уже на водяная полевка, а человек и домашние плотоядные животные (кошки, собаки).

Результаты исследований в бассейнах Енисея, Оби, Днепра, Северной Двины, а также анализ данных литературы по другим эндемичным территориям (например, бассейн р. Неман), позволили В.Д. Завойкину (в кн.: "Описторхоз, теория и практика": С.А. Беэр и др. 1989., с. 70–94) выделить территории, характеризующиеся разной степенью эндемии.

1. Гиперэндемичные территории

В настоящее время встречаются только в Обь-Иртышском и Волго-Камском бассейнах. В Сибири это, прежде всего, верхнесреднее, среднее и нижнее течение Оби, Иртыша и их притоков. В бассейне Камы — некоторые прибрежные районы

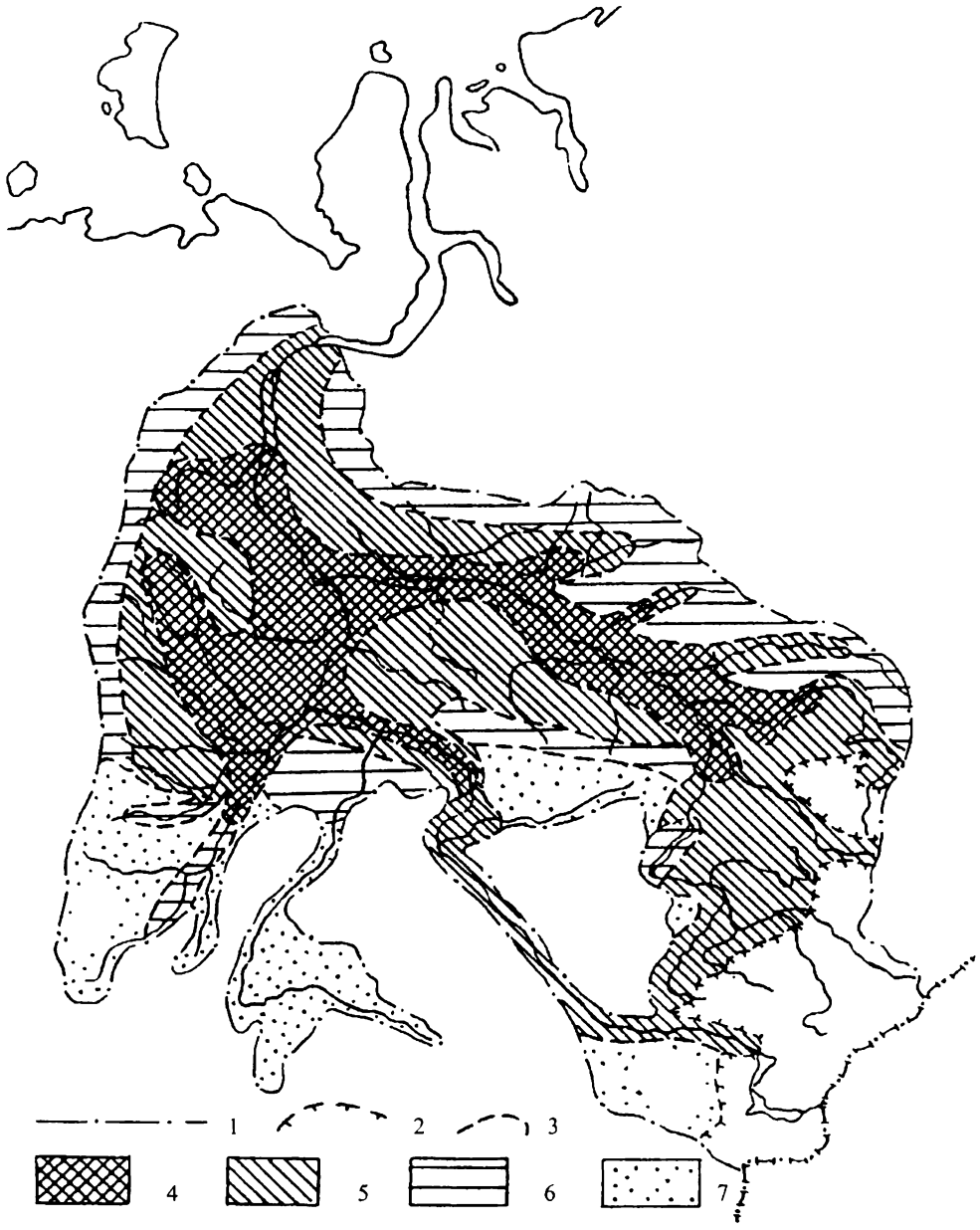


Рис. 10. Описторхоз в Обь-Иртышском речном бассейне.
1 — граница бассейна; 2 — граница горных территорий; 3 — границы территорий с разными уровнями эндемии; 4 — гиперэндемичные; 5 — мезоэндемичные: 6 — гипоэндемичные; 7 — спрорадическая инвазированность населения (по В.Д. Завойкину, 1991; ориг.: В.Д. Завойкина и Н.Н. Дарченковой).

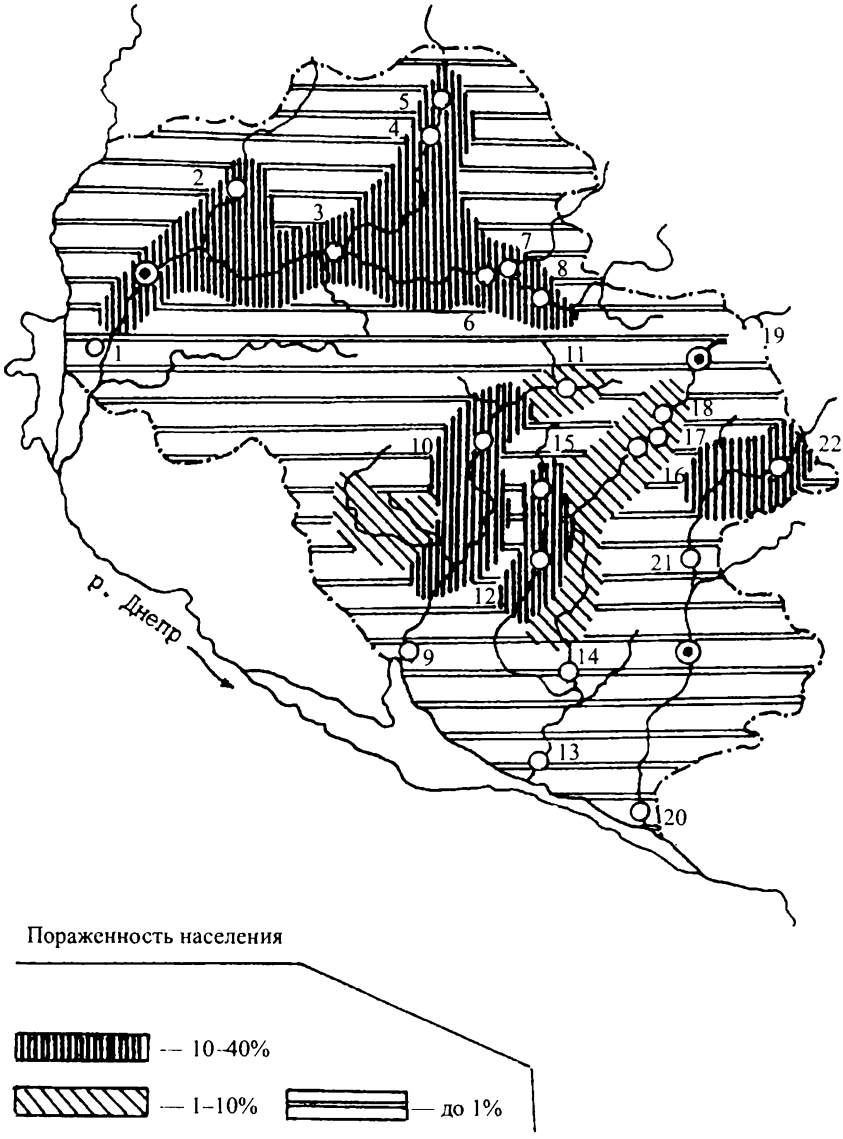


Рис. 11. Описторхоз на левых притоках Днепра (Сумская, Черниговская, Полтавская области). 1-8 — бассейн рр. Десна, Сейм; 9-11 — бассейн р. Сула; 12-19 — бассейн рр. Псёл, Хорол; 20-22 — бассейн р. Ворскла (по В.Д. Завойкину, 1989).

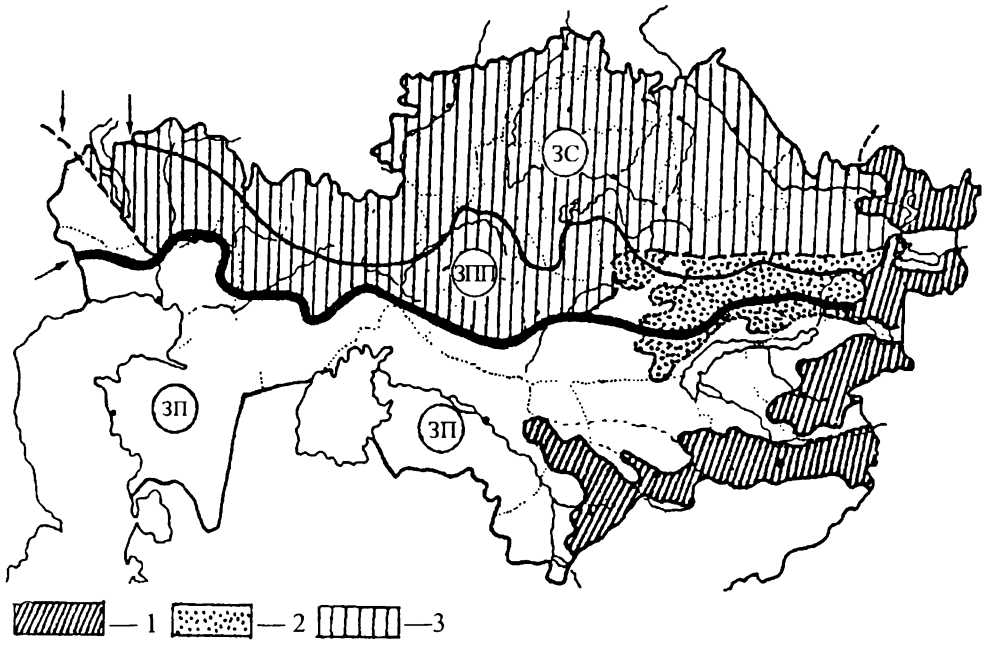


Рис. 12. Природные предпосылки, ограничивающие распространение описторхоза в Казахстане. ЗС — зона степей; ЗПП — зона полупустынь; ЗП — зона пустынь; 1 — зона предгорных и горных полупустынь и степей, субальпийский и альпийский горные пояса; 2 — "Казахский мелкосопочник" (с высотами 1600 м); 3 — территория, в принципе благоприятная для существования описторхоза; жирная линия — граница между зонами полупустынь и пустынь; тонкая линия — граница между зонами степей и полупустынь; пунктир — уточненная граница ареала промежуточных хозяев возбудителя, моллюсков рода *Codiella* (по Бисариевой, 1991).

Коми-Пермяцкого нац. округа и Пермской области. Общая пораженность населения — свыше 40%, пораженность детей до 14 лет — до 60%.

2. Мезоэндемичные территории

К ним относится верхнее и верхнесреднее течение Оби, Иртыша и их притоков, В Казахстане — очаги на рр. Тургай, Нура, Сары-Су. Некоторые территори на р. Бирюса (Иркутская обл.). В Волго-Камском бассейне — прибрежные районы Кировской, Пермской областей. В бассейне Днепра — участки рек Десна, Сейм, Снов, Хорол, Суда, Ворскла в пределах Сумской, Черниговской, Полтавской областей. Общая пораженность населения от 10 до 40 %, детей до 14 лет — до 25%.

3. Гипоэндемичные территории

Бассейн Енисея (Красноярское водохранилище, участок Енисея до Подкаменной Тунгуски, участки р. Бирюса и ее притоков). Бассейн Оби и Иртыша (самое

верхнее их течение, а также верховья притоков). Бассейн Волги и Камы (большинство прибрежных районов Пермской и Кировской областей, некоторые районы Татарии, возможно, некоторые районы в среднем и нижнем течении Волги). Такие территории можно выделить в Казахстане, на р. Урал, р. Дон; отдельные населенные пункты на р. Северная Двина. В бассейне р. Днепр — значительные территории левых притоков. Общая пораженность населения от 1 до 10%, среди детей пораженность, как правило, не выявляется.

4. Территории со спорадической заболеваемостью

К этой группе относятся районы с выявленной пораженностью до 1%, а также все остальные территории в пределах ареала возбудителя, где описторхоз до настоящего времени не регистрируется. Отсутствие официальной регистрации не исключает наличия единичных заболеваний. Единичные случаи описторхоза человека встречаются практически во всех областях Европейской части России и в странах Западной Европы.

Оценка ситуации по описторхозу методом квантирования

Ситуации по описторхозу, как правило, оценивается по фактическим материалам (получаемыми из данных медицинской статистики; это наименее надежный путь) и природным предпосылкам (получаемым в результате работ специализированных гельминтологических экспедиций; этот путь более надежен). Однако иногда, для чисто прикладных целей, можно получать достаточно объемную информацию (основанную на многолетних данных официальной статистики) методами кластерного анализа и квантирования (Лысенко, Беэр, 1993; Беэр, Лысенко, 1996).

Оценка ситуации по описторхозу, основанная на данных кластерного анализа, затруднительна и ненадежна из-за разнокачественности и противоречивости статистических данных.

Оценивая обстановку по этому гельминтозу в России за 1991 г. методом квантирования, мы получили картину, показанную на рис. 13. Здесь следует обратить внимание на то, что мы уже не раз подчеркивали, а именно: распространение описторхоза зависит от наличия первых промежуточных хозяев, определяющих, в конечном итоге, ареал возбудителя, который (в результате многочисленных массовых обследований, предпринятых в последние 40–50 лет) к настоящему времени достаточно хорошо известен.

Сведения о заболеваемости описторхозом (и, следовательно, попадающие в официальную статистику), поступающие из территорий за границами ареала первых промежуточных хозяев (т.е. за границами ареала возбудителя), следует относить либо к завозным случаям, либо, в отдельных примерах, (полученных из территорий не очень удаленных от очаговых) считать их "сведениями из зон выноса"

Особенностью распространения описторхоза, если его оценивать методом квантирования, является тот важный факт, что на территории двух областей России (Том-

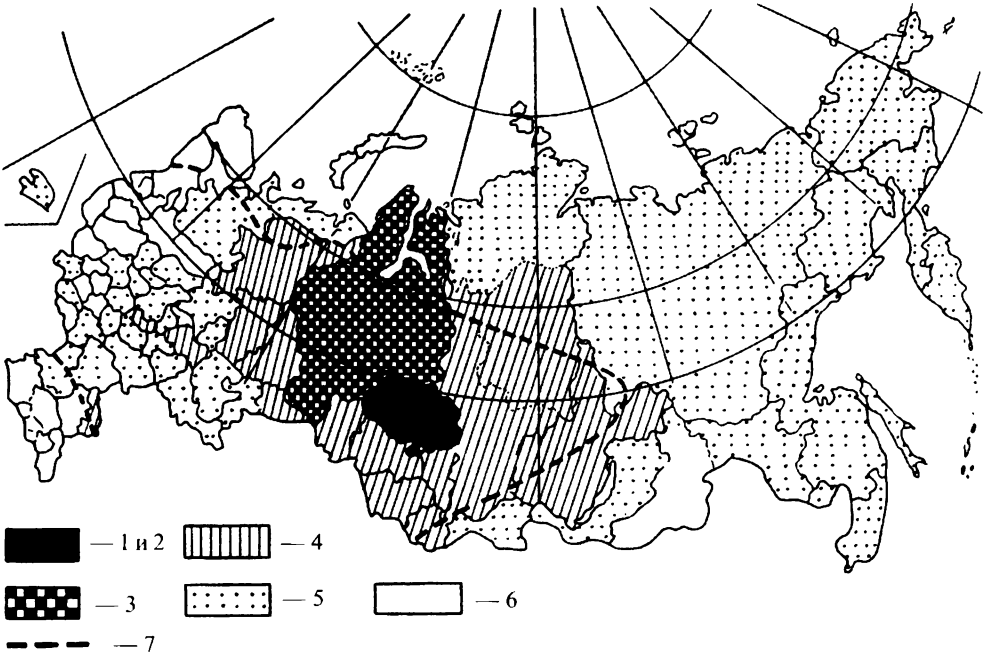


Рис. 13. Распространение описторхоза в России (по результатам квантирования).
Результаты квантирования (квинтили) заболеваемости (на 100 тыс. населения) за 1991 г. по данным официальной статистики. Квинтили: 1 и 2 — (1134); 3 — (667); 4 — (104–1.1); 5 — (0.9–0.01); 6 — в 1991 г . описторхоз не зарегистрирован; 7 — границы ареала возбудителя описторхоза в России (по экспертным оценкам). (Метод квантирования и конкретный пример по описторхозу приведенв работе А.Я. Лысенко и С.А. Беэра (1993).

ской и Тюменской) сосредоточено 75% всех зарегистрированных случаев заболевания этим гельминтозом (три первых квинтиля) (Лысенко, Беэр, 1993).

Еще несколько слов об очагах описторхоза...

Основные очаги описторхоза, вызываемого двуусткой кошачьей, находятся на территории России. Паразитологи давно убедились в том, что описторхис приурочен к речным системам, имеет ареал "ленточного типа". Анализировать распространение описторхоза лучше не в рамках одной России, а на территории бывшего Союза. Получается точнее и убедительнее. Итак, представим себе, что мы продвигаемся с запада на восток в пределах бывшего СССР.

Самые западные — **ДНЕСТРОВСКИЙ** и **НЕМАНСКИЙ** — очаги описторхоза, расположены на территории Молдовы, Западной Украины, Литвы и Белоруссии. Они сравнительно небольшие по площади, слабой интенсивности. Пораженность описторхозом людей в них колеблется от долей процента до 10%.

Далее, в бассейнах Днепра и его левых притоков: Десны, Ворсклы, Псла, Сулы, Сейма, на территории Украины и частично России (например, в Брянской области) расположен **ДНЕПРОВСКИЙ** очаг. Он уже больше по площади и более интенсивен. Пораженность людей в нем тоже сильно колеблется, однако достигает на отдельных территориях (например, в бассейне реки Ворсклы в Сумской области) 20–40%. Еще совсем недавно, где-то до 1970 г., в селе Добрянское Сумской области пораженность населения описторхозом доходила до 60–70%.

Еще восточнее — **ВОЛЖСКИЙ** очаг, расположенный на территории России в бассейне реки Волги с ее многочисленными притоками. Он обширный, но не очень интенсивный, однако, на отдельных территориях, например, в некоторых районах Татарстана, пораженность населения описторхозом может достигать 20–30%. Долгое время считалось, что описторхоз вдоль русла Волги распространен более или менее равномерно, однако сейчас стало ясно, что это не совсем так. Дело в том, что кроме описторхоза в бассейне Волги встречается паразитарное заболевание псевдамфистомоз, возбудитель которого (*Pseudamphistomum truncatum*) очень похож на *O. felineus*, но мы до сих пор не знаем, сколько же в этом громадном речном бассейне "того и другого" и чего больше.

В бассейне Северной Двины расположен небольшой **СЕВЕРО-ДВИНСКИЙ** очаг, где пораженность населения колеблется от 1 до 10–15%. Есть очаги описторхоза в бассейне р. Урал, также средней интенсивности.

И, наконец, самый мощный в России и в мире — **ОБСКИЙ** очаг. Он огромен и расположен в бассейне Оби и Иртыша на территории 12 областей и округов Западной Сибири и Казахстана. Он настолько обширен, что паразитологи до сих пор спорят о том, что, собственно, он собой представляет, единый ли это "сливной" очаг, некая "очаговая территория", группа более или менее соприкасающихся по притокам очагов со "сливной зоной" вдоль русла Оби, или что-то иное.

В этом очаге "все по максимуму". Как и везде пораженность людей в нём не равномерна, но на значительной территории Среднего Приобья она достигает 50–80% и даже выше. Мне пришлось много лет работать по проблеме описторхоза в паразитологических экспедициях на севере Томской области, и я знаю поселки, в которых была зарегистрирована 100% пораженность людей. Мне могут возразить: "такого не может быть даже теоретически". Однако, увы, бывает. Просто это означает, что в небольших поселках, где на момент обследования не было грудных детей, все взрослое и детское население (начиная с 3–5-летнего возраста) поражено описторхозом.

Именно в Обском очаге в максимальной степени выражена манифестность ("болезненность") описторхоза. Там отмечается больше всего осложнений на его фоне. Население (в основном коренное) давно привыкло употреблять в пищу сырую и плохо (в паразитологическом, разумеется смысле) приготовленную рыбу. В поселках 100% пораженность кошек. В реках почти 80% (а то и выше) пораженность карповых рыб, например, язей и ельцов. В многочисленных пойменных водоемах Обского очага огромные по численности популяции первых промежуточ-

ных хозяев — моллюсков. Например, в одном пойменном озере близ поселка Карга на Севере Томской области мне пришлось исследовать популяцию кодиелл, в которой численность моллюсков превышала 8 тысяч особей на 1 м^2; общая численность моллюсков в популяции составляла более 50 миллионов особей, а число моллюсков, зараженных личинками описторхиса, приближалось к миллиону. Это огромная цифра, если учесть, что за летний период в каждом зараженном моллюске формируется до 60–100 тысяч церкарий, способных заражать второго промежуточного хозяина описторхиса. Примерно такие же количественные характеристики мной были получены на территории Тюменской области в старом русле Иртыша (так называемом "Савиновском эрике") в районе г. Тобольска.

На севере Западной Сибири, в бассейнах рек Пур, Таз, Надым очагов описторхоза нет, там отсутствует первый промежуточный хозяин возбудителя, однако число так называемых "завозных случаев" описторхоза среди населения очень велико.

Самым восточным в России (из известных в настоящее время) является сравнительно небольшой **ИРКУТСКИЙ** очаг в бассейне р. Бирюсы.

Далее на Восток описторхоза нет. Вся Восточная Сибирь, по-видимому, от него свободна. Причина проста — отсутствие моллюсков способных, играть роль первого промежуточного хозяина. Были, правда, краткие сведения относительно нахождения описторхоза у лис и кошек в районе г. Борзя (цит. по Erhardt et all. 1962), но в них нет уверенности. Прежде всего, неясно, какой именно вид описторхид имели в виду авторы.

4. Проблемы природной очаговости гельминтозов в России

Более полувека назад Е.Н. Павловским на Общем собрании АН СССР был обобщен фактический материал, положенный в основу теории природной очаговости трансмиссивных болезней. Спустя шесть лет, им почти вдвое был увеличен перечень паразитарных заболеваний с природной очаговостью, куда вошли (правда в то время, предположительно) два биогельминтоза: описторхоз и дифиллоботриоз, которые по способу передачи возбудителя (как потом стало ясно) схожи со многими трансмиссивными заболеваниями и имеют классическую "триаду комплексов": возбудитель, промежуточные хозяев, выполняющие роль переносчиков и животные-доноры (реципиенты) возбудителя (Павловский, 1946).

Примерно десятью годами позже обосновывается природная очаговость некоторых гельминтозов сельскохозяйственных копытных животных и домашних птиц (Боев, 1954; Гвоздев, 1954). На основании сходности гельминтов диких и сельскохозяйственных животных, а также возможности их циркуляции как с участием диких, так и домашних животных в качестве окончательных хозяев, С.Н. Боевым (1954) была высказана уверенность, в том, что: "К болезням с природной очаговостью можно и должно относить не только трансмиссивные болезни, которые распространяются с участием переносчиков, но и все те заболевания, которые человек или сельскохозяйственные животные могут черпать в природе, даже в тех случаях, если в их распространении переносчики не участвуют" (Боев, 1954, с.166). Эту мысль поддержал Е.В. Гвоздев (1954), доказавший, что домашние куриные птицы при контакте с дикими куриными получают от них возбудителей некоторых гельминтозов. Мысль о том, что первоначальное представление о природной очаговости требует более расширенного толкования, поддержал Е.Н. Павловский (1955, 1957).

Возбудителями природноочаговых гельминтозов являются представители трех классов паразитических червей: нематод, цестод и трематод. Среди нематодозов к ним относятся: трихинеллёз, бругиоз (вызываемый субпериодичным штаммом *Brugia malayi*), друкункулез, анкилостомоз (вызываемый *Ancylostoma ceylanicum*), предположительно существуют природные очаги онхоцеркоза, т.к. у обезьян в Мексике и у горилл в ряде Африканских стран была обнаружена *Onchocerca volvulus*. Среди цестодозов к началу 1970-х гг. к природноочаговым гельминтозам относились: эхинококкозы и альвеококкозы, а также дифиллоботриозы (прежде всего дифиллоботриоз, вызываемый *Diphyllobothrium dendriticum*). Строго говоря, к природноочаговым гельминтозам можно относить практически все трематодозы, но для человека и некоторых домашних животных в России опасны прежде всего описторхоз и трематодозы, эндемичные для регионов Дальнего Востока.

За последние 50 лет, накопившиеся сведения относительно зараженности диких животных гельминтами, общими для животных и человека, позволили доказать характер природной очаговости трихинеллёза (Березанцев, 1954, 1985 и др.), дифиллоботриозов (Чижова, Гофман-Кадошников, 1960, Клебановский, 1985 и др.),

описторхоза (Беэр, 1982, 1985, 1997; Сидоров, 1983 и др.), альвеококкоза и эхинококкоза (Лейкина, 1969; Обгольц и др., 1980, Мартыненко и др., 1983, 1984 и др.), трематодозов эндемичных для регионов Дальнего Востока (Довгалув, 1974, 1975; Посохов, 1985; Посохов, Киэу Тунг Лам, 1985; Курочкин и др., 1985; Суханова, 1984 и др.). Заметим, что мы указали лишь незначительное число авторов, разделявших и разделяющих точку зрения о том, что перечисленные гельминтозы имеют природноочаговый характер, на самом деле такой авторский список выглядит гораздо представительнее.

Анализ литературных данных показывает существование как гельминтозов с ярко выраженной природной очаговостью (например, бругиоз, приуроченной к болотистым лесам Малайзии, некоторые трематодозы эндемичные для региона Дальнего Востока), так и распространенных диффузно, например, трихинеллез. Мы разделяем точку зрения Е.С. Лейкиной (1969) о том, что, поскольку основное значение проблемы для медицинской и ветеринарной гельминтологии кроется в возможности передачи инвазии населению или домашним животным от диких животных, констатацию природноочаговой сущности гельминтозов более целесообразно проводить не по территориальному признаку, а на основании факта существования природных циклов возбудителей.

Учение о природной очаговости приобретает в гельминтологии возрастающее значение как основа разработки мер борьбы с гельминтозами и их профилактики (Шульман и др., 1955; Яроцкий и др., 1985). Число гельминтозоонозов, которые обнаружены у человека и домашних животных, но одновременно существуют в природе независимо от них как от хозяев паразитов различной категории, постоянно растет. В настоящее время к ним уже следует относить псевдамфистомоз, вызываемый трематодой *Pseudamphistomum truncatum*, найденный во многих регионах России и, прежде всего, в Среднем Поволжье (Хамидуллин и др., 1995), церкариозы, вызываемые шистосоматидами, прежде всего, рода *Trichobilharzia* (см. далее), тениаринхроз, вызываемый *Taeniarchynchus saginatus*, который в районах Крайнего Севера найден у северных оленей (Киричек и др., 1984). Если будет доказана возможность паразитирования у человека трематоды *Metorchis bilis* (сейчас на этот счет имеются лишь многочисленные предположения), меторхоз также займет свое место в списке гельминтозов человека с природной очаговостью.

Новые данные относительно природной очаговости многих гельминтозов в середине 1980-х гг. послужили основой для разработки оригинальной схемы типизации очагов гельминтозоонозов, ориентирующей органы здравоохранения на дифференцированный подход к их профилактике и борьбе с ними с учетом всех возможных источников инвазии и путей ее передачи (Лейкина, 1984).

Особенно велико значение проблемы на современном этапе, когда мы, не ставя под сомнение принципы природной очаговости, в то же время вынуждены наблюдать серьезные изменения происходящие в паразитарных системах, вследствие биосоциальной трансформации окружающей среды под воздействием разнообразных факторов антропопрессии, в том числе и различных загрязнений. Более подробно о характере и воздействии загрязнений пойдет речь в главе 15.

Изменения в паразитарных системах происходят в результате комплексного воздействия загрязнений, в том числе и паразитарного (Сонин и др., 1997), на окружающую среду. Это ведет:

а) к интенсивному вовлечению человека как *биологического хозяина паразитов* в те паразитарные системы, в которых его роль была если и понятной гельминтологам, то уж, во всяком случае, до сравнительно недавно времени оставалась ничтожной. Типичным примером может служить резкое, произошедшее за последние 25–30 лет на территориях урбанизированных экосистем, прежде всего в мегаполисах Москвы и Санкт-Петербурга, вовлечение человека, как неспецифического хозяина возбудителей, в паразитарные системы шистосоматид водоплавающих (прежде всего утиных) птиц, что повлекло за собой резкий рост заболеваемости людей церкариозами.

В цепи причинно-следственных связей ключевым моментом является то, что резкое обострение церкариозной обстановки — это следствие сочетанного влияния двух типов (органического и паразитарного) загрязнений окружающей среды, проявляющихся в урбанизированных экосистемах (прежде всего в мегаполисах) в сочетании с отсутствием медико-экологической (паразитологической) экспертизы программ по увеличению численности диких уток в зонах влияния крупных городов. Это привело, с одной стороны, к нарушению экологического баланса внутренних водоемов и росту численности легочных моллюсков — промежуточных хозяев шистосоматид, а с другой — к резкому росту численности крякв — специфических дефинитивных хозяев *Trichobilharzia ocellata* (Schistosomatidae). Все это вместе взятое обусловило формирование новой для многих городов России, трудно поддающейся решению медико-экологической проблемы — церкариозов человека. (Беэр, Герман, 1993; Беэр, 1996).

б) к возрастанию роли человека (уже не как биологического хозяина паразитов, а как "*преобразователя природы*") в функционировании тех паразитарных систем, где он не является (и не может являться, в силу своих биологических особенностей) хозяином паразитов.

Отсюда, на наш взгляд, следует важный вывод о том, что *практически любая паразитарная система, вне зависимости от того, участвует в ней человек как специфический хозяин паразита или нет, должна рассматриваться в комплексе с социальными факторами и техногенными загрязнениями, т.к. человек своей деятельностью нарушает многие важнейшие функциональные связи, сложившиеся внутри контуров паразитарных систем.* Этот феномен проявляется прежде всего в урбанизированных экосистемах.

в) к формированию несвойственных конкретным видам паразитических организмов путей передачи. Примером может служить резкое возрастание в урбанизированных экосистемах роли водного фактора и формирование водного пути передачи возбудителей токсокароза *Toxocara canis,* (возможно и других нематод родов *Toxocara* и *Toxascaris*) и гименолепидоза, (вызываемого крысиным цепнем *Hymenolepis diminuta*).

Водный фактор в передаче возбудителей токсокарозов ранее не учитывался паразитологами. Между тем, в урбанизированных экосистемах (прежде всего, в

условиях мегаполиса) он может иметь если не решающее, то, во всяком случае, весьма ощутимое значение в распространении токсокароза среди животных и человека. Наши исследования (Беэр и др. 1999), проведенные на водоемах с несанкционированными ("дикими") и муниципальными (организованными) пляжами в черте г. Москвы, выявили их различную и, в то же время, значительную контаминацию инвазионными яйцами токсокар, высокую вероятность их попадания (прежде всего в результате смывов) в мелководные зоны водоемов и заглатывания при купании, и, как следствие — заболевания человека токсокарозом. Последнее подтверждается опросом людей (в том числе детей 3–10 лет) с выявленным висцеральным токсокарозом (Мельникова,1999). В экосистемах мегаполиса при высоком уровне паразитарного загрязнения, увеличивающейся численности безнадзорных собак и кошек и свободного их доступа к внутренним водоемам, риск заражения людей токсокарозом постоянно возрастает.

Все эти процессы ведут к нарушениям эволюционно сложившихся взаимосвязей в паразитарных системах. Как следствие, это приводит к изменениям эпидемической и эпизоотической напряженности, или, что по сути дела одно и то же — к изменениям лоймопотенциала (термин предложен Ш.Д. Мошковским, 1950).

Вследствие расширения сферы деятельности человека и его вмешательства в окружающую среду, возникают новые биоценотические связи, что создает предпосылки для вовлечения в число хозяев гельминтов (промежуточных, дополнительных, окончательных; как ксен- так и изоорганизмов), не вполне адаптированных к функционированию в конкретных паразитарных системах видов, рас, популяций животных. Изменения биоценотических условий могут изменять условия циркуляции гельминтов, оказывая влияние на их патогенность, вирулентность, инвазивность (Астафьев, 1983).

Рассуждая о том, как эволюционно менялся характер взаимоотношений человека с паразитами и, в связи с этим, пытаясь понять, как нам дальше быть с природной очаговостью гельминтозов (*нам в любом случае не уйти от этих проблем*), мы оцениваем роль человека в экосистемах как бы с двух позиций: в эволюционном процессе — как биологического хозяина паразитов; в микроэволюционном — еще и как "преобразователя природы", который своей деятельностью опосредованно влияет на различные элементы паразитарных систем. Внутри этих двух подходов и формируется круг весьма важных проблем, связанных с ролью человека в эволюции паразитарных систем. Мы подробнее рассматриваем этот вопрос в главе 15, делая общий вывод о том, что человек виду своей относительной эволюционной молодости, "просто не успел" образовать ни с одним из паразитических организмов равновесной системы и все паразиты для него в разной степени патогенны. Для многих млекопитающих (которые наряду с человеком продолжают выполнять роль окончательных хозяев, но эволюционировали совместно с паразитами гораздо дольше) те же самые возбудители менее патогенны, а паразитарные системы — более равновесны.

Именно в этом, и именно для таких возбудителей и вызываемых ими гельминтозов, на наш взгляд, кроется изначальная сущность природной очаговости. Другое дело, что человек, как мы уже отмечали, "встраиваясь" в паразитарные системы и нарушая ход многих процессов, связанных с передачей возбудителей (особенно это

важно для гельминтов со сложными жизненными циклами), как бы корректирует проявление природной очаговости, (а заодно и наше представление о ней...).

Попробуем показать, как могут меняться представления относительно понятий очаговости вообще и конкретно природной очаговости одного из наиболее распространенных в мире, а также самого массового и опасного для человека в России трематодоза — описторхоза, вызываемого *O. felineus*.

Первая и пока единственная монография, в которой подробно рассмотрены вопросы, связанные с природной очаговостью описторхоза, была опубликована более 20 лет назад в Казахстане (Сидоров, 1983). В ней автор, опираясь на мнение В.В. Кучерука (1972), и, прежде всего, подчеркивая, что нельзя рассматривать очаг только как место сохранения или простого пребывания возбудителя и недооценивать принципиально важный признак "циркуляцию возбудителя", приводит некоторые определения, характеризующие очаг, в частности: участки относительно стойкого сохранения инфекции (для обозначения которых используется предложенный Б.Росицким (1963) термин "ядро очага"); участки выноса инфекции; участки, постоянно свободные от возбудителя.

Чтобы подчеркнуть различия между ядрами очагов трематодозов (в данном случае — описторхоза) и одновременно отметить их принципиальное сходство, Е.Г. Сидоров предложил называть участки, где осуществляется заражение первого промежуточного хозяина, — "эпизоотическим ядром очага", подчеркивая, что благодаря малой подвижности моллюсков, "эпизоотические ядра" весьма стабильны в пространстве. Слово "эпизоотический" подчеркивает возможность заражения в нём только двух сочленов из триады, участвующей в цикле развития возбудителя — моллюсков и рыб.

На год раньше выхода в свет книги Е.Г. Сидорова, мы опубликовали работу, где высказали свои соображения относительно понятий очаговости (в том числе — природной очаговости) описторхоза (Беэр, 1982). В ней отмечалось, в частности, что бассейны рек, условно считающиеся "очагами" описторхоза, можно рассматривать как эндемичные территории с разной степенью эндемии при общей закономерности снижения ее уровня по мере продвижения к верховьям притоков магистральных рек, что отмечалось эпидемиологами (Завойкин и др., 1976, 1979 и др.). Изучение природных предпосылок существования очагов позволяет установить, что основные эндемичные территории, которые ранее считались обособленными, на самом деле практически соприкасаются, образуя как бы "единый пояс инвазии" (Беэр, 1971, 1977). Даже там, где нет полного слияния, наблюдается слияние частичное и их тесная взаимосвязь, обусловленная миграционными процессами многих хозяев возбудителя.

Мы предложили понятие элементарной структурной единицы очага описторхоза как участка очаговой территории, на которой существует и реализуется риск заражения дополнительного хозяина. Легко заметить, что это понятие почти точно соответствует определению Е.Г. Сидорова "эпизоотическое ядро очага". Параметры элементарной структурной единицы определяются зоной рассеивания инвазионного материала, поступающего в окружающую среду от индивидуального или группового источника инвазии, и зоной миграции промежуточного хозяина (Беэр, Лурье, 1980).

Мы рассматриваем пять вариантов степени риска заражения дополнительных хозяев. В двух первых риск отсутствует, т.к. а) в зоне рассеивания инвазионного материала нет популяций специфического первого промежуточного хозяина; б) популяции моллюсков имеются, но партеногенетический цикл возбудителя по каким либо причинам не завершается формированием церкарий. В двух других вариантах риск заражения дополнительных хозяев имеется (моллюски заражаются, и в окружающую среду выходят сформированные церкарии), но не реализуется, что имеет место также в двух случаях: в) специфический дополнительный хозяин отсутствует; г) специфический, восприимчивый к заражению дополнительный хозяин присутствует, но контакт с ним (особено в период пика выхода церкарий из инвазированных моллюсков) невозможен, или вероятность такого контакта ниже допустимого критического уровня из-за различных механических барьеров (связанных с изменением паводкового режима, функционированием гидротехнических сооружений и т.д.). В последнем варианте (д) все необходимые предпосылки для "запуска" элементарной структурной единицы очага присутствуют, риск заражения дополнительного хозяина имеется и успешно реализуется. И, наконец, при наличии восприимчивых к инвазии тех или иных видов специфических дефинитивных хозяев (а в примере с *Opisthorchis felineus* на любой территории внутри ареала возбудителя в них нет недостатка) начинает функционировать очаг описторхоза.

Выше приведенные варианты (каждый из них нами впоследствии подтверждался фактически и не только на примере бассейна Оби) мы могли бы обозначить другим "набором понятий", используя терминологию популяционного анализа. Известно, что В.Н. Беклемишев (1970), а затем В.Д. Беляков (Беляков, 1983; Беляков и др., 1987), уравнивали понятия **популяции паразита** (вместе с поддерживающими их популяциями хозяев) и **очаги паразитозов.** Известно и то, что популяции трематод — это сложные структуры, состоящие из гемипопуляций, объединяющих особей в разных фазах развития (Галактионов, 1993).

Все выше приведенные варианты, в сущности, представляют собой последовательную реализацию риска заражения в гемипопуляциях мирацидиев, партенит, церкарий, метацеркарий и, наконец, марит, завершающуюся на такой-то территории формированием (продолжающимся функционированием) популяции возбудителя. На многих территориях внутри ареала *O. felineus* могут существовать пульсирующие очаги, функционирующие в течение такого периода времени, пока существует вероятность реализации риска заражения последовательно во всех звеньях развития возбудителя и перестающие функционировать, если передача хотя бы в одном звене прерывается. Через какое-то время функционирование очага может возобновиться, а затем опять прерваться и т.д. Примером такой ситуации может служить функционирование очагов описторхоза в междуречье Оки и Москвы в пределах Московской области.

Можно полагать, что высокая паразито-хозяинная совместимость, формирующаяся в **гемипопуляциях партенит** в силу выраженной олиго- или даже моногостальности трематод ряда семейств (например, Opisthorchidae), имеет большое значение в дифференциации их популяций. В остальных гемипопуляциях (метацеркарий, марит) часто наблюдается полигостальность хозяев без четкой биоло-

гической адаптации к конкретным видам хозяев. Причина медленно развивающейся адаптации многих трематод к дополнительным и дефинитивным хозяевам, кроется именно в полигостальности на этих стадиях развития.

На наш взгляд, именно различия формирующиеся в аллопатрических гемипопуляциях партенит в значительной степени определяют гетерогенность территориальной "популяционной мозаики" многих трематод, имеющих широкие видовые ареалы, как, например, у *Opisthorchis felineus*.

Попробуем представить на примере *O. felineus*, к чему могут привести все эти процессы, если их рассматривать с точки зрения изменений происходящих в популяциях трематод (тем самым — и в очагах трематодозов).

Очень осторожно, мы могли бы считать, что на современном этапе (и тем более в перспективе) на многих территориях ареала паразита, в прошлом характеризовавшихся высокой степенью изоляции (т.е. там где развитие возбудителя осуществлялось по природно-очаговой схеме), будут замедлятся процессы аллопатрического видообразования в силу того, что в настоящее время эти территории подвержены мощному антропогенному воздействию, что снижает изоляцию, или даже полностью ее исключает.

При этом активизируются процессы, ведущие к изменению гостальности в звене окончательного хозяина. Полигостальность на этой стадии развития паразита сохраняется, но меняются **количественные соотношения** среди видов хозяев, "несущих основной поток инвазии". Под влиянием факторов антропопрессии (окультуривания пойм, масштабного гидротехнического строительства, расширяющихся миграционных процессов), все меньшее значение приобретают виды, находящиеся в основании трофической пирамиды (гидрофильные грызуны) и большее — представители домашнего окружения человека (кошки, собаки) и, прежде всего, сам человек.

Это означает, что мы наблюдаем начало переориентации паразита к массовому паразитированию в **долгоживущих хозяевах** по сравнению с **короткоживущими** (прежде всего — грызунами). Такая переориентация и переадаптация не может не сказаться на факторах, определяющих совместимость паразита с хозяевами на популяционном уровне.

В этой связи, анализ изменений в гемипопуляциях марит чрезвычайно интересен с точки зрения сравнительной оценки роли различных изоорганизмов дефинитивных хозяев паразита через которых отныне идет **"изменивший свое русло основной поток инвазии".**

Становясь мощным фактором панмиктичности, человек способен стирать природные изоляционные барьеры между популяциями (соответственно — и между очагами), способствуя активному их перемешиванию. Возможно, что сейчас эти процессы не столь очевидны, но скорее всего, мы находимся "при их зарождении".

Если признать распространенное среди эпидемиологов мнение о том, что в наше время из всех возможных изоорганизмов — окончательных хозяев описторхиса, человек доминирует, а своей хозяйственной деятельностью (т.е. уже не как биологический хозяин паразита!) он еще и влияет на изменения не только гемипопуляций марит, но и гемипопуляций мирацидев, церкарий и метацеркарий (изме-

няя гидрорежим и масштабы рыбного промысла) (Беэр, 1993), то мы, по сути дела, могли бы допустить, что ход эволюционных процессов для *O. felineus*, "разворачивается" в сторону формирования как бы "вторичной симпатричности", т.е. ситуации, когда процессы видообразования протекают на пусть обширной, но уже гораздо более гомогенной территории. Иными словами, нельзя исключить ситуацию, когда вся площадь обитания вида *O. felineus* будет представлять собой по сути дела единую очаговую территорию (единый "суперочаг") .

Вместе с тем, такое суждение было бы в достаточной степени поверхностным. Причина в том, что гемипопуляции паразита существуют в условиях не только географической, но и **биологической** изоляции. Это связано с тем, что независимо от включения в паразитарные системы новых мощных факторов панмиктичности (прежде всего — человеческого фактора) и вообще, независимо от процессов протекающих в популяциях дефинитивных хозяев (тем самым, в гемипопуляциях марит), паразит в своем жизненном цикле на стадии партенит должен обязательно проходить через организм специфических первых промежуточных хозяев — моллюсков. Именно здесь, как мы полагаем, происходит "чистка" ("коррекция") многих признаков на популяционном уровне.

В гемипопуляциях спороцист имеет место дрейф генов, поскольку из множества мирацидиев *O. felineus*, находящихся в биоценозах, в первых промежуточных хозяев проникают и развиваются единицы со своим генотипом. Это может приводить (вслед за резким сокращением численности) к уменьшению полиморфизма популяций, увеличению в них числа гомозиготных особей, и сужению генетического разнообразия в популяциях. Полиморфизм популяций зависит от численности мирацидиев, проходящих через первого промежуточного хозяина и "объемов популяций", как паразита, так и их первых промежуточных хозяев.

В моллюсках идет "отбор" (по Комбу — "отфильтровывание" (Combes, 1990) мирацидиев моллюском-хозяином по фактору совместимости. Здесь же контролируется и количественная сторона отбора. Механизм такого контроля кроется в функционировании различных защитных барьеров (иммунологических, физиологических, этологических), препятствующих гиперинвазированию и, вследствие этого, неизбежной гибели моллюсков и, соответственно, паразитов в них развивающихся.

Разноудаленные популяционные группировки *O. felineus* и их специфические первые промежуточные хозяева — моллюски рода *Codiella* обладают различной степенью совместимости, которую мы рассматриваем как один из количественных популяционных аспектов видоспецифичности. Тесная паразито-хозяинная совместимость гемипопуляций партенит и популяций моллюсков-хозяев предполагает преимущественный путь видообразования у *O. felineus* — аллопатрический. Скорее всего, это касается и многих других трематод, имеющих широкие видовые ареалы. Подробнее мы рассматриваем это в главе 8.

5. Понятие очаговости при описторхозе

Описторхоз — это изначально природноочаговый, трансформирующийся под влиянием антропопрессии паразитоз. Жизненный цикл трематоды *O. felineus* — сложный, трехчленный, однако при этом отсутствуют характеристики очага гельминтоза, учитывающие эту сложность.

Бассейны рек, которые условно считаются очагами описторхоза (Обь-Иртышский, Волго-Камский, Днепровский, Неманский, Северо-Двинский и др.), это скорее эндемико-эпизоотичные территории, включающие в себя участки с различной степенью эндемии (эпизоотии) и распадающиеся на очаги в большей или меньшей степени изолированные, или соприкасающиеся.

При этом прослеживается общая закономерность: снижение уровня эндемии по мере продвижения к верховьям притоков магистральных рек (Рахманов, 1961; Пантюхов, 1964; Подлеснов, 1965; Завойкин и др., 1975, 1976, 1979).

Изучение пораженности описторхозом людей, домашних и диких плотоядных животных, а также природных предпосылок существования очагов позволяет установить, что основные эндемичные территории (первые три из перечисленных выше), считавшиеся обособленными, практически соприкасаются друг с другом, образуя как бы "единый пояс описторхоза" (Беэр, 1971, 1973, 1977). Даже там, где нет полного слияния эндемичных территорий, наблюдается их тесная взаимосвязь, обусловленная миграционными процессами населения, а иногда и миграцией диких плотоядных млекопитающих.

Было бы очевидной ошибкой считать очагом описторхоза только населенный пункт (или серию населенных пунктов), где имеются инвазированные люди и домашние плотоядные (всеядные) животные или же только природный водоем, где присутствуют промежуточный и дополнительный хозяева (даже при условии, что численность того и другого и вероятность взаимных контактов достаточны для поддержания циркуляции возбудителя).

Очаг описторхоза — это лоймосистема с необходимыми для круговорота инвазии тесно взаимосвязанными экологическими и эпидемиологическими факторами. Однако, будучи верным по сути, такое представление об очаге не может удовлетворить, так как лишено необходимой конкретности.

Закономерен вопрос: на основании каких критериев мы могли бы очертить в пространстве и измерить структурную единицу, соответствующую понятию "очаг описторхоза"?

Справедливо начать с "элементарной структурной единицы" как участка эндемичной территории, где существует и реализуется риск заражения второго промежуточного хозяина (рыбы). При этом параметры этой структурной единицы будут определяться зоной рассеивания инвазионного материала, поступающего в окружающую среду от источника инвазии, и зоной миграции первого промежуточного хозяина (молюсков). Есть много данных, свидетельствующих о незначительной по площади миграции первого промежуточного хозяина (Беэр, Лурье, 1979, 1980;

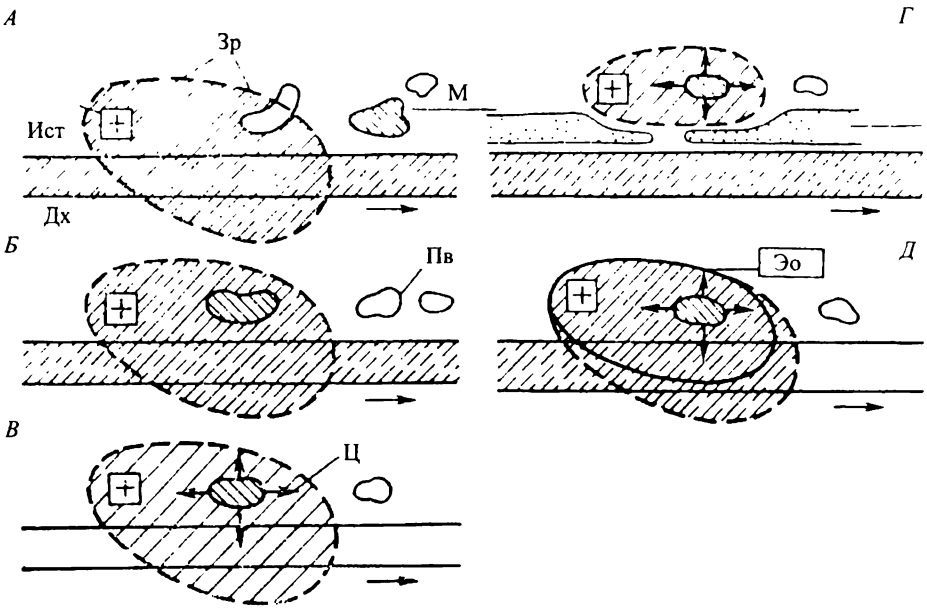


Рис. 14. Варианты реализации предпосылок формирования "элементарной структурной единицы" очага описторхоза.
Ист — источник инвазии; Зр — зона рассеивания инвазионного материала; М — популяция моллюсков — промежуточных хозяев; Пв — пойменные водоемы, не содержащие моллюсков; ДХ — дополнительный хозяин; Ц — церкарии описторхисов, вышедшие в окружающую среду; Б — барьер, препятствующий контакту церкарий с дополнительным хозяином; ЭО — элементарная структурная единица очага. Стрелкой дано направление течения.

Лурье, Беэр, 1980), практически исключающей перемещения моллюсков между отдельными, в особенности далеко отстоящими друг от друга биотопами. Поэтому площадь элементарной структурной единицы, определяемая этим фактором, явится сколько-нибудь существенным дополнением к территории, определяемой зоной рассеивания инвазионного материала, только в тех частных случаях, когда площадь, занимаемая популяцией моллюсков, значительно превышает площадь рассеивания инвазионного материала; иными словами, когда инвазионный материал попадает непосредственно ("точечно") в пойменный изолированный водоем, содержащий популяцию моллюсков.

Рассмотрим примеры (рис. 14, А–Д), иллюстрирующие наше представление об элементарной структурной единицы. При этом, разумеется, на данной территории подразумевается наличие источника инвазии (яиц *O. felineus*) и первого промежуточного хозяина (любых восприимчивых к заражению битиниид), т.е основных предпосылок функционирования элементарной структурной единицы.

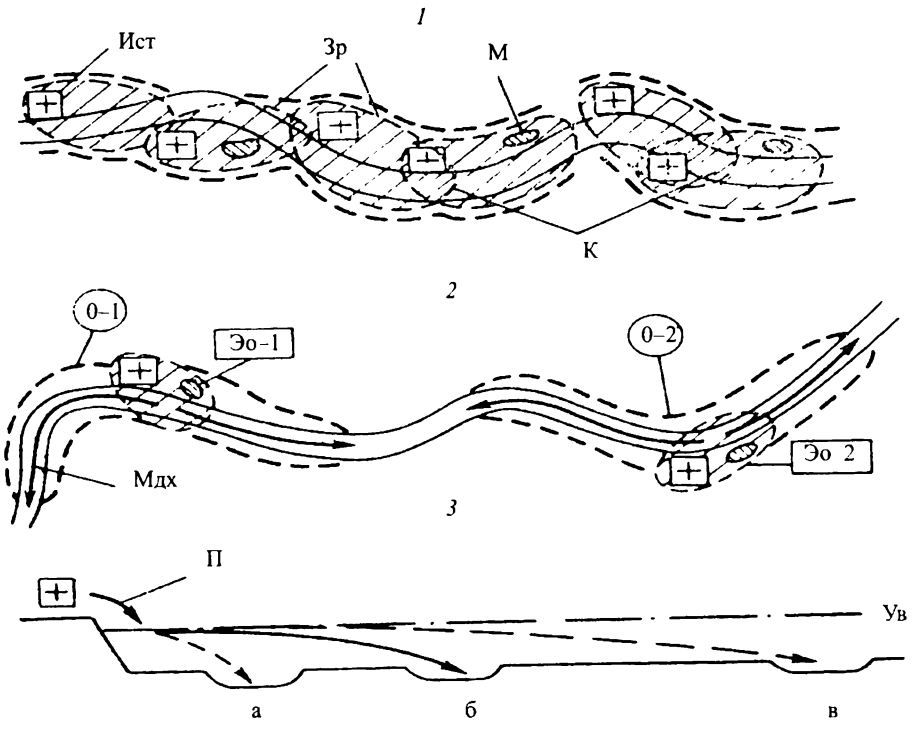


Рис. 15. Слияние элементарных структурных единиц очагов, образование "ленты" инвазии (*1*); схема двух изолированных очагов описторхоза (*2*); схема распределения инвазионного материала в пойме (*3*).
ЭО-1, ЭО-2 — две "элементарных структурных единицы" очага, отстоящих друг от друга не менее чем на 100 км; Мдх — протяженность миграции дополнительного хозяина; О-1, О-2 — два изолированных очага. П — попадание яиц описторхисов в пойму; Ув — уровень воды на затопленной пойме; а–в - – популяции моллюсков — промежуточных хозяев на различном удалении от источника инвазии; К — кумулирование инвазионного материала при слиянии зон рассеивания.

В вариантах *А* и *Б* отсутствует риск заражения дополнительных хозяев. В первом случае (*А*) — в зоне рассеивания инвазионного материала от источника инвазии нет популяций промежуточного хозяина; во втором (*Б*) происходит заражение моллюсков, но партеногенетический цикл развития паразита по каким-либо причинам (например, в случае расовой невосприимчивости моллюсков, либо при наличии паразитов-конкурентов и коменсалов, элиминирующих партенит и церкарий) не завершается выходом в окружающую среду жизнеспособных церкарии.

В вариантах *В* и *Г* риск заражения дополнительного хозяина имеется (в окружающую среду выходят сформированные церкарии), но он не реализуется, что имеет место в двух случаях: 1) когда отсутствует дополнительный хозяин, или же присутствуют только те виды карповых, которые по разным причинам не заражаются *Opisthorchis felineus* (например, карп, сазан); 2) когда присутствует восприм-

чивый к инвазии дополнительный хозяин, но контакт с ним (особенно в период массового выхода церкарий из инвазированных моллюсков) невозможен или вероятность такого контакта ниже допустимого критического уровня из-за вмешательства факторов, связанных с деятельностью человека, например при строительстве дамбы.

И, наконец, в варианте *Д* все необходимые предпосылки для возникновения элементарной структурной единицы присутствуют, риск заражения дополнительного хозяина есть, и он реализуется. В этом случае — элементарная структурная единица начинает "работать".

Приведенные варианты имеют место на всех эндемичных территориях, однако в "чистом виде" они встречаются редко. Например, внутри гиперэндемичной зоны (Центральное Приобье на севере Томской и в центральных районах Тюменской обл.) слитые в единое целое элементарные очаги образуют непрерывную "ленту инвазии" (рис.15, *1*). Причиной слияния элементарных очагов является обилие источников инвазии и, как следствие этого, наслоение друг на друга зон рассеивания инвазионного материала и его кумулирование. С другой стороны, в этих условиях не играет существенной роли локальное распространение промежуточного хозяина (Беэр, 1973; Беэр и др., 1973, 1976), так как даже при таких условиях, популяции моллюсков оказываются в кумулированной зоне рассеивания инвазионного материала. Таким образом, элементарные структурные единицы не являются раз и навсегда строго привязанными к определенной территории.

Под влиянием перемещения источников инвазии (например, при ликвидации или перемещении населенных пунктов, изменении путей попадания инвазионного материала в водоемы, миграции временных поселков полевых работников и рыболовецких артелей и т.д.), а также в зависимости от годичных изменений численности популяций первых промежуточных хозяев в водоемах, нарушается стабильность функционирования элементарных структурных единиц. Они как бы "пульсируют", существуя на данной территории в пойменном коридоре реки такой отрезок времени, в течение которого оптимально реализуются основные предпосылки их существования, а затем могут перемещаться или даже исчезать, а при благоприятных обстоятельствах — возрождаться.

На периферии очага в зонах с низкой эндемией, т.е. в верховьях притоков, может наблюдаться обособление территорий, где осуществляется замыкание цикла развития паразита (рис. 15, *2*). Критерием для обособления таких территорий служит дальность миграции дополнительного хозяина — рыб семейства карповых, заразившихся в зоне "действия" элементарной структурной единицы. На этой территории существует и может реализоваться риск заражения дефинитивного хозяина (человека, плотоядного, всеядного млекопитающего).

Разумеется, мы не рассматриваем здесь варианты, связанные с хозяйственной деятельностью человека, такой как пересылка и транспортировка инвазированной необезвреженной рыбы, формально попадающие под определение очага, но, тем не менее, не имеющие с этим понятием ничего общего.

Площадь очага больше площади его элементарной структурной единицы на вполне конкретную измеряемую величину. Размеры ленты очага (хорошо известно,

что очаг опсторхоза, как правило, ленточного типа), "в чистом виде" будут определяться, прежде всего, дальностью (протяженностью) миграции второго промежуточного (дополнительного) хозяина (рис. 15, *2*).

Существование очага описторхоза в значительной степени зависит от стабильности его элементарной структурной единицы. В то же время, очаг более стабилен, нежели элементарная структурная единица, так как в его поддержании большую роль играет мобильный дополнительный хозяин, способный мигрировать в среднем на 20–80 км (различия определяются видами карпопых рыб и их субвидовыми группировками), что значительно превышает реальную дальность рассеивания инвазионного материала от источника инвазии и, наверняка, превышает миграционные возможности первого промежуточного хозяина. При этом возрастает вероятность того, что конкретная популяция такого-то вида карповых рыб явится связующим звеном между несколькими элементарными очагами, даже находящимися на известном удалении друг от друга.

Наше представление о том, что дальность миграции дополнительного хозяина превышает дальность рассеивания инвазионного материала от источника инвазии (т.е. отрезка в пространстве, который преодолевается яйцами *O. felineus* прежде, чем они попадут в водоем, содержащий популяцию восприимчивых к инвазии моллюсков), основывается на фактических данных, полученных в Западной Сибири.

В водоемах с приблизительно равными по численности популяциями моллюсков, но отстоящих от группового источника инвазии (например, небольшого населенного пункта) на разном расстоянии, наблюдается закономерное уменьшение экстенсивности и интенсивности инвазии моллюсков.

Скорее всего, элементарная структурная единица очага не выходит за пределы зоны, определяемой 10-километровой удаленностью от источника инвазии, причем на ее предельные размеры (протяженность), очевидно, не влияет "мощность" источника инвазии (т.е. не существенно для данного параметра, попадает ли в воду инвазионный материал от единичных источников инвазии или от групповых).

Внутри же зоны рассеивания "мощность" источника инвазии имеет существенное значение, а рассеивание инвазионного материала происходит неравномерно (рис. 15, *3*). Как мы отмечали, яйца описторхисов, попав в воду, например в период весеннего паводка, должны преодолеть определенное пространство прежде, чем окажутся в биотопе, содержащим первого промежуточного хозяина. При этом, очевидно, что если в этом месте оказывается биотоп с достаточной по численности популяцией моллюсков, в нем будет наблюдаться максимальный процент инвазированных особей, и именно такой водоем будет иметь существенное эпидемиологическое (эпизоотологическое) значение. В водоемы, расположенные ближе к источнику инвазии, яйца гельминта могут и не попадать или же попадать в ограниченном количестве (например, с достаточно "тяжелыми" частицами фекалий).

Основываясь на многолетних наблюдениях за динамикой пораженности моллюсков на разном удалении от источника инвазии, мы считаем, что оптимальными являются варианты, когда биотопы, содержащие восприимчивых к инвазии первых промежуточных хозяев удалены от группового источника инвазии (населенного пун-

кта), на расстоянии в 0,5–1,5 км. Именно в таких водоемах после весеннего паводка регистрируется максимальная экстенсивность и интенсивность инвазии первого промежуточного хозяина.

Разумеется, высказанные соображения не относятся к замкнутым и изолированным биотопам, содержащим восприимчивых к инвазии битиниид, куда "точечно" могут попадать фекалии инвазированных людей или животных. Этот вариант уже рассматривался нами. Параметры такой элементарной структурной единицы будут в основном определяться дальностью миграции первого промежуточного хозяина.

Итак, характеризуя элементарную структурную единицу как участок эндемичной территории, на котором присутствует и реализуется риск заражения дополнительного хозяина, и очаг как участок эндемичной территории, на котором присутствует и реализуется риск заражения окончательного хозяина, мы, во-первых, ни в коем случае не разрываем эти понятиия, а во-вторых, пространственно их очерчиваем, пользуясь в основном тремя параметрами: 1 — зоной (дальностью) рассеивания инвазионного материала от источника инвазии, 2 — дальностью миграции первого промежуточного хозяина и 3 — дальностью миграции второго промежуточного хозяина.

Реальная оценка этих параметров и выделение изолированных очагов или их взаимосвязанных совокупностей не может решаться однозначно; однако, на наш взгляд, очень важно, что эти параметры имеют конкретные цифровые интерпретации: их можно измерять, уточнять по мере совершенствования методов исследований, моделировать и т.д.

В пределах эндемичной территории очаги, как правило, тесно взаимосвязаны, и их трудно обособить. Такая совокупность очагов ("лента инвазии") может иметь большую протяженность: в сотни километров. Для обозначения такой территории "надочагового ранга" вполне подошел бы термин "суперочаг". По своей протяженности суперочаг существует там, где напряженность всех предпосылок максимальна, число элементарных структурных единиц велико и выражено их тесное взаиморасположение. Очаги стабильны, с большим "запасом прочности" и существуют в виде труднодифференцируемой ленты. Именно такую картину мы наблюдаем, например, в Центральном Приобье.

В настоящее время нет общепринятой типизации очагов описторхоза. "Озерный тип" очагов встречается редко, а понятие "речной тип" очагов нуждается в уточнении, например: "пойменный тип". Подавляющее число очагов описторхоза относится именно к этому, пойменному типу, хотя в пределах некоторых эндемичных территорий (например, в Украине или Казахстане) встречаются истинно речные очаги описторхоза в мелких небольших реках. Типизация мест обитания моллюсков — первых промежуточных хозяев описторхиса, приводится нами далее, в главе 9.

Различают очаги природные, смешанные и антропические. Поскольку такие обязательные структурные компоненты, как промежуточные и дополнительные хозяева, являются дикими животными, решение вопроса о принципиальной структуре очага сводится к выяснению роли разной степени участия дефинитивных хозяев в поддержании очага.

В природных очагах роль дефинитивных хозяев принадлежит почти исключительно диким животным. Эти очаги (например, в Казахстане) существуют вне за-

висимости от частоты внедрения в них человека и домашних животных, например, расположенные по малым полупересыхающим рекам: Шидертинский (р. Шидерты на территории Павлодарской и Карагандинской обл.), Селетский (р. Селеты на территории Павлодарской обл.), Нуринский (по р. Нуре в пределах Карагандинской и Целиноградской обл.), Иргиз-Тургайский — наиболее крупный в Казахстане очаг смешанного типа (по рекам Иргиз, Тургай, многочисленным притокам этих рек и озерам на территориях Актюбинской и Тургайской обл.), Темирский и Уильский очаги (по рекам Темир и Уил в пределах Актюбинской обл.) (Сидоров, Мальцев, 1964; Сидоров, 1965, 1975; Сидоров, Дружинин, 1970; Шустов, 1977).

В очагах смешанного типа, наряду с человеком и домашними животными, роль окончательных хозяев выполняют и дикие животные и, наконец, в антропических очагах окончательными хозяевами и источниками инвазионного материала в окружающую среду являются люди и домашние плотоядные (реже всеядные) животные.

Несмотря на то, что описторхоз издавна классифицировался как природно-очаговое заболевание (Павловский, 1946), его истинная природная очаговость выражена настолько слабо, что мы лишены возможности выделить где бы то ни было в пределах нозоареала типичный природный участок и сопоставить его в виде своеобразного "фона" с прочими участками, сравнивая их по показателям пораженности промежуточных хозяев, количеству поступающего в окружающую среду инвазионного материала и т.д. (Беэр, 1971, 1977; Бочарова, 1979; Ковальчук, 1979).

Факторы, связанные с деятельностью человека, в вопросе о принципиальном характере очаговости при описторхозе имеют решающее значение и, как правило, они является причиной трансформации очагов гельминтоза в одном направлении — превращении природных очагов в очаги смешанного типа и антропические.

6. Жизненный цикл *Opisthorchis felineus*

Сложный жизненный цикл *Opisthorchis felineus* — возбудителя опистрохоза (рис. 16) — протекает с участием трех хозяев: окончательного, первого промежуточного и второго промежуточного (дополнительного). До середины прошлого века было принято считать первым промежуточным хозяином гельминта один политипический вид моллюска из подкласса переднежаберных, семейства Bithyniidae — *Bithynia leachi* Shep. Исследованиями последней трети XX века было установлено, что этот вид сборный. Последние 3–4 года (с начала XXI века) не внесли в этот вопрос ясности (см. раздел 9.1).

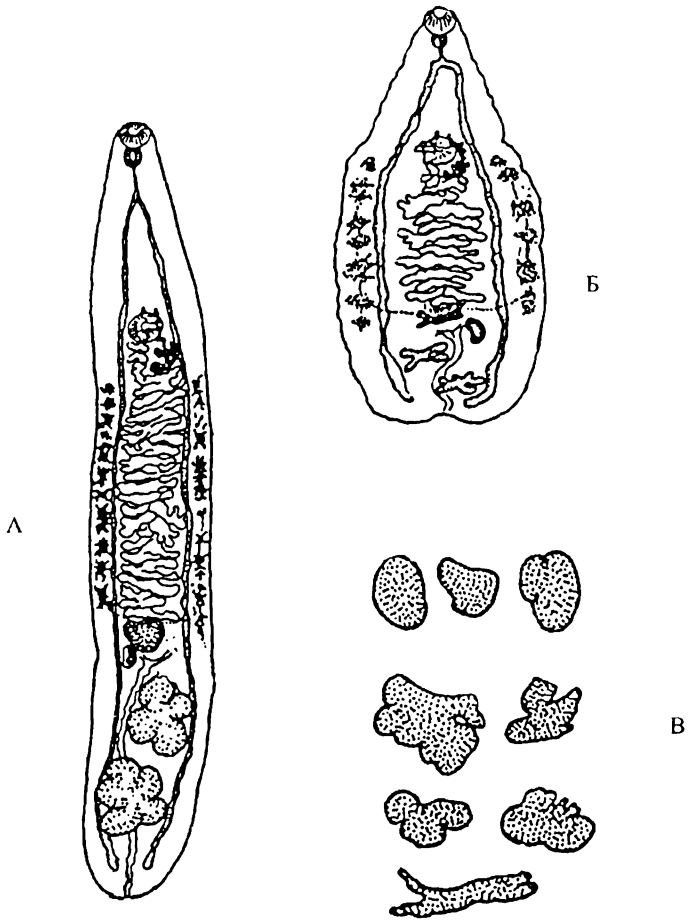


Рис. 16. *Opisthorchis felineus.*
А — 24-дневный от хомяка; Б — 365-дневный от кошки; В — вариации формы яичника (по Л.В. Филимоновой, 2000).

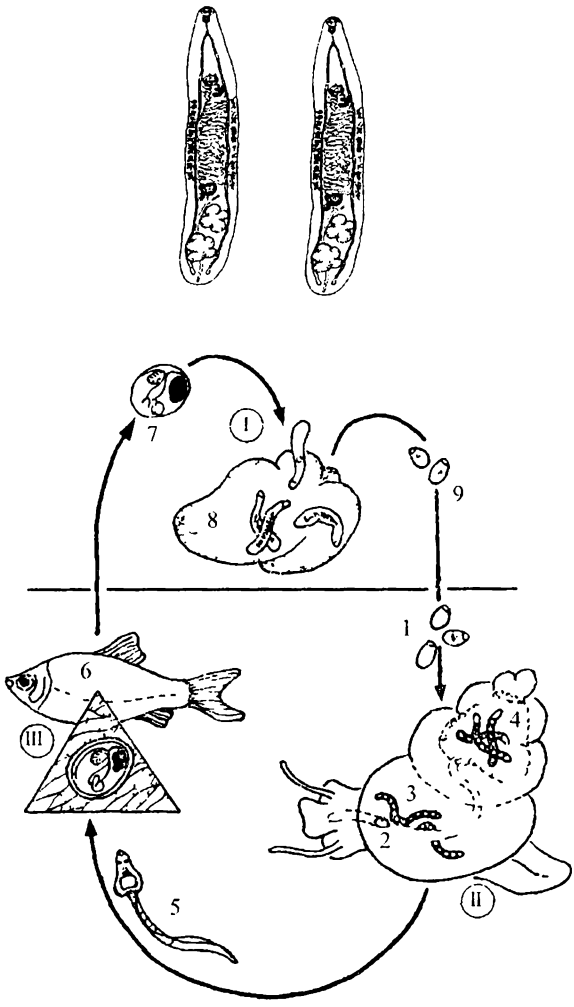


Рис 17. Цикл развития *Opisthorchis felineus*.
I — окончательный хозяин (человек, домашние и дикие плотоядные и всеядные животные, гидрофильные грызуны), II — первый промежуточный хозяин (переднежаберные моллюски Bithyniidae), III — второй промежуточный (дополнительный) хозяин (рыбы семейства карповых). 1 — яйца гельминтов содержащие сформированных мирацидиев в воде водоема, 2 — мирацидий, 3 — спороцисты на внешней стенке кишечника моллюска, 4 — редии и формирующиеся церкарии в гепатопанкреасе моллюска, 5 — церкария, покинувшая организм моллюска, 6 — метацеркария в мышцах рыбы, 7 — метацеркария без внешней оболочки в желудке дефинитивного хозяина, 8 — половозрелые гельминты в печени окончательного хозяина, 9 — яйца гельминтов во внешней среде.

Попадая в воду с фекалиями людей и животных, яйца описторхисов вместе с пищей могут быть проглочены моллюсками. В их кишечнике из яиц вылупляются подвижные личинки — мирацидии, которые проникают через стенку кишечника в полость тела моллюска и дают начало спороцистам. Спороцисты отрождают редий — мешковидных образований с крупной глоткой и кишечником. Покидая организм материнской спороцисты, они мигрируют в гепатопанкреас моллюска. В редии из зародышевых шаров формируются хвостатые подвижные личинки — церкарии, которые по мере созревания покидают редию через родильную пору, мигрируют в организме моллюска и выходят в воду, где активно плавают (до 30–50 часов). Партеногенетический этап в цикле развития гельминта от момента формирования спороцисты до образования в редиях церкарий (и их последующего выхода из моллюска) длится около двух месяцев

При встрече с рыбами сем. карповых, церкарии прикрепляются к ним, отбрасывают хвост и проникают через кожу в мышцы, где за счет секрета цистогенных клеток формируют внутреннюю оболочку, затем внешнюю — соединительнотканную капсулу и превращаются в следующую фазу — метацеркарию. Через три недели метацеркарии в рыбе становятся инвазионными и могут заражать окончательного хозяина — домашних плотоядных и всеядных животных (кошка, собака, свинья); диких плотоядных и некоторых гидрофильных грызунов (ондатра, водяная полеака и др.); человека. В кислом содержимом желудка окончательного хозяина разрушается внешняя оболочка метацеркарии, а в щелочном содержимом гепатопанкреаса—внутренняя, и молодой гельминт мигрирует по желчным протокам в печень и желчный пузырь, где через 20–25 дней достигает половой зрелости (рис. 17).

7. Яйца *O. felineus* и закономерности, связанные с вылуплением мирацидиев

7.1. Дифференциация яиц описторхид по ультраструктуре внешних оболочек

Мы исследовали (совместно с Институтом паразитологии Чешской АН) ультраструктуру внешних мембран яиц описторхид (Беэр и др., 1990). Целью исследований было изучение внешних оболочек яиц и использование этих данных в систематике описторхид и расшифровке эколого-биологических особенностей яиц, связанных с процессами вылупления мирацидиев и образованием скоплений на различных субстратах. Это является морфо-функциональными адаптивными свойствами, облегчающими контакт паразита на стадии яйца с первым промежуточным хозяином.

Было показано, что покровы яиц описторхид представляют собой сеть гребней разной высоты, образующих картину неправильно-морщинистой структуры, напоминающей узор дыни (muskmelon — по Suzuki, 1983). Изучалась ультраструктура внешних оболочек яиц 8 видов описторхид (рис. 18) и нескольких географических изолятов *O. felineus* (рис.19).

Яйца *O. felineus, O. viverrini, C. sinensis, Metorchis albidus* Braun, 1893, выделены из марит, полученных от кошек; яйца *Opisthorchis geminus* Looss, 1896, *Amphimerus anatis* (Yamaguti, 1933 и *Ershoviorchis lintoni* Gower, 1939) — из марит от птиц (луней, чаек); яйца *Pseudamphistomum truncatum* Rudolphi, 1819, — из марит от тюленей.

Электронно-микроскопические исследования проведены на сканирующем электронном микроскопе TESLA-BS-300 в Институте паразитологии Чешской АН. (Чешские Будейовице). Подготовка препаратов к исследованию на СЭМ включала: фиксацию 4%-ным раствором глютаральдегида (или параформальдегида); промывку фосфатным или какодилатным с сахарозой буфером; центрифугирование (1–3 мин, 900–1000 об/мин); ополаскивание в дистиллированной воде; постфиксацию осмием (OsO_4 — 2%); отстаивание в холодильнике (при температуре +5...7 °С); обезвоживание в спиртах восходящей концентрации; промывку в ацетоне (5 мин); подготовку к сушке (закладку в капсулы); сушку ("critical point dry"); наклейку объектов на блоки с "duble tape"; напыление золотом или палладием.

Ультраструктуру внешних оболочек яиц исследовали, при увеличении 6000–6500×, а отдельные фрагменты структуры — при большем увеличении.

Согласно К.И. Скрябину (1950), исследованные нами описторхиды относились к 2 подсемействам: Opisthorchinae и Metorchinae. Более поздняя и подробная система S.Yamaguti (1971) предусматривает дальнейшую дифференциацию семейства Opisthorchidae. Согласно Yamaguti, роды *Opisthorchis, Clonorchis, Amphimerus*

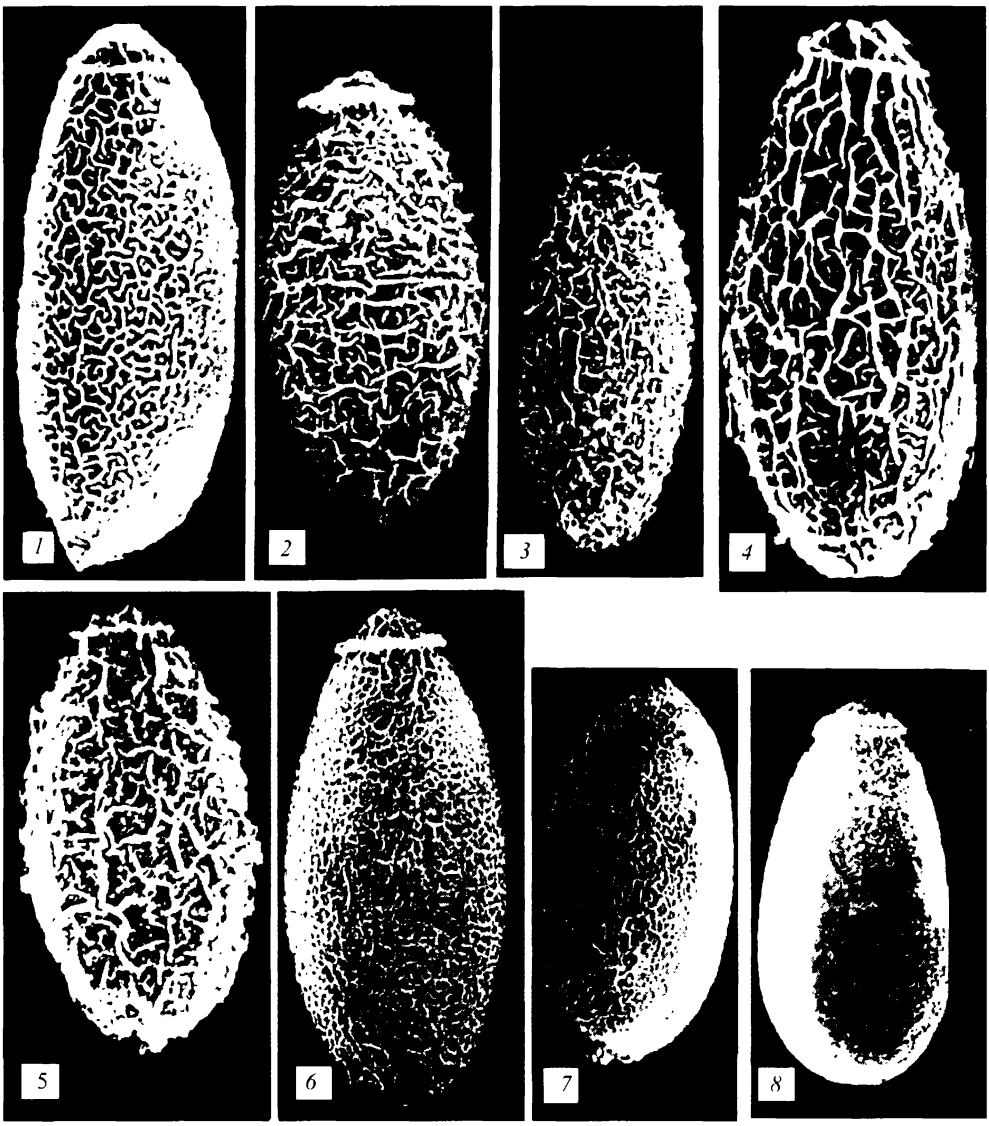


Рис. 18 А. Ультраструктура поверхности яиц описторхид (ув. 6000×).
1 — *Opisthorchis felineus* (Поволжье, Татарстан). *2* — *Opisthorchis viverrini* (Лаос). *3* — *Opisthorchis geminus* (Западная Сибирь, Новосибирская область). *4* — *Clonorchis sinensis* (Хабаровский край). *5* — *Amphimerus anatis* (Япония). *6* — *Methorchis bilis* (Южное Зауралье, Курганская область). *7* — *Pseudamphistomum truncatum* (Дельта Волги). *8* — *Erchouiorchis lintoni* (Западная Сибирь, Новосибирская область).

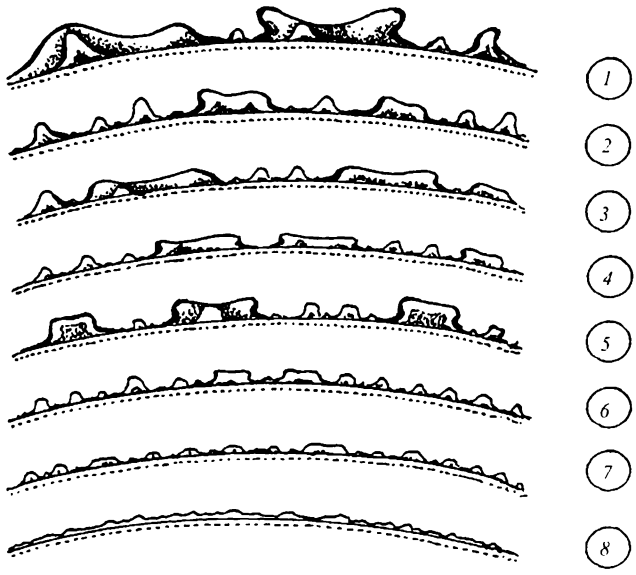


Рис.18 Б. Гребневидная структура внешней оболочки яиц описторхид на сагитальном (оперкулярно-апикальном) срезе:
1 — C. sinensis; 2 — O. viverrini; 3 — O. geminus; 4 — O. felineus; 5 — A. anatis; 6 — M. bilis; 7 — P. truncatum; 8 — E. lintoni.

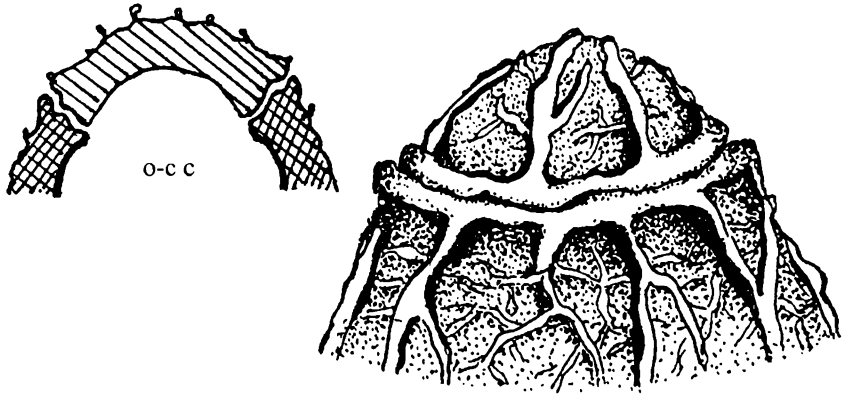


Рис. 18 В. Взаимное расположение гребней 1-го порядка в области оперкуллярно-скорлупового сочленения (*C. sinensis*).
0-с с — схема оперкуллярно-скорлупового сочленения (сагитальный срез). У *O. felineus* расположение аналогичное, различия касаются только структуры гребней.

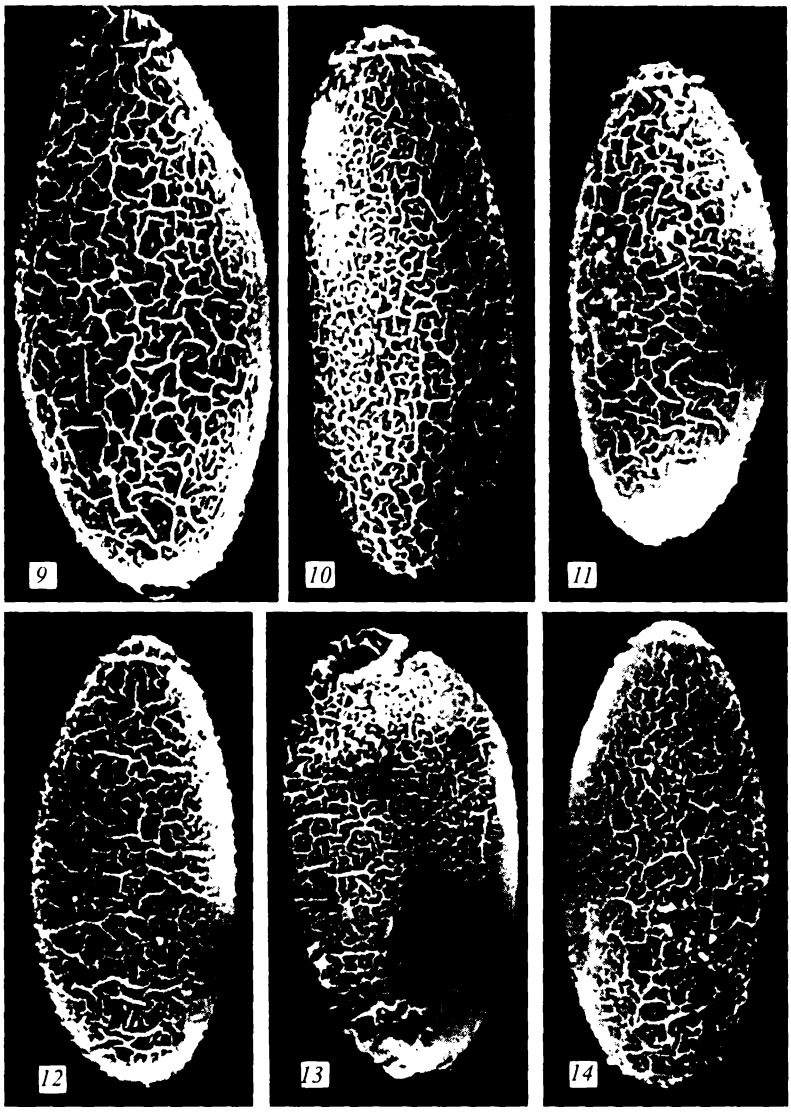


Рис. 19. Различия в ультраструктуре поверхности яиц *O. felineus* (ув. 6000×). *9* — Украина, Сумская область. *10* — Украина, Черниговская область. *11*— Западная Сибирь, Тюменская область. *12* — Западная Сибирь, Томская область. 13 — Казахстан, Актюбинская область. *14* — Казахстан, Карагандинская область.

относятся к подсемейству Opisthorchinae Looss, 1889, род *Metorchis* — к подсемейству Metorchinae Liine, 1909, род *Pseudamphistomum* — к подсемейству Pseudamphistominae, Yamaguti, 1958, род *Ershoviorchis* — к подсемейству Pseudamphimerinae Skryabin et Petrov, 1950. За 20 лет, прошедших между изданиями сводок К.И. Скрябина и S.Yamaguti, было описано по меньшей мере 25 новых видов и 7 новых родов указанного семейства, являющихся паразитами млекопитающих животных, человека, птиц, рыб и рептилий. В недавно опубликованной работе Л.В. Филимоновой (2000) дан таксономический обзор двух подсемейств (Opisthorchiinae Looss, 1899) и Plotnikoviinae Skrjabin, 1945) семейства Opisthorchiidae (Looss, 1899) фауны России. Мы исследовали представителей основных родов 4 подсемейств, среди которых имеются доказанные (из родов: *Opisthorchis, Clonorchis*) или предполагаемые (из родов: *Metorchis, Pseudamphistomum*) паразиты человека.

Полученные результаты подтверждают первоначальные предположения о том, что характер ультраструктуры оболочек яиц различается у разных видов и имеет более существенные различия на уровне больших таксонов. Эти различия можно использовать для дифференциации яиц описторхид. В целом, сетевидная гребенча-

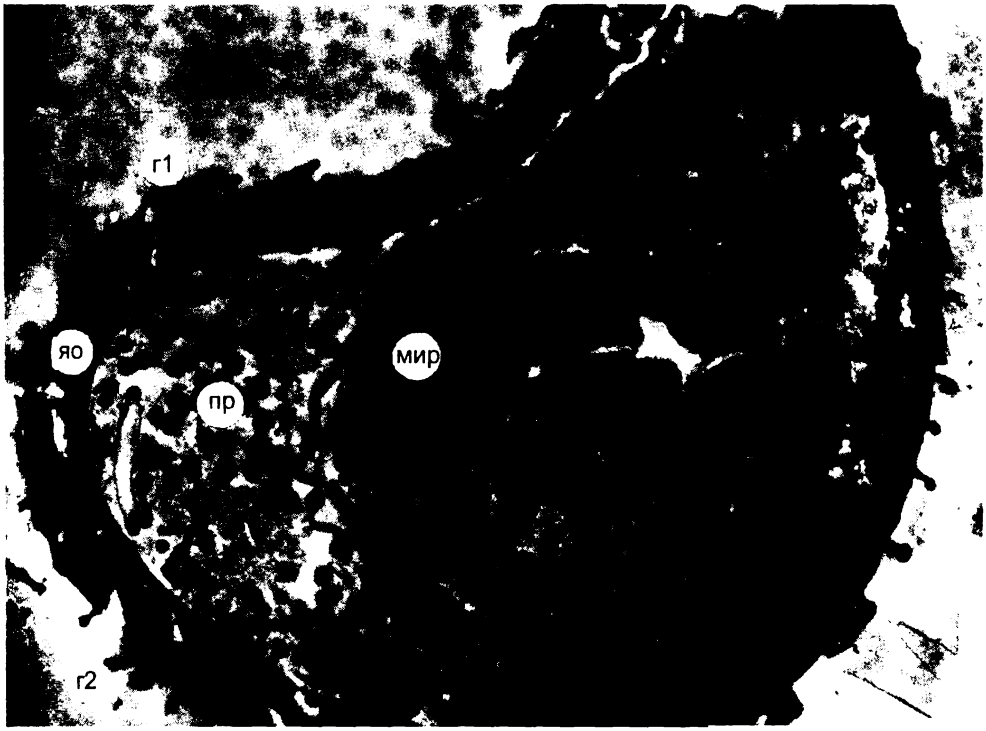


Рис. 20. Яйцо *O. felineus* в разрезе.
мир — мирацидий; пр — плавательные реснички; яо — яйцевая оболочка; г1 — ребра первого порядка; г2 — ребра второго порядка (препарат О.Д. Любарской).

тая структура оболочек отчетливее всего выражена у представителей подсемейства Opisthorchinae (рис. 18 А, *1–5;* Б, В); заметна, но имеет другой характер у подсемейств Metorchinae (рис. 18, *6*) и Pseudamphistominae (рис. 18 А, *7;* Б, В) и практически неразличима у рода *Erchoviorchis* (подсемейство Pseudamphimerinae, рис.18 А, *8;* Б, В). Кроме различий в скульптуре оболочки, яйца описторхид различаются структурой оперкулярных и апикальных окончаний. Они также отличаются по индексу, предложенному Е.С. Фаустом и А.Мелени (1924): $1= a - b^2$, где a — длина яйца; b^2 — квадрат ширины яйца. Сравнительная характеристика микроморфологических признаков яиц исследованных нами описторхид представлена в табл. 5.

Сравнительно проанализированы также ультраструктуры оболочек яиц *O. felineus* из разных эндемичных по описторхозу территорий: Украины (рис.19, *9, 10*), Поволжья (см. рис. 18, *1*), Западной Сибири (рис. 19, *11* и *12*); Казахстана (рис. 19, *13* и *14*).

Таблица 5. Дифференциация яиц описторхид по микроморфологическим признакам.

Признаки	*O. felineus*	*O. viverrini*	*O. geminus*	*C .sinensis*
Индекс Фауста и Мелени (a·b, мк^3)	5442,4±116,0	6511,7±128,5	3037,5±84,0	9175,8±164,6
Ультраструктура внешней оболочки	Скульптурирована. Переплетения гребней 1-го и 2-го порядка напоминают "узор дыни"	Скульптурирована. Гребни 1-го порядка дисковидные, мощные, в одинаковой степени идущие вдоль и поперек оболочки	Скульптурирована. Сеть, образуемая гребнями 1-го и 2-го порядков, мелкоячеистая, отчетливо выражена	Скульптурирована. Гребни 1-го порядка мощные, досковидные, часто слегка S-изогнутые, идущие преимущественно вдоль поверхности оболочки
Форма яйца	Сильно варьирует, как правило, асимметричная. Чаще семечковидная и дыневидная	Грушевидная	Лимоновидная	Грушевидная, лимоновидная
Оперкулярное окончание	Крышечка средневысокая. Валики тонкие, отчетливо выражены. Скульптура как на оболочке	Крышечка мелкая. Вальки мощные, высокие. Скульптура как на оболочке	Крышечка мелкая. Валики отчетливо выражены. Скульптура как на оболочке	Крышечка глубокая. Валики отчетливо выражены. Скульптура как на оболочке
Апикальное окончание	Шипик на апикальном конце не всегда отчетливо выражен	Шипик на апикальном конце отчетливо выражен	Шипик на апикальном конце почти не выражен	Шипик на апикальном конце хорошо заметен, но часто бывает скрыт выступающими гребнями скульптуры оболочки

Таблица 5. (продолжение).

Признаки	*A. anatis*	*M. albidus*	*P. truncatum*	*E. lintoni*
Индекс Фауста и Мелени (a·b, мк^2)	6221,1±26,5	8576,0±103,5	2459,4±82,4	2601,5±23,5
Ультраструктура внешней оболочки	Сильно скульптурирована. Гребни 1-го порядка мощные, брусьевидные, расположены преимущественно вдоль поверхности оболочки	Умеренно скульптурирована. Гребни образуют плотную равномерную сеть. Поверхность яйца напоминает персиковую косточку	Слабо скульптурирована. Гребни 1-го и 2-го порядков не дифференцируются	Очень слабо скульптурирована. Напоминает плотный кокон шелкопряда
Форма яйца	Симметричная, дыневидная	Симметричная, дыневидная	Кокоповидная	Кокоповидная
Оперкулярное окончание	Крышечка средневысокая. Валики плотные, плохо различимые. Края крышечки почти не выступают по бокам оболочки	Крышечка высокая. Валики грубые, четко проступающие на фоне равномерной сетевидной структуры. Края крышечки заметно выступают по краям оболочки	Крышечка плоская, слабо выражена. Валики также слабо выражены, почти незаметны	Крышечка плоская. Валики расположены на слегка приподнятой над оболочкой "муфте", очень слабо выражены
Апикальное окончание	Апикальный шипик не всегда различим	Шипик плохо выражен, апикальный конец округлой формы	Шипик хорошо заметен	Шипик плохо заметен

Примечание Различия достоверны при p= 0,95, за исключением пар: *O. viverrini* - *A. anatis* и *P. truncatum* - *E. lintoni*.

Анализ репрезентативных выборок (около 100 яиц от гельминтов из каждого изолята) не позволил достоверно дифференцировать яйца *O. felineus* по ультраструктуре внешних оболочек на популяционном уровне.

В то же время, можно заметить, что яйца из Сумской и Черниговской областей Украины крупнее остальных; у яиц от гельминтов из Поволжья (Татарстан) сильно развит апикальный шипик, а оперкулюм яиц из Актюбинской области Казахстана резко скошен по отношению к сагиттальной оси. На электронограммах представлены наиболее типичные формы яиц из каждой выборки, полученных из первых третей маток *O. felineus* от спонтанно инвазированных кошек в очагах описторхоза. Микроморфологические различия такого характера могут рассматриваться как популяционные у далеко отстоящих друг от друга географических изолятов. Характер же гребневидной скульптуры у них варьирует незначительно по сравнению с различиями видового уровня и уровня более высоких таксонов. Внутренняя структура яйца *O. felineus* показана на рис. 20.

7.2. Вылупление мирацидиев

Изучение ультраструктур внешних оболочек яиц описторхид, помимо использования данных микроморфологии в таксономических целях, представляет существенный интерес для понимания биологии вылупления мирацидиев, динамики выживания яиц в водоемах, закономерностей распределения яиц в водных биоценозах (Беэр и др., 1991).

У трематод семейства Opisthorchidae выход мирацидиев из яиц вне организма промежуточного хозяина — моллюска под воздействием тех или иных факторов равнозначен "овицидному эффекту". Преждевременно вышедшие по каким-либо причинам мирацидии (это довольно редко, но всё же случается), не обладая необходимыми морфофункциональными особенностями, не способны к активному внедрению в моллюсков и неизбежно быстро погибают.

Расшифровка механизма вылупления мирацидиев имеет значение для поиска способов блокировки выхода личинок в организме моллюсков — хозяев, т.е. созданию условий, при которых моллюски как бы "перестают замечать" яйца возбудителей, которые нераскрывшимися проходят через кишечник моллюсков и выбрасываются в окружающую среду с содержимым фекальных сумок.

Понимание механизма выхода мирацидиев лежит в основе совершенствования количественных методов определения жизнеспособности яиц описторхид, что важно для любых экспериментов: по инвазированию моллюсков, оценке овицидного эффекта различных соединений и антигельминтиков, проверке выживаемости яиц в объектах окружающей среды и др. Для этих исследований необходимы количественные методы оценки именно жизнеспособности яиц (т.е. оценки количества яиц в выборках, содержащих сформированных мирацидиев). Манипулирование с указанными целями нежизнеспособными яйцами приводит к неизбежным, грубым искажениям получаемых результатов.

Известно, что у разных видов трематод стимуляторами для выхода мирацидиев служат различные физико-химические раздражители: резкое повышение температуры, свет, изменение концентрации азота и дефицит кислорода в воде. Особое значение для вылупления мирацидиев имеет pH среды.

Нами (С.М. Герман, С.А. Беэр) был обоснован принцип физико-химической активации железы вылупления мирацидиев, стимуляции их двигательной активности и выхода в искусственных средах, который был положен в основу метода определения жизнеспособности мирацидиев *O. felineus* и *C. sinensis*. (Авт. свидет. на изобретение: № 1082402, от 14 сент 1982 г. Б.И. № 12. 1984. С.12).

Анализируя условия, стимулирующие выход мирацидиев, мы обратили внимание на следующие важные особенности: подвижность и, следовательно, жизнеспособность мирацидиев после вылупления находится в прямой зависимости от способа вылупления и, прежде всего, от активности личинок за несколько минут до выхода и непосредственно в момент открывания крышечки; активный выход мирацидиев возможен только в температурном интервале от 5 до 32 °С. За пороговыми температурами выход прекращается и возобновляется (при попадании в благоприятный температурный режим) не сразу, а спустя примерно 40–48 ч, что, по-видимо-

му, связано с нарушением (и последующим восстановлением) активности ферментов, ответственных за вылупление. Этот же эффект имеет место и при извлечении яиц из маток гельминтов, полученных от только что вскрытых животных: Такая "протяжка", по-видимому, является защитным адаптивным признаком и связана с тем, что из организма хозяина яйца не сразу попадают в благоприятную среду (воду водоема), а какое-то время находятся в фекальных массах.

В принципе можно было бы представить другой механизм (кроме инактивации — восстановления активности ферментов), обеспечивающий "протяжку" в процессе вылупления мирацидиев: разрушение некой внешней оболочки (пленки), предохраняющей яйцо от преждевременной активации мирацидия. Гипотетически можно представить образование гребневидной структуры (характерной для яиц описторхид) как следствие сморщивания (под влиянием разности осмотического давления) "первичной" оболочки, одевающей яйцо до его выхода из гельминта. Такая гипотеза, однако, не подтверждается электронно-микроскопическими исследованиями. СЭМ исследования яиц *O. felineus* и *C. sinensis*, фиксированных сразу после изъятия их из матки еще живого гельминта, а также фиксация глютаральдегидом самих гельминтов с последующим исследованием их изломов на уровнях разных отделов матки (т.е. яиц, извлеченных из гельминтов, прошедших все стадии подготовки к исследованию на СЭМ прямо на блоке перед напылением золотом или палладием) не выявили следов какой-либо "первичной" пленки и позволили убедиться в изначальном присутствии на внешней оболочке яиц характерной гребневидной структуры.

Существенным условием стабильного массового выхода мирацидиев *O. felineus* и *C. sinensis* в нашей методике определения жизнеспособности яиц является имитация механического раздражения. В естественных условиях это происходит, вероятнее всего, при прохождении яиц через радулярный аппарат моллюсков, что индуцирует проницаемость оболочки вследствие расшатывания оперкулярно-скорлупового сочленения или деформации ("надкалывания") самой оболочки. Радула переднежаберных моллюсков — первых промежуточных хозяев *O. felineus* и *C. sinensis* — это сложное образование, состоящее из десятков рядов хитиновых зубов, каждый из которых представлен 1 медиальным (мед.) и 6 латеральными (лат.) — по 3 с каждой стороны. Радулярная формула для многих *Bithyniidae* (в том числерода *Codiella*) имеет вид приведенный в разделе 9.1.

Мы не обнаружили достоверных различий в одонтологических признаках кодиелл разных видов, но нас в данный момент интересует не таксономическая ценность этих признаков, а их морфофункциональнся роль в нарушении целостности яйцевой оболочки *O. felineus*. Медиальные зубы имеют внутренние, а латеральные — периферийные зубцы, которые, в свою очередь, снабжены зубчиками второго порядка (рис. 21). Размеры яиц *O. felineus* вполне сонзмеримы с деталями радулы, и яйца, почти неизбежно, травмируются сочленениями осевых валиков, расположенных в базальной части медиальных зубов (рис.21, *5*), гребенкой острых периферийных латеральных зубчиков и мощными внешними или внутренними зубчиками медиальных зубов (рис. 21, *6*).

При этом, даже небольшая деформация оперкулярно-скорлупового сочленения или надкол (надлом) самой оболочки делают яйцо проницаемым для химических раздражителей. Таковыми являются продукты обмена моллюсков, например

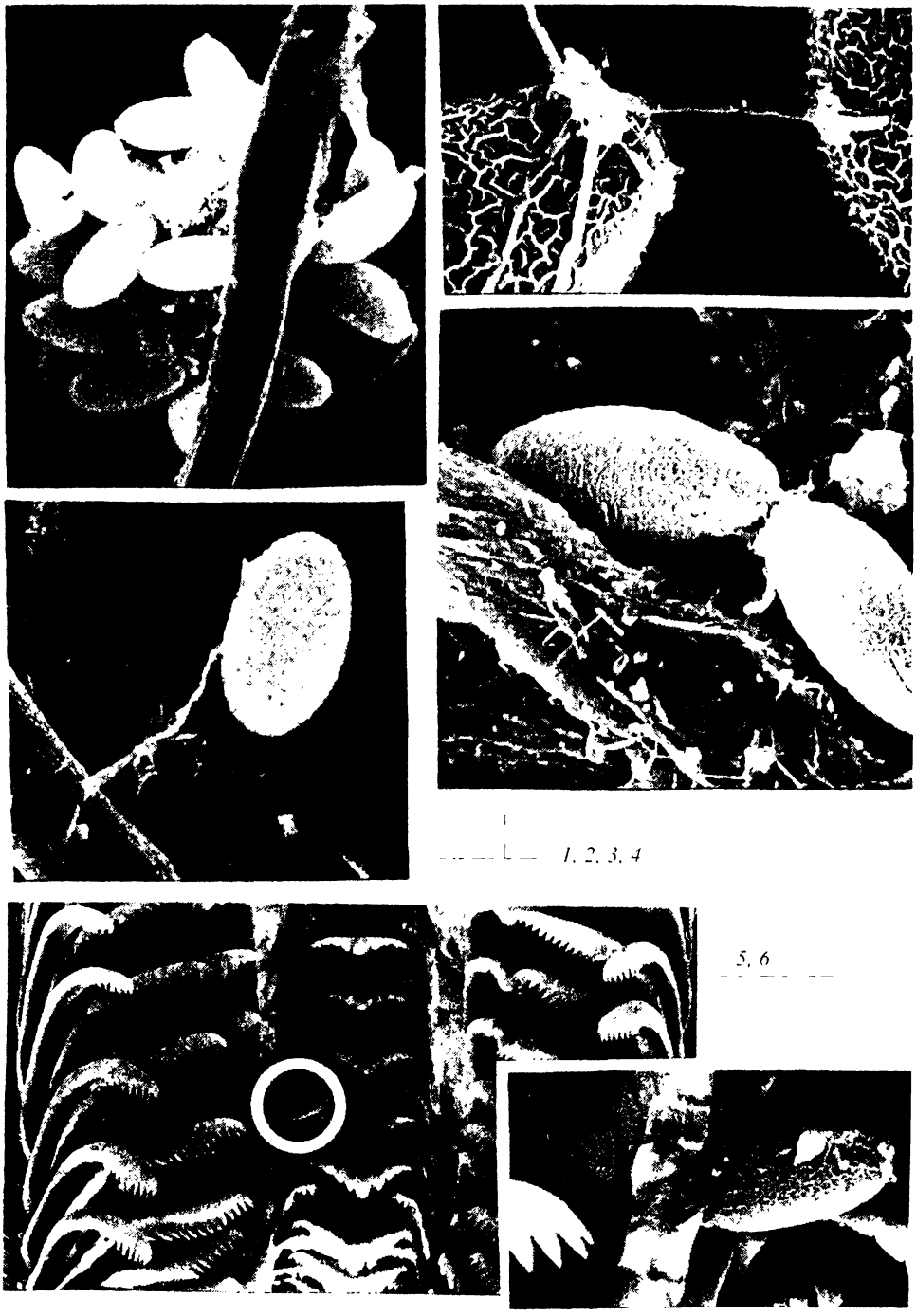


Рис. 21. Удерживание яиц *O. felineus* различными субстратами.
1 — гроздь яиц на веточке валиснерии, 2 — яйца удерживаемые мицелиями грибов, *3,4* — яйца на листьях элодеи; *5,6* — прохождение яиц через радулу моллюска.

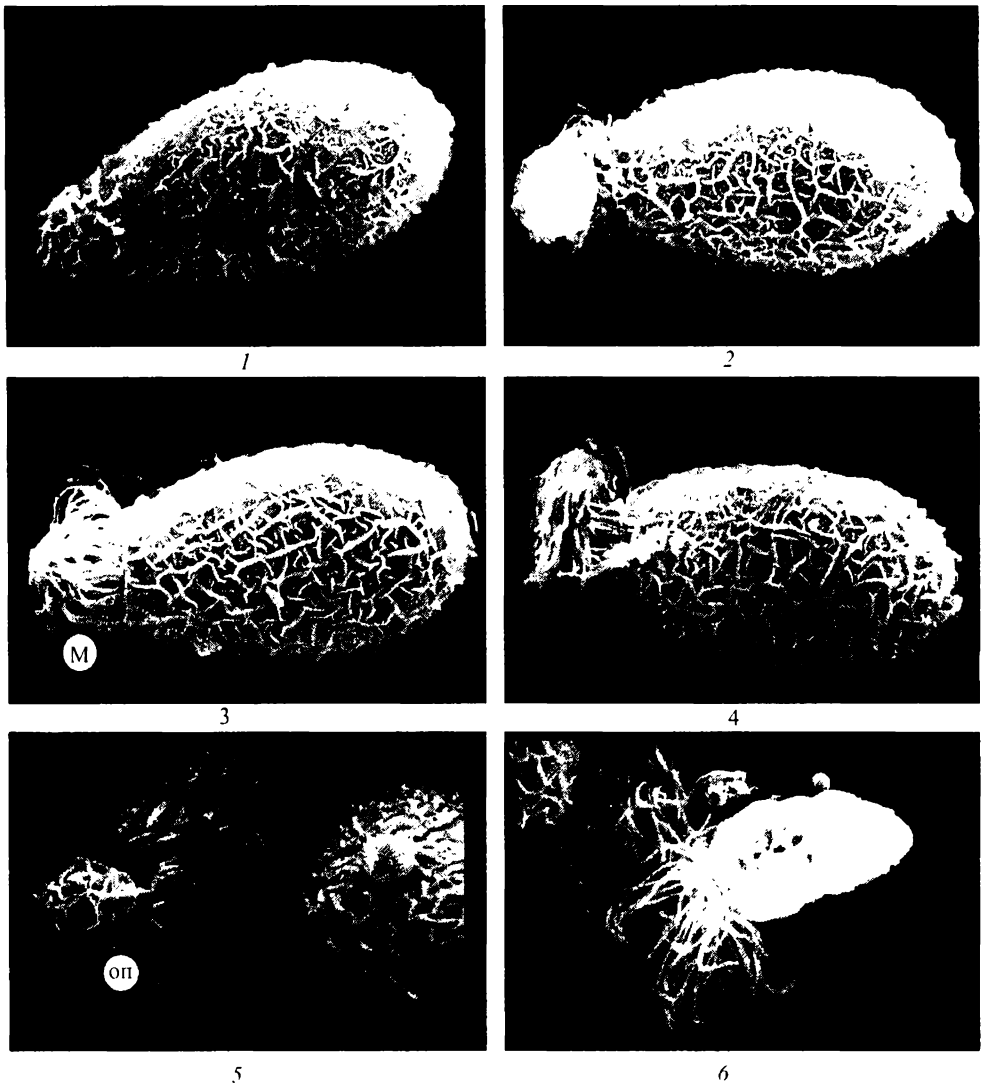


Рис. 22. Стадии выхода мирацидия из яйца *C.sinensis*.
1 — Первый этап, открывание крышечки; *2–4* — стадии выхода мирацидия; *5* — мирацидий покинувший яйцо; *6* — мирацидий, готовый внедриться в стенку кишечника моллюска — промежуточного хозяина.

низшие органические кислоты (пропионовая, уксусная, изовалериановая), идентифицированные нами у *Codiella* с помощью газовой хроматографии, или, что более вероятно, некий "коктейль" из продуктов обмена самих моллюсков и бактериальной флоры их кишечника.

Нам удалось отснять ряд последовательных стадий выхода мирацидиев *C. sinensis* из яиц в искусственной среде с имитацией механического раздражения (рис. 22). Можно видеть начальную стадию открывания крышечки (рис. 22, *1*); последовательные

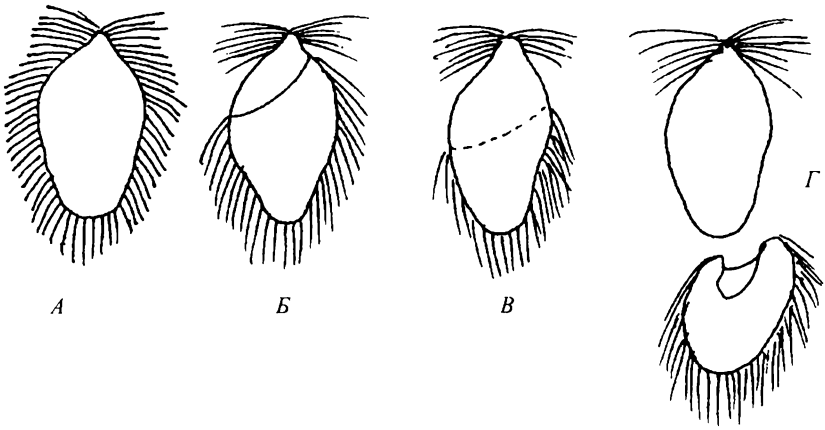


Рис. 23. Последовательные стадии освобождения мирацидия от эпителиальной рубашки в среде стимулирующей выход мирацидиев. Время от *А* до *Г* — 20-40 мин. (световая микроскопия, ув. 700×).

стадии, выхода мирадидиев (рис. 22, *3–4*); только что вышедшего мирацидия, несущего на себе крышечку (рис. 22, *5*) и, наконец, плавающих мирацидиев (рис. 22, *6*). Мы приводим здесь картину выхода мирацидиев из яиц *C. sinensis* больше по "эстетическим соображениям", т.к. скульптура яйца у этого вида, выглядит эффектнее.

Последовательные стадии выхода мирацидиев у *O. felineus* — такие же. С помощью световой микроскопии (при 700×) мы дополнительно исследовали последовательные стадии выхода мирацидиев *O. felineus* и *C. sinensis*. Было показано, что спустя примерно 20–30 мин от момента помещения яиц в искусственную среду, при соблюдении ряда дополнительных приемов (Герман, Беэр, 1974), мирацидий начинает как бы "раздеваться", освобождаясь от эпителиальных пластинок с ресничным покровом (рис. 23). В конце концов, сохраняется только венчик ресничек на эпителиальных пластинках, расположенных на переднем конце тела. В одном и том же препарате (капле среды с живыми мирацидиями, вышедшими из яиц), на протяжении 30–50 мин прослеживаются все стадии освобождения мирацидиев от эпителиальной рубашки. По-видимому, этот процесс связан с особенностями проникновения мирацидиев в стенку кишечника моллюсков-хозяев. При плавании (перемещении в содержимом кишечника) мирацидии пользуются всем ресничным аппаратом, но при внедрении в стенку кишечника — только длинными ресничками переднего (головного) отдела. Ненужная же часть эпителия с ресничками остается в кишечнике моллюска.

Итак, вылупление мирацидиев описторхиса и клонорхиса осуществляется при взаимодополняющем воздействии двух основных факторов — механического и химического. Вначале происходит деформация яйцевой оболочки или оперкулярно-скорлупового сочленения, а затем включается процесс химической активации железы вылупления и стимуляции двигательной активности мирацидия. Этот процесс нарушается за пороговыми температурами. Возможно, он нарушен в организме резистентных и гиперинвазированных моллюсков, что отчасти объясняет блокировку в них выхода мирацидиев (Герман, Беэр, 1987).

7.3. Механизмы удерживания яиц *O. felineus* на субстратах

Результаты изучения особенностей ультраструктуры внешних оболочек яиц описторхид могут помочь в расшифровке некоторых эколого-биологических особенностей ранних стадий развития, например механизма вылупления мирацидиев, динамики выживания яиц в воде и закономерностей распределения яиц в водных биоценозах.

Были изучены вариантов поведения яиц *O. felineus* и *C. sinensis* на различных субстратах: искусственных, естественных; органических и неорганических (Беэр и др., 1990, 1991).

Хорошо известен ряд адаптации, свойственных *O. felineus*, которые облегчают существование вида на разных стадиях развития: фото-, гео-, рео-, хемотаксисы церкарий и ювенильных особей, партеногенетическое размножение в моллюсках; обильная яйцепродукция марит и др.

Этап развития паразита на стадии яйца в водоемах оставался в этом отношении практически неизвестным. Более или менее подробно были изучены пути попадания яиц возбудителя в водоемы и характер инвазированности моллюсков, т.е. ситуации так сказать: "на входе и выходе". Закономерности же распределения яиц в самих водоемах (в особенности при условии их длительного, от нескольких месяцев до полутора–двух лет, выживания в воде) не были исследованы.

Расшифровка механизмов удерживания яиц на различных субстратах позволяет понять особенности их распределения после попадания в водные биоценозы и моделировать этот процесс с учетом существующих механизмов адаптации, выработавшихся в процессе эволюции паразита и облегчающих контакт с моллюсками — первыми промежуточными хозяевами.

Экспериментальную проверку способов удерживания яиц *O. felineus* и *C. sinensis* на различных субстратах проводили по специальной методике. На плоское дно пластмассовых микроаквариумов емкостью 0,4 мл (ячейки стандартных плашек для иммунологических исследований) помещали испытуемые субстраты в виде кружков диаметром 0,5 см, плотно покрывающих дно ячеек. В ячейки, залитые отстоянной водопроводной водой, вносили взвесь яиц (по 300 экз.) в каждую. Яйца были получены из маток гельминтов, выделенных от спонтанно инвазированных кошек в очагах описторхоза. Исходная взвесь содержала 65% жизнеспособных яиц.

Микроаквариумы с испытуемыми субстратами, закрытые прозрачными пластмассовыми крышками, и помещенные в водяную баню, выдерживали от 3 до 30 суток при температуре 4–6 °С (в бытовом холодильнике), или при 17– 20 °С (в помещении лаборатории), в зависимости от условий эксперимента. Спустя заданное время, субстраты осторожно извлекали и трижды ополаскивали в воде тех же ячеек. Под микроскопом подсчитывали число яиц, оказавшихся на дне ячеек. Разница между числом внесенных яиц и обнаруженных на дне ячеек в конце эксперимента, составляла число яиц, удержанных тем или иным субстратом. Рассчитывали "процент удержания", служивший основным сравнительным критерием при оценке удерживающих способностей тех или иных субстратов.

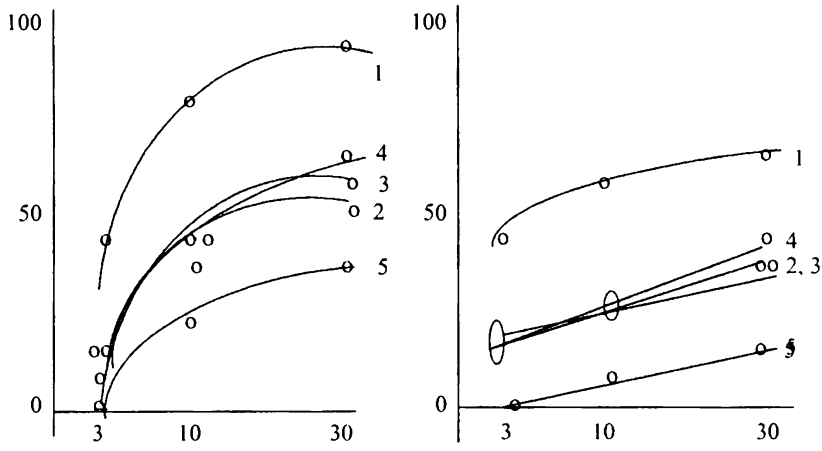


Рис. 24. Динамика удерживания яиц *O. felineus* некоторыми субстратами (А — при температуре 17–20 °С; Б — при температуре 4–6 °С).
По оси ординат — число удержанных яиц (в %). По оси абсцисс — экспозиция в сутках. 1 — листья лягушатника; 2 — листья элодеи; 3 — листья тополя; 4 — фильтровальная бумага; 5 — гладкая бумага.

Проведенные опыты позволили экспериментально подтвердить предположение о том, что определенная часть яиц, попадающих на различные твердые субстраты в водоемах, способна на них достаточно прочно удерживаться в силу разных причин. Именно на этих (и ряде других, им подобных) субстратах, как правило, обитают моллюски — промежуточные хозяева *O. felineus*. Причем в данном случае почти не имеет значения характер субстрата (разумеется, если он не обладает токсичными или репеллентными свойствами), так как все они, включая и листья водных растений, служат для моллюсков рода *Codiella*, являющихся по характеру питания активными скоблильщиками — детритофагами, не пищей, а скорее "обеденным столом". Хотя некоторые субстраты (например, листья валиснерии, бумага и др.) удерживают незначительное число яиц, большинство из них, в особенности при сравнительно длительной экспозиции, позволяющей развиться микрофлоре, способны задерживать достаточно большой процент яиц, остающихся таким образом на субстрате, а не попадающих на дно водоема в толщу вязкого ила или песка. Яйца, попавшие на дно водоема, можно считать выключенными из процесса передачи возбудителя, так как моллюски *Codiella* находятся в донном иле только в неактивном состоянии с закрытой крышечкой.

Для моделирования характера распределения яиц в водных биоценозах и получения количественных критериев, определяющих заражаемость моллюсков и степень их участия в циркуляции возбудителей, важно именно соотношение яиц, задерживающихся на субстратах (с одной стороны) и оказавшихся в донном субстрате (с другой стороны). Разумеется, в природных биоценозах факторы, оказывающие влияние на процессы распределения яиц, гораздо разнообразнее, чем в условиях лабораторных экспериментов, в связи с чем, следующим этапом работы явилась проверка выдвинутой гипотезы в модельных природных водоемах.

7.4. Метод определения жизнеспособности яиц *O. felineus*, основанный на выходе мирацидиев

Определение жизнеспособности яиц *Opisthorchis felineus* необходимо при изучении сроков их выживаемости в окружающей среде, а также при изучении инфраструктуры мирацидия и паразито-хозяинных взаимоотношений в системе моллюск–трематода.

Вместе с тем разработка надежного способа определения жизнеспособности яиц описторхисов — методически трудная задача, так как мирацидии этих трематод выходят из яиц не во внешней среде, а непосредственно в организме первого промежуточного хозяина.

На основании имевшихся способов, основанных на замещении красителей (Дроздов, 1956, 1962) или применении фазового контраста с использованием суперконденсора (Базитов, 1964), можно было лишь косвенно судить о жизнеспособности яиц гельминта. В них не учитывалась степень зрелости личинок и их способность к активному выходу из яиц. Это же относилось к идентификации жизнеспособных яиц по ряду внутренних морфологических признаков (Кривенко, 1979, 1981). С помощью всех перечисленных способов можно было идентифицировать *живые*, но *нежизнеспособные* яйца гельминта, т.е. содержащие полностью сформированного мирацидия, способного к активному выходу из яйца и продолжению развития в организме моллюска — первого промежуточного хозяина. Следует также отметить субъективность этих способов, что существенно влияет на стабильность получаемых результатов.

Иногда можно наблюдать живых мирацидиев *O. felineus*, вышедших из яиц, находящихся в воде при незначительном ее нагревании, однако при этом выходят из яиц лишь единичные личинки; массового выхода мирацидиев с помощью одного лишь этого приема получить никогда не удается.

Известно, что у разных видов трематод стимулирующим эффектом для выхода мирацидиев из яиц обладают такие физико-химические раздражители, как резкое повышение температуры, световой раздражитель, изменение концентрации азота, дефицит кислорода в воде и др. (Гинецинская, 1968). Особое значение для вылупления мирацидиев имеет и pH среды (Mattes, 1926).

Разработанный нами способ определения жизнеспособности яиц описторхисов основан на физико-химической активации железы вылупления мирацидия и стимулировании двигательной активности личинки, что приводит к открыванию крышечки яйца и активному выходу мирацидиев (Герман, Беэр, 1983, 1984а, б; Герман, 1988);

Стимуляция выхода мирацидиев происходит при воздействии на яйца гельминта специально созданной реакционной среды в сочетании с рядом последовательных приемов: создания перепада температур, подсушивания взвеси яиц, создания слабого тока жидкости в исследуемой капле, которые позволяют осуществлять массовый выход мирацидиев из яиц, их последующую фиксацию и окрашивание, облегчающие подсчет.

Метод с самого начала разрабатывался как количественный, дающий стабильные, надежные результаты внутри определенных выборок. Основу метода составляют следующие последовательные приемы.

Взвесь яиц в воде (отстоянной водопроводной) предварительно охлаждают до температуры 10–12 °С. Все последующие операции осуществляются при комнатной температуре 18–22 °С.

В центрифужную пробирку вносят 1 каплю (примерно 0,05 мл) взвеси, содержащую 100–400 яиц гельминта (меньшее их число может повлиять на репрезентативность получаемых результатов, а большее затрудняет подсчет). Пробирку ставят в штатив на 5–10 мин. За это время все яйца успевают опуститься на дно. Затем полоской фильтровальной бумаги осторожно отсасывают излишек воды (вода должна быть удалена полностью) и в пробирку с подсушенными таким образом яйцами добавляют 2 капли среды, в которой происходит выход мирацидиев.

Среду готовят на 0,05 М трис-HCl буфере в оптимальных режимах pH 8,0–9,5 (рис. 25, *А*). В буфер добавляют до 10–13% этанола (рис.25, *Б*) и краситель (сафранин, фуксин, метиленовый синий и т.д.) до слабого окрашивания жидкости, например, для сафранина его конечная концентрация должна быть 1 : 50 000. Можно использовать и другой буфер, работающий в щелочных пределах pH, например, 0,05 М фосфатный (pH 8,5). Было показано, что при использовании 0,5 М трис-HCl и фосфатного буферов при pH 8,5 при прочих равных условиях разница в показателях при определении жизнеспособности яиц в одной и той же выборке оказалась недостоверной.

После добавления среды пробирку встряхивают, содержимое пипеткой переносят на предметное стекло и оставляют на 5–10 мин, слегка покачивая. Эта операция, позволяющая создать слабые токи жидкости в исследуемой капле, имеет весьма существенное значение (рис. 26). Легкое механическое воздействие на яйца гельминта в реакционной среде (возможно, имитирующее перистальтику в кишечнике моллюска) позволяет значительно увеличить выход мирацидиев из яиц.

После этой операции к взвеси добавляют еще 2 капли среды и затем препарат микроскопируют под обычным световым микроскопом при 20-кратном увеличении.

За это время, у яиц гельминта, содержащих жизнеспособных личинок, открываются крышечки, и мирацидии активно выходят в среду. Благодаря наличию в ней этанола, мирацидии через 3–5 мин обездвиживаются и затем прокрашиваются с помощью находящегося в среде красителя. При этом их легко можно обнаружить и подсчитать при микроскопировании.

Метод прост в исполнении, для проведения всех операций (без подсчета мирацидиев) требует 15–25 мин и применим для оценки жизнеспособности яиц *O. felineus* и *C. sinensis*. Достоинством метода является и то, что на основании двигательной активности мирацидиев можно с достаточной уверенностью судить и об их инвазионной способности.

Метод был нами испытан на яйцах *O. felineus,* полученных из гельминтов при вскрытии спонтанно инвазированных кошек в очагах описторхоза в Томской области России и Сумской области Украины. В общей сложности метод испытан более

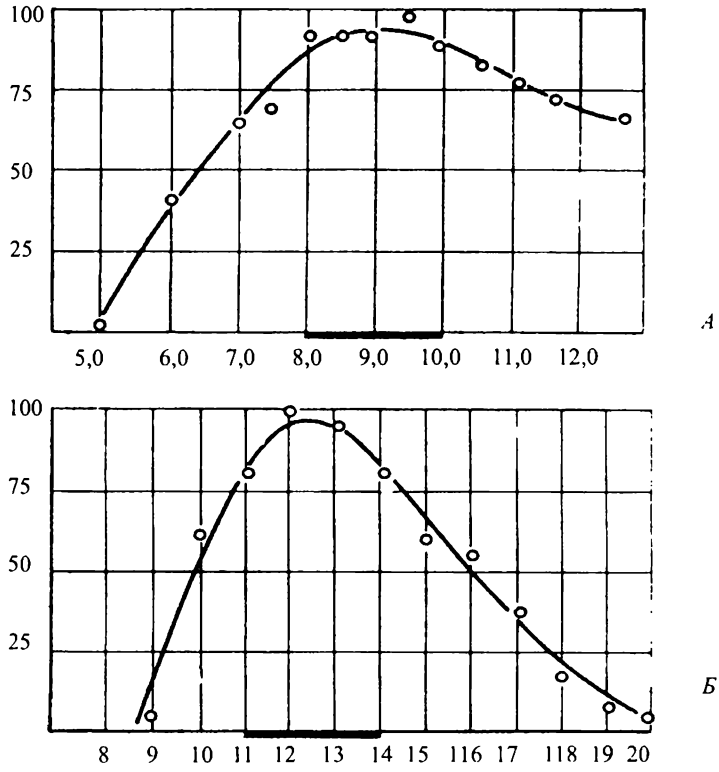


Рис. 25. Зависимость выхода мирацидиев *O. felineus* из яиц в экспериментальных условиях от pH среды (*А*) и концентрации этанола (*Б*).
А — по оси абсцисс — pH среды (концентрация этанола 12 %); по оси ординат — выход мирацидиев (в %); *Б* — по оси абсцисс — концентрация этанола (в %). При pH среды 9,5; по оси ординат — выход мирацидиев (в %).

чем на 17000 яйцах гельминта, которые разные сроки (от нескольких суток до 19 месяцев) и при различных температурах (от 0 до 25 °С) содержались в воде.

Часто в экспериментах по изучению выживаемости яиц описторхисов в различных объектах окружающей среды или длительности их выживания в воде водоемов, содержащих моллюсков — промежуточных хозяев, используют яйца, получаемые при препарировании матки гельминтов. Однако при этом далеко не всегда учитывается степень зрелости яиц в разных отделах матки, что неизбежно приводит к существенным искажениям получаемых результатов. Данные, приведенные в табл. 7, свидетельствуют о наличии существенных различий в жизнеспособности яиц, получаемых из различных отделов матки гельминтов.

Максимальное количество (до 80%) зрелых жизнеспособных яиц содержится в области устья матки, однако при необходимости получить большое число яиц из ограниченного числа гельминтов для проведения серии опытов по их выживаемости можно извлекать яйца из передней трети матки. Перед закладкой проб для опре-

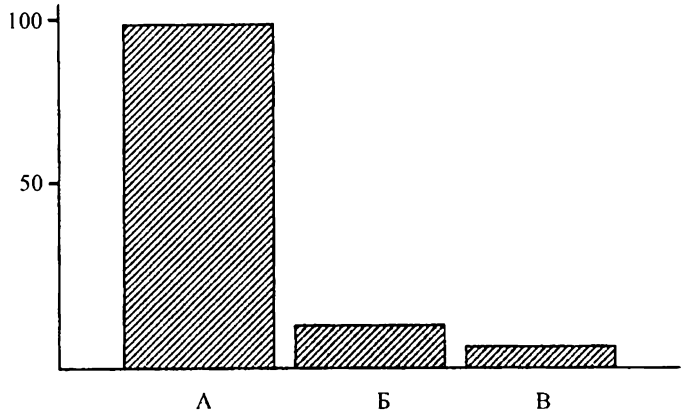


Рис. 26. Влияние механического воздействия в сочетании с реакционной средой на выход мирацидиев из яиц *O. felineus*.
А — механическое воздействие + реакционная среда в оптимальных параметрах; Б — механическое воздействие без реакционной среды (в воде); В — реакционная среда без механического воздействия; по оси ординат — то же, что на рис.25.

деления выживаемости следует определить исходную жизнеспособность яиц в используемой выборке и уже затем сопоставлять получаемые результаты с этими первоначальными данными.

При апробации метода, нами было установлено, что жизнеспособность яиц описторхисов сохраняется более 18 мес. Очевидно, она может превышать 2 года, учитывая, что через 18 мес. в культуре сохраняется свыше 30% жизнеспособных яиц.

Отметим, что культура яиц из Томской области, сохранявшаяся при температуре 5–6 °С, на 7-м месяце хранения подвергалась промораживанию в течение 2 суток

Таблица 7. Жизнеспособность яиц *O. felineus*, определенная для разных выборок.

Отделы матки гельминта	Длительность хранения культуры яиц	Т хранения культуры яиц, °С	Число исследованных проб	Среднее число яиц в пробе	Общее число исследованных яиц	Жизнеспособноть, %
Устье	10 сут.	12	5	400	2000	75,0±0,8
Передняя 1/3	10 сут.	12	14	400	5600	44,0±0,7
Передняя 1/2	10 сут.	12	5	300	1500	35,2±0,5
Передние 2/3	10 сут.	12	11	400	4400	23,3±1,4
Вся матка	10 сут.	12	3	300	900	7,8±0,6
Задняя 1/3	10 сут.	12	3	200	600	0
Передняя 1/2*	18 мес.	5,6	4	300	1200	12,8±0,7
Передняя 1/2**	18 мес.	5,6	3	300	900	14,3±1,0

* Яйца описторхисов получены из Томской области; на 7-м месяце хранения подверглись промораживанию в течение 2 суток при температуре минус 5 °С.
** Яйца описторхисов получены из Сумской области Украины.

при температуре минус 5 °С. Это показывает, что жизнеспособность яиц описторхисов сохраняется при непродолжительном (а возможно, и более длительном) промораживании при малых минусовых температурах, что увеличивает вероятность сохранения их жизнеспособности в зимнее время в водоемах.

При определении жизнеспособности яиц *O. felineus*, обычно используют яйца, получаемые в результате препарирования маток гельминтов, извлеченных из инвазированных кошек, хомяков и т.д. При этом обязательно следует соблюдать чистоту выборки. Если не принимать во внимание различия в степени зрелости яиц в разных отделах матки гельминта, можно получить существенно искаженные результаты. Например, жизнеспособность яиц из устья матки максимальна и достигает 85% и более, в то время как у яиц, извлеченных из всей матки (без дифференциации на отделы), она не превышает 10%. Задняя половина матки вообще не содержит зрелых яиц.

Для практических целей, когда требуется получить большое число яиц из ограниченного числа гельминтов, например, для проведения экспериментов по выживаемости яиц в различных объектах внешней среды, можно извлекать яйца из передней трети матки. При этом их жизнеспособность, как правило, находится в пределах 35–55%. Перед закладкой проб следует определить исходную жизнеспособность яиц в конкретной исследуемой выборке и затем уже сопоставлять получаемые результаты с этими первоначальными данными.

7.5. Элиминационные потенциалы биоценозов по отношению к свободноживущим фазам развития *O. felineus*

Проблема оценки роли водных биоценозов в элиминации свободноживущих фаз развития трематод, поступающих во внешнюю среду от инвазированных дефинитивных и первых промежуточных хозяев, имеет большое значение с точки зрения понимания процессов саморегуляции численности гидробионтов в водных экосистемах и прежде всего — прогнозирования темпов восстановления объемов элиминационных потенциалов биоценозов при различных экологических нарушениях, вызываемых вмешательством человека (нефтегазодобыча, гидростроительство, лесосплав, строительство коммуникаций, использование всевозможных пестицидов и удобрений и т.д.). В общих чертах проблема сводится к необходимости проведения предварительных экологических экспертиз с использованием паразитологических показателей, предшествующих вмешательству человека в водные экосистемы.

Прежде чем вмешиваться в конкретный биоценоз, мы должны пытаться ответить на вопрос: как он сам справляется с теми задачами, которые мы пытаемся решать при помощи каких-либо активных и часто далеко не безопасных для окружающей среда средств (применения разнообразных моллюскицидов, овицидов, лярвицидов и т.д.), и что произойдет, если мы выключим отработанный длительным временем механизм регуляции численности основных сочленов биоценоза?

Решение этого принципиального вопроса нам представляется куда более важным, чем разработка пусть даже очень эффективного и дешевого способа вмешательства в биоценоз с целью выклинивания интересующего нас объекта.

Работая над проблемой поиска путей профилактики описторхоза в природном звене развития возбудителя, мы изучали возможности большой группы видов беспозвоночных гидробионтов (обычных сочленов фауны естественных малых эвтрофных пойменных водоемов бассейна средней Оби) элиминировать яйца (с содержащимися в них мирацидиями) и церкарий возбудителя описторхоза (Кривенко и др., 1988; Стругова и др., 1989, 1990, 1991; Беэр, 1991; Стругова, 1991; Стругова, Беэр, 1991). Был разработан надежный способ определения жизнеспособности яиц *O. felineus*, основанный на физико-химической стимуляции вылупления мирацидиев в искусственных средах (Герман, Беэр, 1984; Герман и др., 1986). Были изучены морфофункциональные особенности внешней оболочки яиц описторхид, способствующие удерживанию яиц на определенных субстратах (Беэр и др., 1991; Бисариева и др., 1991), и особенности заражаемости моллюсков *Codiella* в разных условиях (Герман, 1988). Обо всем этом идет речь в соответствующих разделах нашей книги.

Имея эту необходимую информацию, мы проанализировали степень элиминируемости свободноживущих фаз развития описторхиса в природных водоемах. Мы попытались также ответить на вопрос: каково примерное соотношение инвазионного материала (яиц *O. felineus*), "достающихся" в биоценозах специфическим промежуточным хозяевам — моллюскам, и "приходящихся" на долю прочих беспозвоночных гидробионтов.

Все расчеты были выполнены на основании результатов полевых исследований и лабораторных экспериментов. Полевые исследования проведены А.А.Струговой в Тура-Пышмынском междуречье (Тюменская обл.) на примере трех модельных водоемов — пойменных малых озер: Приказчиково, Петровское и Сосновское. Необходимые методы лабораторных и полевых исследований подробно описаны в перечисленных публикациях. Подчеркнем, что при определении элиминационных потенциалов каждого вида гидробионтов по отношению к яйцам (мирацидиям) *O. felineus*, учитывались два основных показателя: число съеденных (1) и число утративших при этом жизнеспособность (2) яиц. Для церкарий достаточно было одного показателя — попадания в организм беспозвоночного, т.к. при любом пути элиминации это гарантировало гибель личинки.

Были выявлены основные пути элиминации яиц и церкарий *O. felineus*: трофический, импрегнальный (попадание в фекальные сумки элиминаторов, длительно не разрушающиеся в воде и игнорируемые моллюсками *Codiella)*, и пенетральный (для церкарий *O. felineus,* при их внедрении в тело элиминатора) (рис. 27).

Оценивая элиминационные потенциалы водных биоценозов, мы постулировали ряд моментов: 1 — все яйца возбудителя, поступающие в конкретный водоем от всех возможных инвазированных О. *felineus* изоорганизмов — дефинитивных хозяев, проходят сквозь "фильтр" гидробионтов, составляющих планктон, нектобентос и бентос биоценоза. При этом часть яиц оседает на зеленой массе водных растений, каком-либо другом твердом субстрате или заиливается в донном грунте; 2 — не все гидробионты способны элиминировать яйца одинаково эффективно,

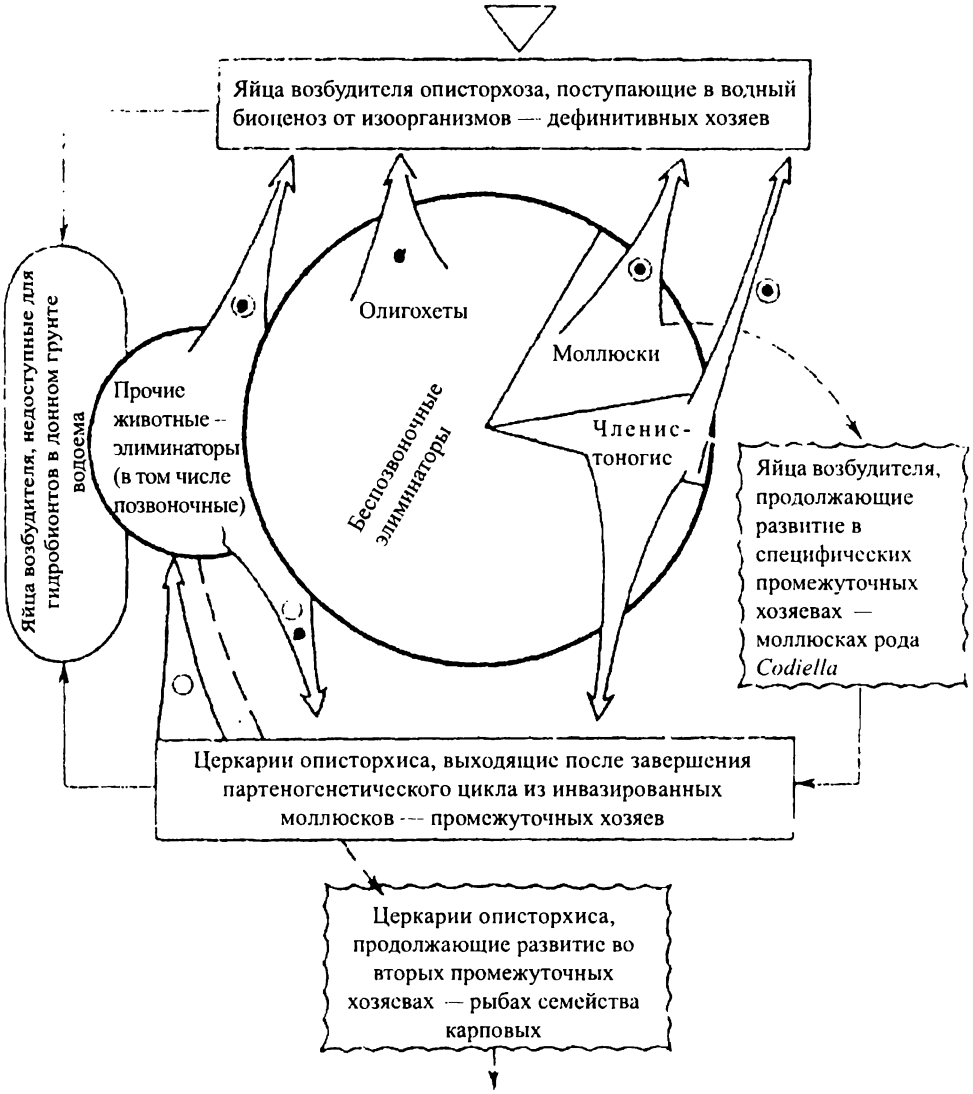


Рис. 27. Схема элиминационных процессов регулирующих численность свободноживущих фаз развития *Opisthorchis felineus*.
• — трофический путь элиминации, ⊙ — трофический + импрегнальный путь элиминации, ○ пенетральный путь элиминации.

некоторые (например, *Lymnaea stagnalis*) ведут себя не только как элиминаторы, но и как диссеминаторы, способные распространять жизнеспособные яйца возбудителя; 3 — определенная часть жизнеспособных яиц возбудителя "достается" на долю моллюсков — промежуточных хозяев О. *felineus* и получает возможность продолжать развитие. Исследования позволили заключить:

1. По расчетам, на учитываемых территориях (на поверхности грунта и в глубине до 10 см исследуемых прибрежных 4-метровых зон модельных водоемов) в весенний период содержится не менее 38 млн яиц *O. felineus,* К осени их число возрастает по меньшей мере в 10 раз.

2. Общее число яиц *O. felineus*, которые потенциально могут быть элиминированы за сутки всеми гидробионтами (с учетом их минимальной и максимальной численности в модельных водоемах и среднего элиминационного потенциала в расчете на одного элиминатора в 1 сутки), составляет от 700 до 5340 млн, т.е. в 18–140 раз больше того количества яиц, которое в начале летнего сезона содержится в учитываемых биоценозах.

В среднем один беспозвоночный гидробионт потребляет в сутки около 530 мг пищи. Средняя биомасса яиц *O. felineus* (которые при этом могут быть элиминированы тем же гидробионтом) соотносится с общим объемом потребляемой пищи как 1 : 300, т.е. гидробионтам "достается" яиц примерно в 300 раз меньше по сравнению с тем количеством, которое они потенциально могут элиминировать (не 700–5340 млн, а 2,5–18 млн).

За 120 суток (со второй половины мая по вторую половину сентября, т.е. в период наиболее активной жизни гидробионтов), они, таким образом, в состоянии элиминировать от 305 до 2200 млн яиц *O. felineus*. Реально за этот же срок в водоемах накапливается около 400 млн яиц возбудителя и, как можно видеть, все они, в принципе, могут быть элиминированы гидробионтами.

3. Основная потенциальная элиминационная нагрузка (в отношении яиц описторхиса) среди учтенных гидробионтов в основном ложится на олигохет (около 90%) и в значительно меньшей степени — на моллюсков и членистоногих.

4. Численность моллюсков — промежуточных хозяев *O. felineus* — в модельных водоемах составляла от 0,4 до 4,4% (в среднем 2,4%) от общей численности учтенных гидробионтов. Средняя инвазированность моллюсков ларвальными формами *O. felineus* была 2,2±0,5%

5. В зараженных *Codiella* могут развиваться (без опасения гибели инвазированных особей) не более 20 яиц (мирацидиев) *O. felineus.* Гиперинвазированные моллюски элиминируются (Герман, 1988). В наших расчетах число продолжающих развитие яиц описторхиса составляло примерно 0,01% от числа яиц, оказывающихся за весенне–осенний период в модельных водоемах.

6. Первые промежуточные хозяева *O. felineus* с включенным механизмом клеточного иммунитета продолжают эффективно выполнять роль трофического элиминатора яиц *O. felineus.* Высокая элиминационная эффективность *Codiella* обеспечивается строением их радулярного аппарата, экологическими особенностями (преимущественным обитанием их как активных скоблильщиков на листьях водных растений, где контакт с яйцами описторхиса высоко вероятен) и морфофункциональными особенностями скорлупово-оперкулярной оболочки яиц *O. felineus* способствующими удерживанию яиц на растительных субстратах (Беэр и др., 1991). Кроме этого, та часть яиц, которая не утратила жизнеспособность в организме моллюсков, оказывается импрегнированной в их фекальные сумки, длительно не разру-

шающиеся в водной среде. Постепенно яйца погибают и оказываются выключенными из дальнейшего оборота инвазии.

7. Учитывая, что существует низкий порог числа яиц (мирацидиев) возбудителя, которые в организме моллюсков — промежуточных хозяев могут продолжать развитие (как мы отмечали, превышение этого порога увеличивает вероятность гибели моллюсков), того числа яиц, которые достаются *Codiella* (остаются не элиминированными), вполне достаточно для того, чтобы интенсивность инвазии моллюсков поддерживалась на высоком и более или менее постоянном уровне. Иными словами, элиминационный пресс в биоценозах практически не влияет на уровень интенсивности инвазии первых промежуточных хозяев партенитами *O. felineus*.

В то же время элиминационный пресс оказывает существенное влияние на степень экстенсивности инвазии моллюсков. При малом числе яиц в водоемах вероятность контактов с ними моллюсков резко уменьшается. С большой долей уверенности можно считать, что именно элиминационный пресс определяет низкий уровень экстенсивности инвазии моллюсков, который реально наблюдается в природных водоемах (менее 1% в среднем по всем очагам описторхоза в России; около 2,5% в гиперэндемичных очагах среднего Приобья и около 2% — в наших модельных водоемах). Это предположение мы подтвердили двумя экспериментами.

Моллюсков *Codiella* дозированно заражали яйцами *O. felineus* (со "своих" очаговых территорий с целью избежания поправок на гетерогенность популяций хозяев и паразитов по степени совместимости) в аквариумах без присутствия гидробионтов. В среднем (по вариантам опытов с материалом из Татарстана и Тюменской обл.) инвазированность моллюсков в конце эксперимента составляла 83,2±1,2%.

8. Моллюски — первые промежуточные хозяева возбудителя описторхоза были сознательно включены в эксперимент по заражению яйцами *O. felineus*. Кроме них (в 500-литровом аквариуме со слоем донного ила и водными растениями) присутствовали еще 12 видов беспозвоночных гидробионтов (легочные и переднежаберные моллюски, олигохеты, членистоногие), проявившие высокую элиминационную активность в предварительных экспериментах по отношению к яйцам *O. felineus* (табл. 8). Численность каждого вида гидробионта в эксперименте соответствовала средней плотности популяций в природных водоемах. С учетом смертности *Codiella* в конце эксперимента, их инвазированность *O. felineus* составила 17,8%.

Результаты подтверждают предположение о том, что именно элиминационный пресс естественных водных биоценозов оказывает решающее влияние на низкий уровень инвазированности первых промежуточных хозяев *O. felineus* в природных водоемах.

9. Оценивая элиминационную активность учтенных гидробионтов по отношению к церкариям *O. felineus*, отметим, что за 1 час они в совокупности способны элиминировать около 60 тыс. церкарий. За 3 недели (период массового выхода из инвазированных моллюсков в середине лета) это число составляет не менее 31,5 млн, т.е. около 70% от их общего расчетного количества в модельных водоемах. Церкарии *O. felineus* являются хорошим пищевым объектом (в отличие от яиц возбудителя) для многих активных хищников гидробиоценоза и к тому же, могут элиминироваться путем активного внедрения в тело животного (пенетральный способ элими-

нации). Даже учитывая то обстоятельство, что в середине летнего сезона в модельных водоемах присутствуют церкарии не только *O. felineus,* но и других трематод, мы полагаем, что цифра 70% церкарий *O. felineus,* элиминируемых беспозвоночными гидробионтами, близка к истине. Общая схема элиминационных процессов, участвующих в регуляции численности свободноживущих жизненных форм *O. felineus,* показана на рис. 27.

В заключение этого раздела представим ситуацию, при которой элиминационный пресс по отношению к свободноживущим жизненным формам *O. felineus* отсутствовал бы. Даже с учетом поправок на исходную (высокую, но не 100%) жизнеспособность яиц возбудителя, возможность их заиливания в грунте и т.д., при отсутствии ово-элиминаторов на долю первых промежуточных хозяев *O. felineus* приходилось бы не 0,01% яиц от их общего количества, поступающего в водоемы, а, по крайней мере, 16%, т.е. почти в 2000 раз больше.

Такого количества яиц было бы достаточно для того, чтобы инвазированность *Codiella* в популяциях приближалась к максимуму, а не составляла примерно 1%, что фактически наблюдается в природе (редкие исключения были нами описаны и объяснялись перенасыщенностью водоемов яйцами *O. felineus*, благодаря их непосредственной близости к источникам инвазии и бедностью фауны гидробионтов). Соответственно в 20–40 раз увеличилась бы и численность инвазированных моллюсков, пропорционально увеличивая риск заражения вторых промежуточных хозяев — рыб семейства карповых, а затем и дефинитивных хозяев, в том числе и человека.

Таблица 8. Плотность популяций и элиминационной способности беспозвоночных гидробионтон по отношению к свободноживущм фазам развития возбудителя описторхоза.

Виды гидробионтов	Плотности популяций (экз/м^2; экз/м^1)	Число элиминированных одним экз. гидробионта	
		яиц описторхиса за 1 сутки	церкарий описторхиса за 1 час
Моллюски			
1. *Bithynia tentaculata* L.*	76,6 ± 12,8	855,5 ± 43,1	
2. *Codiella troscheli* Paasch.*	49,7 ± 13,9	796 ± 54,4	
3. *Lymnaea stagnalis* L.	12,5 ± 3,1	422 ± 71,7	
4. *Planorbarius corneus* L.*	16 ± 4,8	420 ± 48,7	
5. *Sphaerium corneum* L.	107,5 ± 20,1	101,1± 67,3	
6. *Valvata piscinalis* Muller. *	12,5 ± 4,5	236,4 ± 56,7	
7. *Planorbis planorbis* L.*	22,2 ± 3,3	149,3 ± 25,2	
8. *Anisus vortex* L.*	8,4 ± 2,2	177,6 ± 15,8	
9. *Lymnaea auricularia* L.*	3,2 ± 0,9	179,9 ± 38,3	
10. *Physa fontinalis* L.	57,5 ± 11,1	96,4 ± 4,7	
11. *Lymnaea ovata* Drapsn.	3 ± 1	46,6 ± 3,9	
12. *Viviparus contectus* Millet.	15,4 ± 3,4	98,5 ± 2,8	

Таблица 8 (продолжение).

Виды гидробионтов	Плотности популяций (экз/м²; экз/м³)	Число элиминированных одним экз. гидробионта	
		яиц описторхиса за 1 сутки	церкарий описторхиса за 1 час
Олигохеты			
13. *Limnodrilus udekemianus* Clap.*	270 ± 80	1075 ± 30	
14. *L. hoffmeisteri* Clap.	260 ± 80	970 ± 28	
15. *Slavina appendiculata* (d'Udek.)	230 ± 78,3	1340,8 ± 50,4	
16. *Nais variabilis* Piquet	175,8 ± 54,4	1007,6 ± 40,7	
17. *Uncinais uncinata* Oersted.	178 ± 55	934,5 ± 24,5	
18. *Aelosoma hemprichi* Ehrenberg.	230 ± 65	980 ± 25,5	
19. *Pristina aequiseta* Bourne.*	175,5 ± 42,5	1440,8 ± 58,6	
20. *Tubifex tubifex* Muller. *	156 ± 40	973,6 ± 30	
21. *Lumbriculus variegatus* Muller.*	270 ± 70	660 ± 31	
22. *Ilyodrillus hammonietisis* (Mich.)	270 ± 70	640 ± 31	
Членистоногие:ракообразные и личинки водных насекомых			
23. *Gammarus lacustris* Sars.	9,3 ± 2,3	90,2 ± 12,7	4,1 ± 1,8
24. *Apus* sp.	15,5 ± 4,2	24,1 ± 5,1	
25. *Daphnia longispima* O. F. M.	150 ± 24	1,3 ± 1,3	
26. *Sida crystallina* O. F. M.	250 ± 38	1,3 ± 0,2	
27. *Eucyclops macruroides* Lill.	200 ± 35	20,9 ± 1,2	
28. *Mesocyclops crassus* Fischer.	250 ± 38	13,9 ± 0,9	
29. *Chironomus plumosus* L.*	15,4 ± 2,5	24,6 ± 9,5	18,9 ± 3,3
30. *Phryganea bipunctata* Retz.	2 ± 0,8	6,7 ± 0,9	
31. *Agrypnia pagenata* Curtis	3,5 ± 1,1	6,8 ± 0,8	
32. *Limnophilus rhombicus* L.	3 ± 1	7,7 ± 1	
33. *L. flavicornis* Fischer.	3,6 ± 1,2	9,4 ± 0,9	
34. *Erythromma viridulum* Charpent.	5,1 ± 1,2	128,3 ± 28,2	
35. *Somatochlora metallica* V. d. Lind.	5,9 ± 1,3	118,8 ± 25,4	
36. *Ischnura elegans* L.	3,2 ± 1,2	22,3 ± 1,8	
37. *I. pumilio* Charpenter.	4,3 ± 1,5	15,0 ± 1,2	
38. *Coenagrion vernale* Hagen.	7,1 ± 2,2	6,7 ± 0,9	
39. *Aeschna cyanea* Muller.	4 ± 1,5	3,2 ±1,2	
40. *Cloeon dipterum* L.	6,1 ± 1,8	8 ± 2,2	
41. C. *simile* Eaton.	4,6 ± 1,5	8,6 ± 2,2	
42. C. *horaria* L.	7,7 ± 1,8	8 ± 2	
43. *Baetis vernus* Curtis.	6,5 ± 1,8	10,5 ± 2,5	

Примечание. Звездочкой (*) отмечены виды гидробионтов, включенные во второй эксперимент по заражаемости *Codiella* яйцами *O. felineus* (объяснения в тексте).

8. Закономерности и механизмы регуляции взаимоотношений трематод и моллюсков

8.1. Регуляция взаимоотношений трематод и моллюсков

Спектр эволюционно отобранных, специфических хозяев паразита обычно включает лишь ничтожно малое число организмов, обитающих в биоценозе. Это является результатом действия двух основных "фильтров": первый исключает виды, которые не способны к встрече и контакту с инвазионной стадией паразита; второй исключает виды, защитные барьеры которых не могут быть преодолены паразитом (Combes, 1990, 1995). По мнению Комба (Combes, 1990), в тех случаях, когда заражение происходит активной свободноживущей фазой развития паразита можно говорить и о третьем промежуточном "распознавательном фильтре". В эволюции трематод он играет особенно значимую роль, ввиду того, что промежуточные хозяева заражаются именно свободноживущими фазами развития паразита.

Как известно, специфичность "паразит-хозяин" у трематод и их промежуточных хозяев — моллюсков чрезвычайно высока. Согласно Райту: "взаимоотношения между партенитами трематод и их хозяевами настолько существенны, а штаммово-расовые различия настолько велики, что развитие очередных фаз трематод может и не происходить даже у видов моллюсков — специфических промежуточных хозяев" (Wright, 1966).

Можно полагать, что паразито-хозяинные взаимоотношения в звене: "*специфические, высоко совместимые моллюски – трематоды*", значительно уменьшают степень вирулентности паразита, проявляющуюся на популяционном уровне по отношению к "своему" хозяину. Согласно мнению эволюционистов-паразитологов, рассматривающих эволюцию паразитов как идущую в сторону "уменьшения вредоносности для своих хозяев", это особенно проявляется в тех случаях, когда хозяин необходим для передачи возбудителя (Bull, 1994).

Вместе с тем, вне зависимости от эволюционно выработанной воспримчивости или резистентности к трематодам, первые промежуточные хозяева должны обладать неким "набором" взаимодополняющих защитных механизмов, который препятствовал бы гиперинвазированию моллюсков, что, как правило, несовместимо с их жизнью. Совершенно ясно, что при этом погибали бы и сами паразиты, поэтому, скорее всего, в процессе эволюции и они играли не последнюю роль в выработке механизмов, защищающих моллюсков от гиперинвазий.

Таким образом, рассматривая механизмы толерантности и защиты, регулирующие взаимоотношения моллюсков с трематодами, мы включаем в поле зрения как бы две взаимосвязанные проблемы:

1 — различия в совместимости популяций хозяев и паразитов, определяющие вирулентность последних;

2 — защитные реакции моллюсков, предотвращающие их гиперинвазирование, что вело бы к гибели, как самих хозяев, так и паразитов.

Результаты исследований последних 30 лет, в основном проводившиеся по шистосоматидам и описторхидам (по другим семействам трематод их было значительно меньше), свидетельствуют о существовании значительных различий в степени инвазивности внутривидовых группировок трематод. Не менее серьезные различия в восприимчивости к изолятам возбудителей обнаруживаются и среди внутривидовых группировок моллюсков – промежуточных хозяев. Оба фактора в совокупности создают в природе сложную картину взаимоотношений в звене моллюск – трематода, проявляющуюся в территориальной мозаике разносовместимых популяций паразитов и их хозяев.

Многочисленные исследования взаимоотношений трематод и их первых промежуточных хозяев, проводимые в разных регионах мира, убеждают в том, что популяции моллюсков демонстрируют низкую восприимчивость к "чужим" штаммам паразитов. Это вполне можно считать закономерностью, которая, однако, проявляется не всегда однозначно, поскольку моллюски, живущие там же, где циркулирует такой-то штамм паразита, не всегда более восприимчивы к нему, чем особи из удаленных популяций (Chin-Tsong Lo, 1972; Frandsen, 1979; Беэр, Герман, 1987; Герман, Беэр,1987). Иными словами, различная способность трематод инвазировать промежуточных хозяев не всегда является следствием только совместимости или несовместимости хозяина и паразита. На процесс заражения и последующее развитие партенит могут оказывать влияние многие абиотические факторы: температура воды, повышение её солености и общей минерализации, увеличение мутности, изменение pH (Anderson, May, 1979; Christensen et al.,1979); имеют значение возраст моллюсков (Chernin, Antolics, 1975) и их физиологическое состояние (Richards, 1977).

Сдерживающая роль факторов внешней среды, в принципе, хорошо известна, они всегда "могут вмешаться" в процессы заражения моллюсков и развития партенит, однако здесь мы их не рассматриваем за исключением одного аспекта: выработанная в процессе микроэволюции совместимость различных рас (демов) моллюсков и трематод может нарушаться под воздействием изменяющихся факторов среды. К трематодным инвазиям, при этом, может развиться временная резистентность, или "псевдорезистентность" (Ruff, Vamaguchi, 1973; Lie, Heyneman, 1979). Заметим, что "настоящая резистентность" моллюсков к трематодам проявляется, как известно, на видовом уровне, она врожденна, генетически детерминирована и, как правило, не зависит от изменяющихся средовых факторов (Newton, 1954; Basch, 1976).

Считаем нужным определить своё отношение к часто встречающемуся в паразитологической литературе определению: *резистентная популяция* таких-то хозяев... Популяции (в данном случае, моллюсков) не могут быть целиком резистентными (как, впрочем, и целиком восприимчивыми) к инвазии. В них могут быть определенные соотношения резистентных и восприимчивых особей. Когда мы говорим о "резистентной популяции", мы просто имеем в виду, что резистентные к заражению особи в ней преобладают.

Мы разделяем мнение В.Л. Контримавичуса (1982), отметившего факт того, что наиболее стабильные популяции хозяев не обладают полной резистентностью к паразитам, что позволяет популяциям хозяев вырабатывать новые адаптации. Групповой отбор должен препятствовать формированию повышенной устойчивости.

С нашей точки зрения, резистентность к заражению трематодами скорее всего не является положительным фактором в жизнедеятельности моллюсков и эволюция в направлении формирования и стойкого функционирования "резистентных популяций", по-видимому, не идет. Сохраняется некое динамичное равновесие, в результате которого более жизнеспособными оказываются моллюски "в меру зараженные" слабовирулентными штаммами возбудителей.

Показателен такой пример: с помощью тестирования с последующей селекцией были получены расы моллюсков *Biomphalaria glabrata* с генетически различной восприимчивостью к *Schistosoma mansoni* (Richards, 1975). Затем были отобраны устойчивые к заражению расы моллюсков с целью их использования в биоборьбе с шистосомозом на стадии промежуточного хозяина возбудителя. Предполагалось, что устойчивые к заражению моллюски, как более жизнеспособные, в конце концов вытеснят в популяциях моллюсков восприимчивых к инвазии. Оказалось однако, что всё происходит как раз наоборот, и гораздо более высокую жизнеспособность проявляют именно инвазированные моллюски: они, получая ряд преимуществ от паразитов (прежде всего, стимуляторы роста), "задают тон" в популяциях, выживают сами и как бы "программируют" общую восприимчивость популяций к трематодам (Rollinson, Anderson, 1984).

Исследовалась возможность подавления резистентности у моллюсков. Например, было установлено, что *S. mansoni* и *Paryphostomum segregatum* могут подавлять иммунитет, приобретенный у моллюсков *B. glabrata* по отношению к трематодам *Echinostoma lindoense*. Приобретенная резистентность *B. glabrata* к одному из штаммов *S. mansoni* снималась предварительным заражением моллюсков мирацидиями *E. lindoense*, облученных гамма-изотопами. Развившиеся из таких мирацидиев спороцисты вызывали резкое снижение резистентности моллюсков к заражению *S. mansoni* (Lie, Heyneman, 1979).

До сих пор мы рассматривали различные качественные и количественные формы совместимости как факторы, ответственные за формирование круга хозяев паразитов и, в известной степени, определяющие "объемы зараженных частей популяций" моллюсков. Однако защитные механизмы выступают и как регуляторы численности паразитов в организме хозяина, препятствуя его гиперинвазированию.

Рассмотрим механизмы клеточного иммунитета моллюсков. На примере виноградной улитки (*Helix vulgaris*) было продемонстрировано, что при воспалительной реакции, вызванной незначительной механической травмой, происходит усиленный выброс в циркулирующую кровь малодифференцированных клеток, способных к пролиферации и блокированию очага воспаления (Ильинская, 1983). Этот достаточно сложный процесс протекает в два этапа: 1 — пролиферация амебоцитов; 2 — миграция клеток из крови в очаг воспаления.

Аналогично развиваются защитные клеточные реакции у моллюсков и в ответ на травмы, образуемые проникающими мирацидиями, которые вначале окружаются

амебоцитами, затем фибробластоподобными клетками, а в итоге — быстро инкапсулируются или разрушаются (Tripp, 1970; Kinoti, 1971; Basch, 1976; Lie, Heyneman et al., 1979; Bayne, et al.,1980; Rivera-Marrero, 1985; Michelson, 1986; и др.).

Было установлено, что состав поверхностных полипептидов гемоцитов весьма различен у устойчивых и восприимчивых к инвазиям моллюсков (Coustau, 1994). По мнению автора, это имеет значение в объяснении механизма защитных клеточных реакций.

Известно, что мирацидии, выходящие из яиц в водной среде (опыты проводились на шистосомах), внедряются как в восприимчивых, так и в резистентных моллюсков (Richards, 1977; Lo Verde, 1978). Однако у резистентных хозяев в первые же часы после заражения следует оборонительный ответ в виде клеточной реакции на инвазию: в одних случаях хозяин полностью разрушает паразита, в других, инкапсулированный паразит способен образовать спороцисту, но церкарии не формируются.

Несколько ранее был установлен очень важный факт, свидетельствующий о том, что в ответе моллюсков на инвазию участвуют не только клеточные факторы, но и белки плазмы — гемагглютинины, специфичность которых различна у разных рас моллюсков. По мнению Хейнемана с соавторами (Heyneman et al., 1971), это и лежит в основе различий в восприимчивости моллюсков к трематодам.

Плазменные факторы восприимчивых рас моллюсков, адсорбируемые спороцистами, дают им возможность избегать "распознавания" хозяином. Было показано, что мирацидии и спороцисты связываются агглютининами из плазмы моллюсков. На тегументе развивающейся спороцисты имеются специфические рецепторы, которые распознаются гемагглютининами плазмы резистентного хозяина. Благодаря образованию гемагглютининового "мостика" становится возможной инкапсуляция паразита гемоцитами.

Бэйн с соавторами (Bayne et al., 1980) показали, что факторы, обеспечивающие высокое сродство с паразитом, продуцируются самими гемоцитами моллюсков. Позднее (Adema, et al., 1994), было обнаружено, что гемоциты моллюсков оказывают цитотоксическое воздействие на трематод посредством реактивных кислородных радикалов. Эта активность, как и у фагоцитов млекопитающих во время "респираторного взрыва", зависит от NADPH-оксидазы. В опытах с *L. stagnalis* материнские спороцисты *Trichobilharzia ocellata* (паразиты, специфические для этого вида моллюсков) и *Schistosoma mansoni* (неспецифические паразиты) индуцировали гемоцитами моллюсков продукцию реактивных кислородных радикалов, однако генерирование их летальных концентраций было различным у специфических и неспецифических паразитов. В результате, *S. mansoni* инкапсулировались и уничтожались гемоциами моллюсков, а *T. ocellata* — нет.

Принципиальная схема и результаты опытов in vitro по расшифровке механизмов иммунного ответа моллюсков воздействующего на спороцисты трематод показана на рис. 28.

Гибель спороцист в моллюсках (эксперименты проводились на *S. mansoni* и моллюсках рода *Biomphalaria*), по-видимому, может происходить под влиянием как клеточных, так и гуморальных факторов (Reis, et al. 1995), например при введении

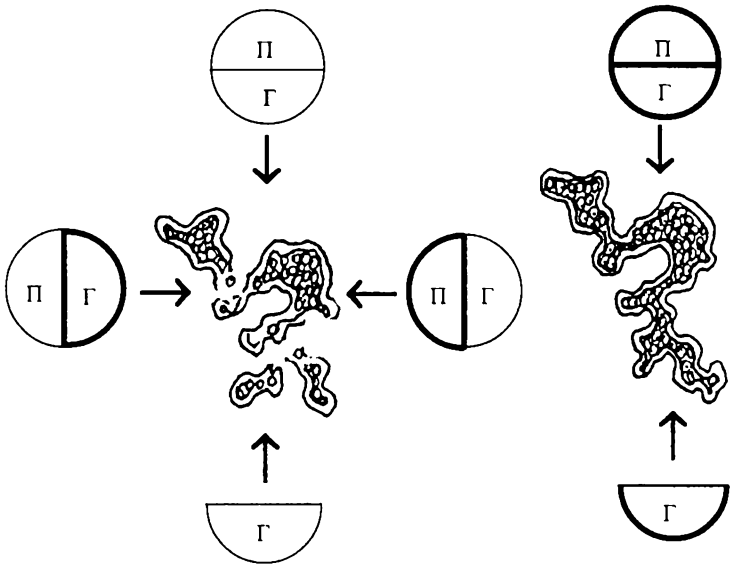


Рис. 28. Принципиальная схема механизмов иммунного ответа первого промежуточного хозяина на спороцисту паразита. П — плазма, Г— гемоциты: жирная линия — от восприимчивого моллюска, тонкая линия - -- от резистентного моллюска; 1— спороциста разрушается, спороциста не разрушается.

моллюскам, зараженным *S. mansoni*, гемолимфы от моллюсков того же вида, зараженных другим видом шистосом, клеточной реакции не наблюдалось, и авторы считают, что гибель спороцист в данном случае была обусловлена только гуморальными факторами.

В последние годы было показано, что у естественно зараженных разными трематодами моллюсков *Biomphalaria tenagophila* из природных популяций наблюдается устойчивость к повторным заражениям мирацидиями шистосом. Отметим как важный факт то обстоятельство, что блокировка мирацидиев осуществлялась на стадии их внедрения в моллюска. Клеточные факторы (амебоциты) при этом, скорее всего, не "вступали в игру" и не вызывали разрушений уже сформированных (во время предшествующего заражения) спороцист (Balan et al., 1993).

Исследуя закономерности распределения трематод в переднежаберных моллюсках рода *Codiella* — первых промежуточных хозяевах *Opisthorchis felineus*, на территории Среднего Приобья, мы выявили паразитарную сукцессию партенит трематод семейств Opisthorchidae и Lecithodendriidae, которые закономерно меняли друг друга в многолетней динамике (Беэр, 1997; Беэр, Герман, 2000). Сущность этого явления будет показана далее в разделе "Паразитарная сукцессия партенит", здесь же мы хотим подчеркнуть, что причинами сукцессии, помимо эколого-этологических факторов, определяющих характер пространственного распределения промежуточных хозяев и личинок трематод в биоценозах, и специфики заражения моллюсков мирацидиями трематод различных семейств (выходящими в одних случаях — во внешней

среде, а в других — в кишечнике моллюсков), являются также и быстро развивающиеся (в ответ на первичное заражение) защитные реакции моллюсков, блокирующие реинвазии.

На основании полученных результатов, нами была обоснована гипотеза "*двойной защиты*" моллюсков от гиперинвазий: во первых — непосредственно после "первичной атаки мирацидиев", и во вторых — при реинвазиях.

Скорее всего, роль клеточных и гуморальных иммунных факторов в сдерживании инвазии моллюсков рода *Codiella* такая же, как и у прочих моллюсков при заражении их разными видами трематод. Вместе с тем, прямых экспериментальных доказательств воздействия гуморальных факторов мы, в данном случае, не имеем и поэтому будем считать нижеприведенные факты следствием проявления неспецифического клеточного иммунитета.

Степень иммунитета у моллюсков и продолжительность его действия, на наш взгляд, зависят от ряда причин: 1 — степени совместимости конкретных видов трематод с моллюсками – хозяевами; 2 — числа внедряющихся мирацидиев; 3 — способов их внедрения в организм моллюсков (то есть: "из воды водоема", или "из кишечника моллюска").

Наши эксперименты по "приживаемости" спороцист *O. felineus* у *C. inflata* при их первичном заражении и последующих (через 1 и 2 суток) реинвазиях выявили принципиальные расхождения расчетного и фактического числа спороцист в конце эксперимента у реинвазируемых моллюсков. Число фактически обнаруженных через 15 суток спороцист в каждом моллюске было примерно в 3 раза меньше расчетного (табл. 9).

Это свидетельствует о быстром формировании у моллюсков иммунных ответов на "первичную атаку мирацидиев". Продолжительность периода невосприимчивости, в течение которого повторное заражение моллюсков оказывается невозможным, составляет, по нашим оценкам, около 3 недель, после чего моллюски вновь оказываются восприимчивы к заражению *O. felineus*.

У моллюсков рода *Codiella* диапазон изменения степени иммунитета, индуцированного *O. felineus*, по нашим данным, находится в интервале, обусловленном внедрением от 1 (что чаще всего и происходит) до 15–20 мирацидиев. Одновременное внедрение большего их числа, как показали наши эксперименты, нарушает толерантность моллюсков по отношению к трематодам, приводит к их гиперинвазированию и в конечном итоге — к гибели.

Объясним здесь, что именно мы понимаем под "гиперинвазированием" моллюсков трематодами. Отметим при этом, что в природе чрезвычайно мала вероятность заражения моллюска одновременно (до включения факторов иммунной защиты) несколькими, выходящими в *ВОДЕ* (например, у шистосоматид) мирацидиями. Что касается вероятности заражения моллюсков одновременно несколькими мирацидиями, выходящими в *КИШЕЧНИКЕ моллюска* (например, у описторхид), то здесь она (т.е. вероятность встреч с пропагативными стадиями возбудителя) значительно выше, т.к. моллюск может обнаружить и съесть сразу "гроздь яиц", которые (например, у семейства Opisthorchidae) способны удерживаться на субстрате в силу характерных морфологических особенностей строения их внешних оболочек

Таблица 9. Формирование (приживаемость) спороцист *O. felineus* после первичного и повторных экспериментальных заражений моллюсков рода *Codiella*.

Варианты экспериментов (*)	Число моллюсков в опыте (**)	Число яиц возбудителя в пересчете на 1 моллюска	Расчетное число спороцист через 15 суток после первичного заражения (в расчете на 1 моллюска)	Фактическое число спороцист через 15 суток после первичного заражения в расчете на 1 моллюска из 10 оставшихся после каждого варианта эксперимента
Первичное заражение	30	20–30	20–30	18,3 ± 2,4
Повторное заражение через 1 сутки после первичного	20 из 30	20·30	40–60	28,4 ± 3,8
Повторное заражение через 2 суток после первичного	10 из 20	20–30	60–90	24,5 ± 3,2

(*) — В эксперимент были включены моллюски из популяций, восприимчивых к заражению *O. felineus*.

(**) — Первоначально заражалось 30 моллюсков; через 1 сутки из 30 отбирались 20 и заражались повторно; затем (через 2 суток) из 20 отбирались 10 и заражались в 3-й раз. В конце эксперимента каждый вариант содержал по 10 моллюсков инвазированных: одно-, дву- и трехкратно.

(Беэр и др.,1991). Именно поэтому, во-первых, "порог толерантности" для таких трематод у моллюсков в процессе эволюции должен был сформироваться на более высоком уровне, а во-вторых, параллельно у моллюсков создавались физиологические защитные механизмы блокирующие перэнтеральные реинвазии.

Об участии физиологических механизмов, блокирующих реинвазии (по крайней мере это справедливо для *Codiella* с которыми мы экспериментировали), свидетельствуют наши результаты, полученные при подсчетах числа пустых скорлупок (мирацидии вышли) и целых (с невышедшими мирацидиями) яиц *O. felineus* в фекальных сумках моллюсков, спустя определенное время после их первичных экспериментальных заражений. При повторных заражениях (через 2,4,10, суток после первичного), в фекальных сумках моллюсков достоверно меньше обнаруживались пустые скорлупки яиц описторхиса и напротив, в большем количестве — целые, нераскрывшиеся яйца, что свидетельствует о блокировке выхода мирацидиев из яиц в кишечнике моллюсков (табл. 10). Мы не можем до конца объяснить механизм этого явления, однако полученные результаты свидетельствуют о проявлении в данном случае уже не иммунного, а совсем другого, возможно не менее сложного механизма, связанного с изменением физиологического состояния моллюска и проявляющегося в нарушении химизма среды кишечника.

Ранее нами было установлено решающее значение в активации железы выпупления и выходе мирацидиев *O. felineus* и *Dicrocoelium lanceatum* в кишечниках моллюсков строго определенных диапазонов pH энтеральной среды (Герман, Беэр,

Таблица 10. Блокировка выхода мирацидиев *O. felineus* в кишечнике *Codiella* при повторных экспериментальных заражениях.

Варианты экспериментов (*)	Число яиц описторхиса при заражении (в расчете на 1 моллюска)	Исследование фекальных сумок моллюсков через 3–4 часа после заражения	
		число пустых скорлупок (мерецидии вышли)	число целых нераскрывшихся яиц
Первая партия			
Первичное заражение	15–20	13,2 ± 2,2	1,5 ± 1,4
Повторное заражение			
– через 48 часов после первичного	15–20	2,2 ± 1,6	14,8 ± 2,0
– через 4 суток после первичного	15–20	0	12,5 ± 2,5
– через 10 суток после первичного	15–20	1,5 ± 1,5	13,2 ± 2,5
– через 20 суток после первичного	15–20	5,2 ± 2,2	9,4 ± 4,4
Вторая партия			
Первичное заражение	около 300	162,5 ± 12,2	10,3 ± 3,3
Повторное заражение			
– через 48 часов после первичного	около 300	18,2 ± 2,2	132,3 ± 16,4
– через 10 суток после первичного	около 300	26,5 ± 6,5	154,5 ± 17,5
Последующие заражения (через 20 суток) оказались невозможными из-за начавшейся массовой гибели моллюсков	–		–

* В эксперимент были включены моллюски из популяций, восприимчивых к заражению *O. felineus.*

1984, 1987). Изменение её химизма может вызываться болезненной реакцией моллюска, инициированной его первичной трематодной инвазией. Примерно через 20–25 суток моллюск как бы "выздоравливает", среда кишечника нормализуется, и мирацидии вновь получают возможность активно выходить из яиц и инвазировать моллюска.

Однако при этом вновь приобретают решающее значение иммунные механизмы защиты... и так далее, в циклическом режиме. Таким образом, у моллюсков в зараженной части популяции практически постоянно в течение активного периода их жизни оказывается "включенным" комплекс переменно действующих защитных механизмов

На стадии первичного заражения организм моллюска как бы "защищается от атаки" уже вышедших из яиц мирацидиев, индуцируя механизм амебоцитоза (возможно и гуморального иммунитета), а при повторных заражениях, он, уже как бы "защищается от катастрофического обилия" начавших партеногенетичское размно-

жение паразитов, индуцируя физиологический механизм блокировки выхода мирацидиев в кишечнике моллюсков.

Описанный механизм (до нас он не был известен, во всяком случае мы не нашли упоминаний о нём в литературе), скорее всего имеет одинаковое значение для тех *разных* групп трематод, у которых выход мирацидиев происходит не во внешней среде, а в кишечнике моллюсков. Именно поэтому он "работает" при блокировке заражения моллюсков Lecithodendriidae, уже зараженных Opisthorchidae и наоборот.

Эффективность внедрения мирацидиев, выходящих из яиц во внешней среде (например, у шистосоматид), в меньшей степени зависит от обсуждаемых механизмов, хотя и здесь зависимость их внедрения от болезненных реакций моллюсков, индуцированных первичным заражением, не исключается. Тем не менее, однако, очевидно, что для блокировки проникновения в организм хозяев мирацидиев таких трематод будут прежде всего иметь значение реакции моллюсков, защищающие от проникновения мирацидиев через покровный эпителий (Kinoti, 1971).

Вполне возможно, что роль защитных барьеров здесь могут играть и другие, пока мало исследованные, механизмы, например, замещение "аттрактантной" по отношению к мирацидиям, среды в непосредственной близости от поверхности тела моллюска (т.е. в зоне высокой концентрации стимулянта) на "репеллентную".

Косвенно об этом могут свидетельствовать многочисленные данные, полученные на моделях жизненных циклов шистосом (Зеля, 1984). В частности известно, что при попадании мирацидиев в зону химического влияния моллюска–хозяина, поведение личинок определяется хемочувствительностью, природа которой объясняется либо хемотаксисом (способностью мирацидиев ориентироваться в направлении стимулятора), либо хемоклинокинезом (интенсивным, но ненаправленным движением мирацидиев) в ответ на химические раздражители, выделяемые моллюсками (Fraenkel, Gunn, 1961). Скорее всего, на ориентацию мирацидиев оказывают влияние как количественные, так и качественные градиенты стимула (Roberts, et al., 1979).

8.2. Некоторые закономерности распределения трематод в моллюсках

Нами были исследованы некоторые закономерности распределения партенит трематод разных семейств в молюсках рода *Codiella* на территории России (Томская, Тюменская, Курганская, Новосибирская, Свердловская, Московская области, Красноярский край), Белоруссии (Гродненская, Брестская, Минская области) и Украины (Сумская, Полтавская, Черниговская, Черкасская, Херсонская области) — т.е. на значительной части ареала *O. felineus*.

Была сравнительно оценена частота встречаемости одиночных и множественных заражений; дана качественная характеристика состава полинвазий, выявлена

(на территории Среднего Приобья) и охарактеризована паразитарная сукцессия партенит, закономерно меняющаяся в многолетней динамике, причинами которой являются: 1 — эколого-этологические факторы, влияющие на характер пространственного распределения промежуточных хозяев; 2 — специфика заражения моллюсков различными группами трематод; 3 — быстро развивающиеся (в ответ на первичное заражение) защитные реакции моллюсков.

Переднежаберные моллюски рода *Codiella* являются, как известно, основными первыми промежуточными хозяевами *O. felineus*. В сотнях публикаций обсуждается зараженность моллюсков только *O. felineus*, или точнее, только описторхидами, поскольку под диагнозом "*O. felineus*" очень часто скрывается некорректное определение плавникогребенчатых церкарий, которые могут относиться как к другим видам рода *Opisthorchis*, так и к другим родам семейства Opisthorchidae. На такие мысли, прежде всего, наводят приводимые многими авторами высокие процентные показатели пораженности моллюсков. В то же время, закономерности распределения встречающегося в моллюсках рода *Codiella* всего комплекса трематод (по крайней мере, 4–5 семейств) оставались неизученными.

Работая почти 30 лет по проблеме описторхоза, мы накопили огромный и во многом уникальный материал, относительно особенностей распределения партенит трематод разных семейств в популяциях *Codiella*, который почти не публиковался.

На двух модельных территориях: в пойме р. Оби (Каргасокский район, Томская область) и пойме левого притока Днепра — р. Ворскла (Великописаревский р-н, Сумская область Украины) исследования проводились в многолетней динамике.

8.3. Сравнительная инвазированность моллюсков партенитами трематод разных семейств на территориях Европы и Западной Сибири

Оценивая в целом различия в распределении партенит трематод разных семейств в популяциях *Codiella* на территориях Европы и Западной Сибири, отметим следующее.

1. Территории Европы (Украина, Московская область, Белоруссия) и Западная Сибирь достоверно различаются по инвазированности *Codiella* партенитами трематод всех встреченных семейств; в целом по Сибири она в 4 раза меньше, чем на Европейских территориях (7 и 29% соответственно).

2. На модельных территориях Западной Сибири и Украины, общая инвазированность партенитами трематод разных семейств имеет незначительные годичные колебания (не различающиеся статистически в многолетней динамике), однако она

достоверно различается территориально: в Сибири общая инвазированность в 6 раз меньше, чем на Украине.

3. Максимальная инвазированность *Codiella* партенитами трематод в Западной Сибири (22,1%) была отмечена нами в 1974 г., в Каргасокском р-не Томской области (семейство Opisthorchidae); на Украине (56,0%) — в 1985 г., в Миргородском р-не Полтавской области (семейства Lecithodendriidae и Notocotilidae).

4. Состав трематодофауны Codiella в бассейнах Оби и Днепра в целом сходен, однако видовые и количественные соотношения трематод разных семейств в моллюсках из Приобья и Приднепровья различны. В Приобье наиболее часто встречаются трематоды семейства Opisthorchidae и Lecithodendriidae, значительно реже — Cyathocotylidae и Notocotylidae, единично — Monorchidae. В Приднепровье в моллюсках *Codiella* наиболее часто встречаются Lecithodendriidae и Cyathocotylidae, достоверно реже — Notocotylidae, Opisthorchidae, Psilostomidae, единично — Echynochasmidae.

5. Общая зараженность *Codiella* Московской области (междуречье рек Оки и Москвы) составляет 24,9±3,5%; в г. Москве — не превышает 20% (семейства Lecithodendriidae, Notocotylidae, Opisthorchidae).

Отметим резкий рост численности за последние 20 лет, моллюсков родов *Codiella* и *Bithynia* во внутренних водоемах г. Москвы. За период с 1976 по 1996 гг. по нашим данным, число водоемов, содержащих в своих биоценозах популяции разной плотности *Codiella*, увеличилось почти в 100 раз. Не исключено, что причина этого явления кроется в резком росте (регистрируемом в этот же период в г. Москве) численности утиных птиц, которые, как известно, могут способствовать пассивной миграции мелких гастропод. В связи с этим, возрос риск заражения моллюсков (и последующих ксенорганизмов дополнительных и дефинитивных хозяев) описторхидами, способными вызывать заболевания (описторхоз, меторхоз) человека и животных.

Множественные инвазии

Двойные инвазии *Codiella* трематодами разных семейств встречаются в 0,6; тройные — в 0,002% случаев (в целом на всех исследованных территориях); т.е. двойные инвазии встречаются, в среднем, на 1, а тройные — на 3 порядка реже одиночных (по отношению к числу моллюсков с одиночными инвазиями).

В целом по Обь-Иртышскому и Днепровскому бассейнам за период 1971–1989 гг. (при исследовании более 89 тыс. экз. *Codiella*) нами было выявлено 589 моллюсков с двойными инвазиями трематодами разных семейств. Соотношение полиинвазий, показано в табл. 11.

Обращаем внимание на то, что среди двойных инвазий преобладают пары, состоящие из трематод, у одних из которых, яйца съедаются моллюсками и мирацидии выходят в кишечнике, а у других мирацидии выходят в воде и проникают в организм моллюсков через покровный эпителий. Такие "смешанные" по способам заражения пары в бассейнах Оби и Днепра составляют почти 80% от общего числа выявленых двойных инвазий табл. 12.

Таблица 11. Соотношение одиночных, двойных и тройных инвазий *Codiella* трематодами на территориях Западной Сибири (бассейн Оби) и Украины (бассейн Днепра).

Территории	Общее число исследованных моллюсков	Одиночные инвазии число / %	Двойные инвазии (*)	Двойные инвазии (*)
"Сибирь" Обь-Иртышский бассейн	55462	3893 / 7,0	28 / 0,05 / 0,7	3 / 0,005 / 0,07
"Украина" Днеровский бассейн	33580	9203 / 27,4	561 / 1,6 / 6,2	2 / 0,002 / 0,02
В целом по двум речным бассейнам	89042	13650 / 15,3	589 / 0,2 / 4,3	5 / 0,005 / 0,03

(*) Верхние процентные значения — по отношению к общему числу исследованных моллюсков; нижние — по отношению к числу моллюсков с одиночными инвазиями *O. felineus*.

Таблица 12. Состав двойных инвазий трематодами разных семейств моллюсков рода *Codiella* в Обь-Ирышском и Днепровском бассейнах

Двойные инвазии. Число моллюсков с прами трематод:

ОБЬ-ИРТЫШСКИЙ БАССЕЙН	ДНЕПРОВСКИЙ БАССЕЙН
O. + C~ ---------- 15 N. + C~ ---------- 6 21 (75%) O. + L. ---------- 7 всего – 28	O. + C~ ---------- 80 N. + C~ ---------- 93 N. + P~ ---------- 142 N. + E~ ---------- 8 L. + P~ ---------- 93 L. + E~ ---------- 93 455 (81%)* O. + L. ---------- 94 N. + L. ---------- 12 106 всего – 561

O. — Opisthorchidae
L. — Lecithodendeiidae
N. — Notocotylidae
C~ — Cyathocotylidae
P~ — Psilostomidae
E~ — Echimochasmidae

(.) — яйца съедаются моллюсками, мирацидии выходят в их кишечнике;

(~) — мирацидии выходят в воде, проникают в моллюска через покровный эпителий.

(*) — число и процентное соотношение инвазированных моллюсков с двойными инвазиями в "смешанных парах": (.) + (~).

Именно различные по способам заражения моллюсков трематоды, на наш взгляд, имеют значительно больше шансов сформировать двойные инвазии и избежать воздействия защитных реакций моллюсков, механизмы которых рассматривались нами выше.

Тройные инвазии были найдены только у пяти моллюсков (0,005 % — по отношению к общему числу исследованных *Codiella*). В трех случаях они были образованы двумя видами Lecithodendeiidae и одним видом Cyathocotylidae; в двух: Opisthorchidae, Cyathocotylidae и Echimochasmidae.

Инвазии моллюсков одновременно 4; 5 и т.д. видами трематод не были встречены, и, по нашему мнению, вероятность образования таких полиинвазий ничтожно мала.

Если исходить из соотношения: 15,3% — одиночные; 4,3% — двойные; 0,03% — тройные инвазии, то вероятность формирования "четверной" полиинвазии будет на 2–3 порядка ниже тройной. Для ее обнаружения потребовалось бы исследовать выборку из не менее 10 млн экз. *Codiella*. Не исключено, что в природе вообще не существует условий, позволяющих сформироваться множественным полиинвазиям трематод в моллюсках, и такое явление оказалось бы возможным только при создании у них (под влиянием дестабилизирующих факторов антропопрессии или в условиях лабораторного эксперимента) стойкого иммунодефицита, несовместимого с жизнью моллюсков.

Приведенные данные отражают влияние экологических факторов, определяющих объемы зараженных частей популяций (которые несмотря на имеющиеся годичные колебания, более или менее постоянны для каждой из анализируемых территорий), а также влияние защитных механизмов, предотвращающих гиперинвазирование моллюсков.

Паразитарная сукцессия партенит

Это явление отмечалось нами на территории Западной Сибири. Паразитарная сукцессия проявлялась в замене инвазированности моллюсков рода *Codiella* партенитами трематод разных семейств в годичной динамике (рис. 29). Уменьшение зараженности моллюсков партенитами трематод семейства Opisthorchidaeисопровождалось увеличением зараженности трематодами семейства Lecithodendriidae и наоборот.

На модельной территории (пойменные водоемы на отрезке Оби, протяженностью 120 км в Каргасокском р-не Томской области) общая инвазированность *Codiella* партенитами трематод разных семейств в среднем за 10-летний период наблюдений составила 6,3%. В связи с этим, закономерен вопрос: каков же механизм паразитарной сукцессии, в условиях, когда более 90% особей моллюсков в популяциях свободны от инвазии трематодами, и "замены" одних видов на другие происходят в узком диапазоне общей зараженности промежуточных хозяев, при подавляющем числе "не занятых" моллюсков? Здесь, в принципе, возможны три варианта объяснений.

1. "Ёмкость" восприимчивой к заражению части популяций находится на крайне низком уровне, и в популяциях преобладают резистентные к трематодным инвазиям моллюски. Такая трактовка противоречила бы фактам, поскольку в наших лабораторных экспериментах при заражении *Codiella* "своими" (полученны-

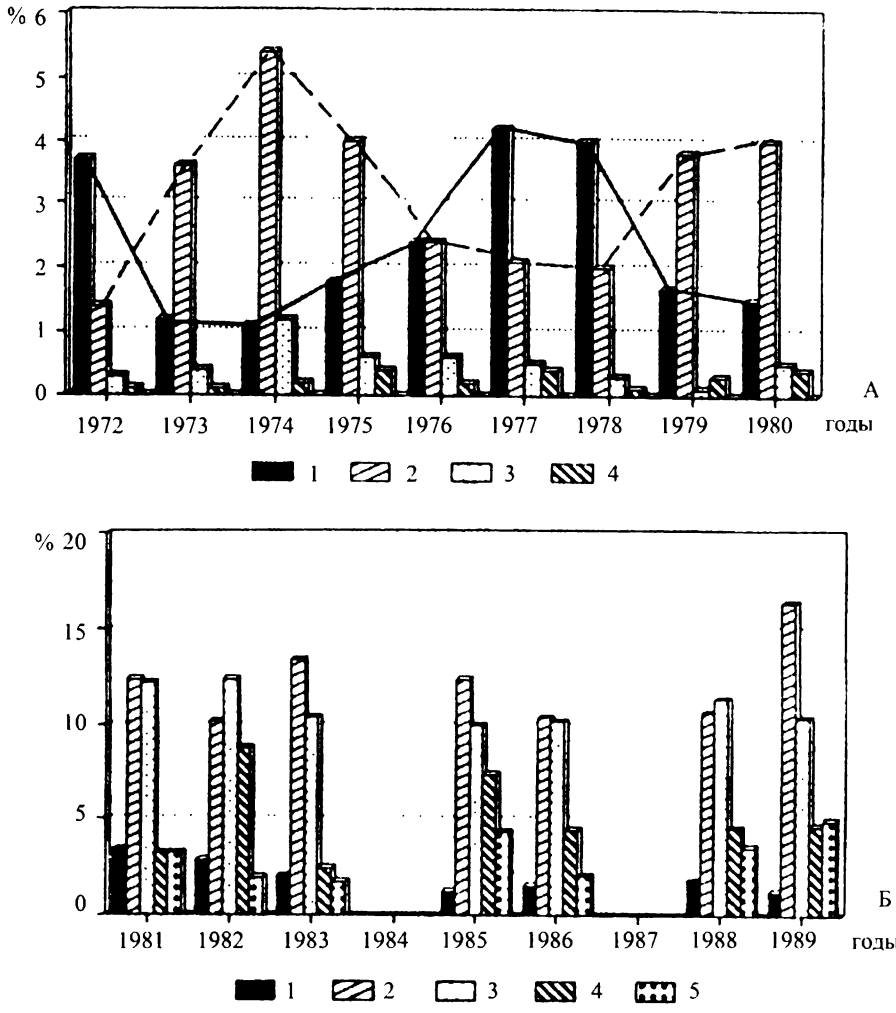


Рис. 29. Динамика инвазированности моллюсков *Codiella* в Западной Сибири (бассейн Оби) — "А" и на Украине (бассейн Днепра) — "Б". 1 — Opisthorchidae, 2 — Lecithodendriidae, 3 — Cyathocotylidae, 4 — Notocotylidae, 5 — Psilostomidae. На (А) показана сукцессия партенит Opisthorchidae и Lecithodendriidae.

ми на той же, что и моллюски, территории Приобья) жизнеспособными яйцами *O. felineus* — интактные моллюски заражались в 80–85% случаев.

2. Существует трофическая конкуренция между партенитами трематод в организме моллюска-хозяина. Такая конкуренция в принципе возможна и описана в литературе, однако мы не обнаружили ее у партенит трематод, паразитирующих в моллюсках рода*Codiella.*

3. Имеет место ход взаимосвязанных последовательных процессов: 1 — "единомоментное" (за короткий промежуток времени не превышающий 20–40 часов)

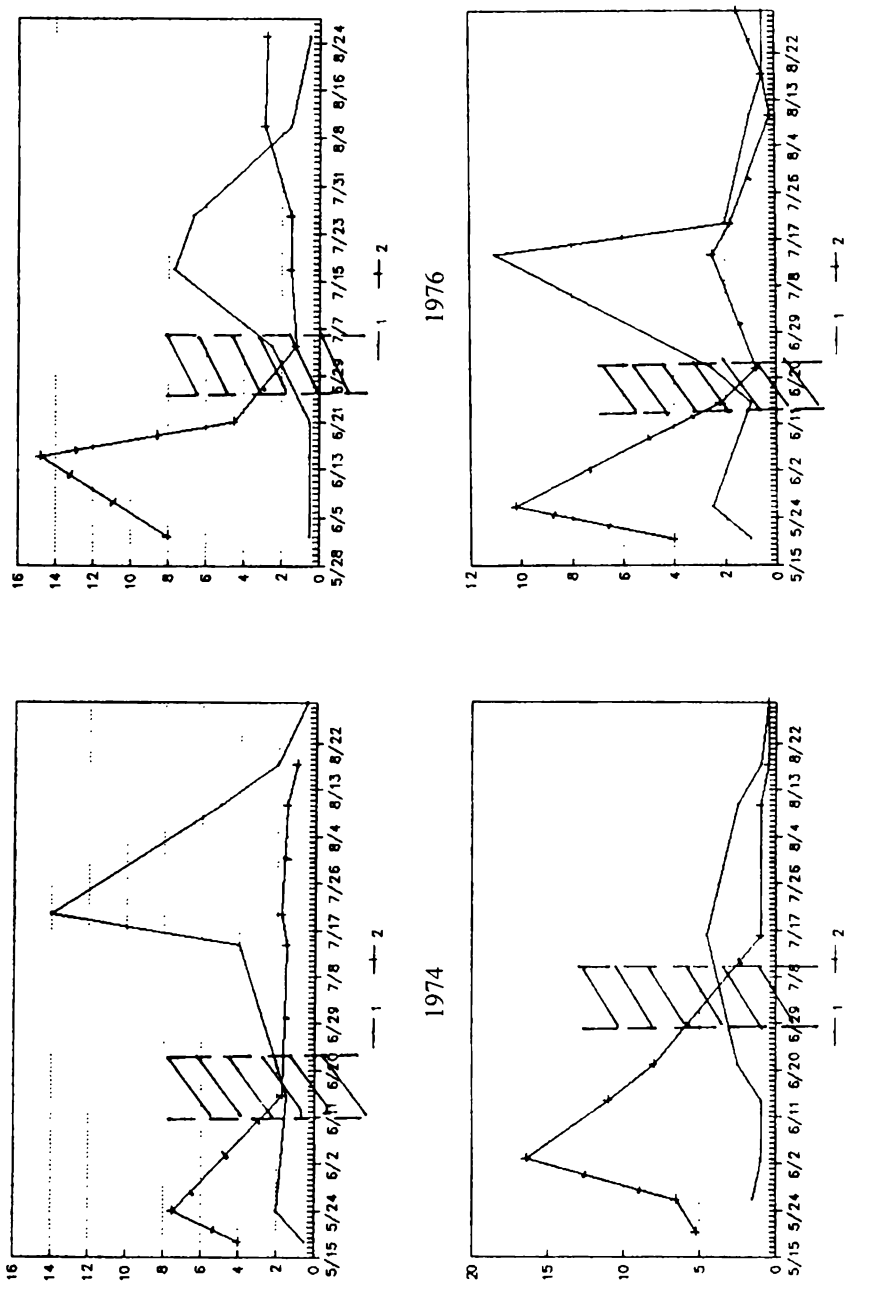


Рис. 30. Сезонная динамика инвазированности Codiella описторхидами (1) и лецитолендриидами (2) (Томская обл., бассейн Оби).

заражение моллюсков — специфических хозяев, любым ("первым попавшимся" после выхода моллюсков из состояния зимней диапаузы) видом трематод; 2 — быстро развивающиеся при этом защитные реакции, блокирующие реинвазии. На наш взгляд, такое объяснение наиболее правдоподобно.

Отметим, в связи с этим, что степень загрязненности яйцами трематод и мозаичность их распределения, различны, на разных территориях:

Так, например, в Среднем Приобье, загрязненность территории поймы Оби низкая, а мозаичность распределения инвазионного материала в конкретных водоемах, напротив, сравнительно высока. За период времени от начала активности моллюсков после зимней диапаузы до развития защитных реакций, блокирующих реинвазии, при условии низкой вероятности контакта моллюсков с инвазионным началом, они успевают заразиться каким-либо одним, обладающим наибольшей численностью на такой-то территории и наиболее распространенным в данном биоценозе, видом трематод.

Следует также подчеркнуть, что выявленная сукцессия отмечена у трематод Opisthorchidae и Lecithodendriidae, заражающих моллюсков мирацидиями, не выходящими из яиц во внешнюю среду. Существенно и то, что пики выхода церкарий описторхид и лецитодендриид в Центральном Приобье, как правило, "разведены во времени". Это может свидетельствовать о том, что заражение одними трематодами оказывается возможным после ослабления защитных реакций моллюсков, индуцированных другими трематодами (рис. 30).

В бассейне Днепра, в принципе, сохраняются те же закономерности, но, во-первых, меняется соотношение между семействами трематод, обладающими разной (высокой и низкой) численностью, а, во-вторых, за тот же короткий, "эффективный для заражения", период времени моллюски в водных биоценозах имеют возможность "получать более разнообразное меню". Это происходит как за счет мирацидиев, сохраняющихся в яйцах съедаемых моллюсками и выходящих в их кишечнике (кроме вышеназванных, отметим еще Notocotylidae), так и выходящих из яиц в воде и активно внедряющихся в моллюсков через их внешние покровы (Cyathocotylidae, Psilostomidae, Echinochasmidae).

Более высокой вероятностью контактов моллюсков с мирацидиями за короткий, "эффективный период времени" (т.е. до включения моллюсками защитных механизмов), можно объяснить гораздо более высокий уровень двойных инвазий у "украинских" *Codiella*, по сравнению с "сибирскими".

8.4. Паразито-хозяинная совместимость в аллопатрических гемипопуляциях трематод

Известно, что понятия алло- и симпатрии тесно связаны с процессами видообразования. Известно и то, что они трактуются не всегда однозначно эволюционистами имеющими дело со свободноживущими и паразитическими организмами.

Механизм видообразования, который никем не оспаривается, — это аллопатрическое видообразование: когда две популяции одного вида развиваются географически разобщенно в течение времени, достаточного для формирования их генетического разобщения. Если это длится долго — дивергенция становится настолько значительной, что популяции утрачивают способность взаимного скрещивания. Тогда они становятся самостоятельными видами, и это соответствует критерию репродуктивной изоляции.

Аллопатрическое видообразование у паразитов, в принципе, такое же, как и у их хозяев. А это значит, что при некоторых обстоятельствах может меняться состав видов паразитарной системы. Комб (Combes, 1995) обращает внимание на три принципиальные ситуации которые при этом возникают (рис. 31):

1. Видообразование и хозяев, и паразитов идёт "со сравнимыми скоростями". При этом число видов паразитов и число видов хозяев образуется в равных пропорциях;

2. Видообразование хозяев идёт более активно, чем паразитов. Если в дальнейшем образовавшиеся виды хозяев оказываются на общей территории, то их паразиты сохраняют прежний видовой состав, но в расширенном спектре хозяев.

3. Видообразование паразитов идет более активно, чем у хозяев. В этом случае, если популяции хозяев в последствии объединяются, то образовавшиеся многочисленные виды паразитов имеют хозяина одного общего вида.

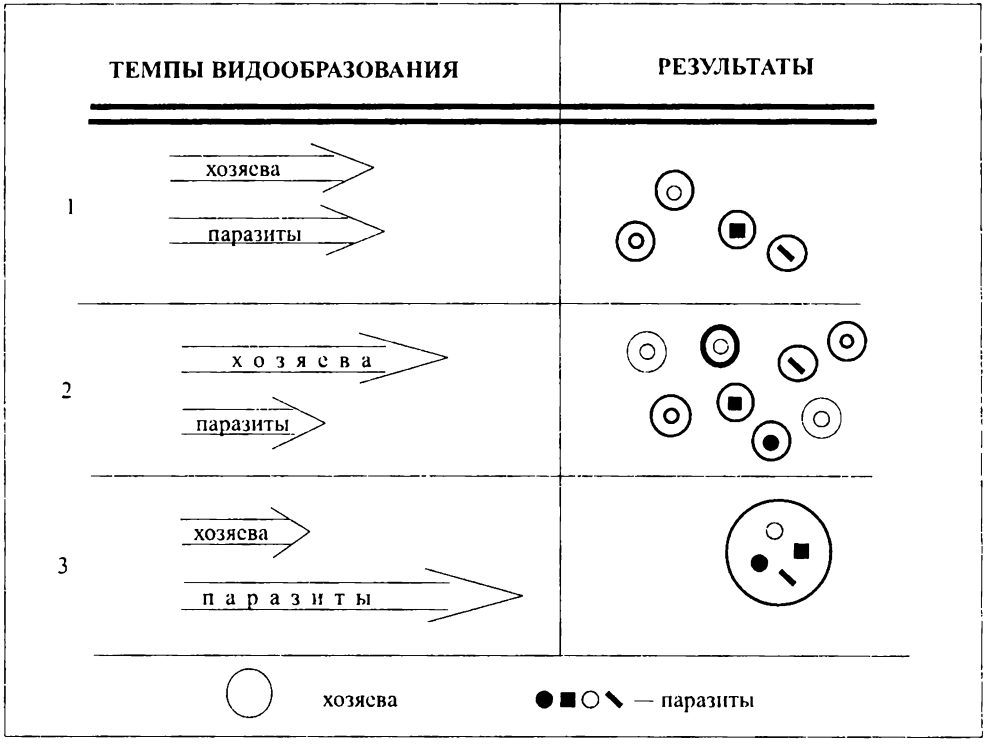


Рис. 31. Три принципиальные ситуации при аллопатрическом видообразовании.

Генетики полагают, что популяции паразитов (из-за большего числа поколений, за один и тот же период времени) должны разобщаться быстрее чем популяции хозяев. Отсюда, "3-й вариант" должен быть предпочтительным и наиболее частым.

Попробуем теперь допустить, что алло- и симпатричность популяций паразитов может иметь некую, условно говоря, "*количественную категорию*". В какой-то степени, такого мнения придерживался К.М. Завадский (1968), признавая *относительность* этих понятий и считая, что можно говорить о *большей* или *меньшей* алло- и симпатричности. Об их неопределенности говорили и другие эволюционисты, например Ривас (Rivas, 1964), да и сам К.М. Завадский в разных своих работах. Они предлагали дополнить эти определения кроме географического, еще и эколого-этологическими понятиями: син- и аллотопичности, син- и аллохроничности и, таким образом, рассматривать их уже в *комплексе территориально-экологических отношений.*

Комб и др. (Euzet, Combes, 1980; Combes, 1995), ввели дополнительное понятие аллоксеничности, которое характеризуется процессами видообразования паразитов без географической изоляции (т.е. по симпатрической схеме), например, когда имеется симпатрия в пространстве, но аллопатрия во времени (скажем, контактов паразитов с хозяевами).

Таким образом, в видообразовании паразитов (в частности, трематод) имеют место *оба процесса*: и симпатрический (внутри популяций), и аллопатрический (на территориях ареалов видов в межпопуляционном пространстве). Как мы считаем, преобладает второй.

На наш взгляд, нет сомнений в том, что популяционные различия, связанные с паразито-хозяинной совместимостью (совместимость мы рассматриваем, как один из количественных популяционных аспектов видоспецифичности), влияющие на процессы видообразования и связанные с инвазионностью, вирулентностью, восприимчивостью, проявляются, прежде всего, в далеко отстоящих друг от друга аллопатрических популяциях, в течение большого числа поколений, существовавших в виде разошедшихся географических изолятов.

Коэволюция возбудителя и хозяев и вырабатывающаяся при этом паразито-хозяинная совместимость в контуре одной популяции с одновременным отсутствием этого процесса в других популяциях, в конечном итоге, играет в дифференциации разобщенных популяций ведущую роль.

Известно, что популяции трематод — это сложные структуры, состоящие из гемипопуляций, объединяющих особей в разных фазах развития (Галактионов, 1993; Галактионов, Добровольский, 1998). Для нас важно, прежде всего, что среди этих фаз есть размножающиеся и не размножающиеся фазы.

Мы допускаем, что в процессах видообразования у трематод, сим- и аллопатричность может по-разному проявляться в *разных гемипопуляциях*. Например, у гемипопуляций марит и партенит (т.е. размножающихся поколений), эти процессы более выражены по сравнению с теми, которые идут в гемипопуляциях мирацидиев и метацеркарий. В какой-то степени, похожее толкование мы встречаем у Б.И. Лебедева (1995) при описании восьми типов видообразования паразитических организмов.

Можно полагать, что высокая паразито-хозяинная совместимость, формирующаяся в *гемипопуляциях партенит* в силу выраженной олиго- или даже моногостальности трематод ряда семейств, имеет большое значение в дифференциации их популяций. В остальных гемипопуляциях (метацеркариев, марит) часто наблюдается полигостальность хозяев без четкой биологической адаптации к конкретным видам изоорганизмов хозяев.

Причина медленно развивающейся адаптации многих трематод к дополнительным и дефинитивным хозяевам кроется именно в полигостальности на этих стадиях развития, что затрудняет стабилизацию любых признаков паразита, связанных с каким-либо одним хозяином и расширяет генетическую комбинативность вида.

На наш взгляд, именно различия, формирующиеся в аллопатрических гемипопуляциях партенит в значительной степени определяют гетерогенность "территориальной популяционной мозаики" многих трематод, имеющих широкие видовые ареалы.

У трематод на стадии развития в первых промежуточных хозяевах осуществляется дрейф генов, поскольку моллюск заражается, как правило, одним (или единичными) мирацидиями из возможных миллионов, находящихся в биоценозе и обладающих одинаковой потенциальной способностью инвазировать хозяина. При этом (в гемипопуляции партенит) резко уменьшается численность популяции паразита.

На этом этапе идёт отбор (или по Комбу (Combes, 1995) — "отфильтровывание") мирацидиев моллюском-хозяином. Мы считаем, что этот отбор является одновременно и пассивным, и активным. Пассивным, т.к. мирацидии в популяциях трематод, совместимых с хозяином, отбираются случайно, а активным, поскольку отсеиваются мирацидии из популяций, несовместимых (или слабосовместимых) с хозяином.

Рассматривая механизмы толерантности и защиты, регулирующие взаимоотношения моллюсков с трематодами (см. выше), мы выделили две взаимосвязанные проблемы: с одной стороны — регуляция различий в совместимости популяций хозяев и паразитов; с другой — формирование "круговой обороны", т.е. защитных реакций, предотвращающих гиперинвазирование моллюсков.

В соответствии с этой "второй задачей", моллюском-хозяином контролируется и количественная сторона отбора (т.е. число "отфильтрованных" особей). Механизм такого контроля кроется в функционировании различных взаимодополняющих защитных барьеров (иммунологических, физиологических, этологических), препятствующих гиперинвазированию первых промежуточных хозяев, что вело бы к неизбежной их гибели.

Таким образом, из миллионов мирацидиев определенного вида трематод, одновременно находящихся в биоценозе, в моллюсков — специфических хозяев, проникают и развиваются единицы со своим генотипом (стабилизирующий отбор). Вместе с резким сокращением численности (эффект "бутылочного горлышка") это может приводить к уменьшению полиморфизма популяций, увеличению в них числа гомозиготных особей, и сужению популяционного генетического разнообразия. Полиморфизм популяций зависит от численности мирацидиев проходящих с поло-

жительным эффектом через первого промежуточного хозяина и объёмов популяций как паразита, так и хозяев. Здесь возможны варианты: (рис. 32).

Первый, когда первые промежуточные хозяева в малой по численности популяции моллюсков заражаются одним мирацидием, причем это происходит в малой по численности популяции определенного вида трематод. При этом уменьшается полиморфизм признаков в гемипопуляциях спороцист и во всех последующих гемипопуляциях. Теоретически, полиморфизм по некоторым признакам на следующих витках спирали развития трематоды может полностью при этом исчезнуть (произойдет "огомозигочивание" популяции и закрепление в ней ряда аллелей). Скорее всего, популяция при этом теряет способность приспособления к изменяющимся условиям среды.

Второй, если первыми промежуточными хозяевами "отбирается" не один, а десятки мирацидиев (не более 15–20, т.к. при большем их числе неизбежна гибель хозяина в достаточно большой по численности популяции трематоды). Полиморфизм признаков во всех гемипопуляциях при этом остаётся неизменным, не будет выражена гомозиготность популяции. Гетеро- и гомозиготность особей в популяции будут на уровнях, определенных общими законами генетики.

Однако в природе эти два крайних варианта маловероятны, и существует нечто среднее:

Третий. Совместимый с паразитом промежуточный хозяин заражается двумя-тремя мирацидиями. В этом случае в достаточно большой по численности популяции трематод (распространенное в природе явление) полиморфизм сохраняется, но генные частоты, под действием дрейфа генов, могут подвергаться случайным флуктуациям, что вызывает периодические генетические изменения в популяции. Это может играть положительную роль в существовании популяций, в частности потому, что с большей вероятностью могут фиксироваться благоприятные (или преадаптивные) аллели или сочетания генов. Популяции становятся более динамичными в эволюционном смысле. По мнению Меттлер и Грегг (1972), это же противодействует консерватизму стабилизирующего отбора

Популяция становится более динамичной в эволюционном аспекте, что особенно важно для трематод, т.к. им постоянно нужно приспосабливаться к принципиально разным группам хозяев — ксеноорганизмов, а внутри них — к различным изоорганизмам.

По-видимому, некоторые изменения в геноме паразита могут происходить и в результате мутаций на стадиях развития партенит (скорее всего — материнских спороцист), с последующей передачей этих изменений в гемипопуляции редий и церкарий. Такая возможность нами была показана при исследовании фрагментов ДНК методом ПЦР-анализа с универсальнми праймерами на экспериментальной модели описторхиса (см. главу 12). Результаты могут свидетельствовать о достаточно серьезных генетических перестройках в геномной ДНК, происходящих на стадиях партенит. Это явление до сих пор не было известно в паразитологии, и его механизм еще предстоит исследовать. Мы сочли нужным отметить результаты эксперимента, но считаем, вместе с тем, необходимым продолжить исследования на материале "чистой линии" из различных территорий и на других видах трематод.

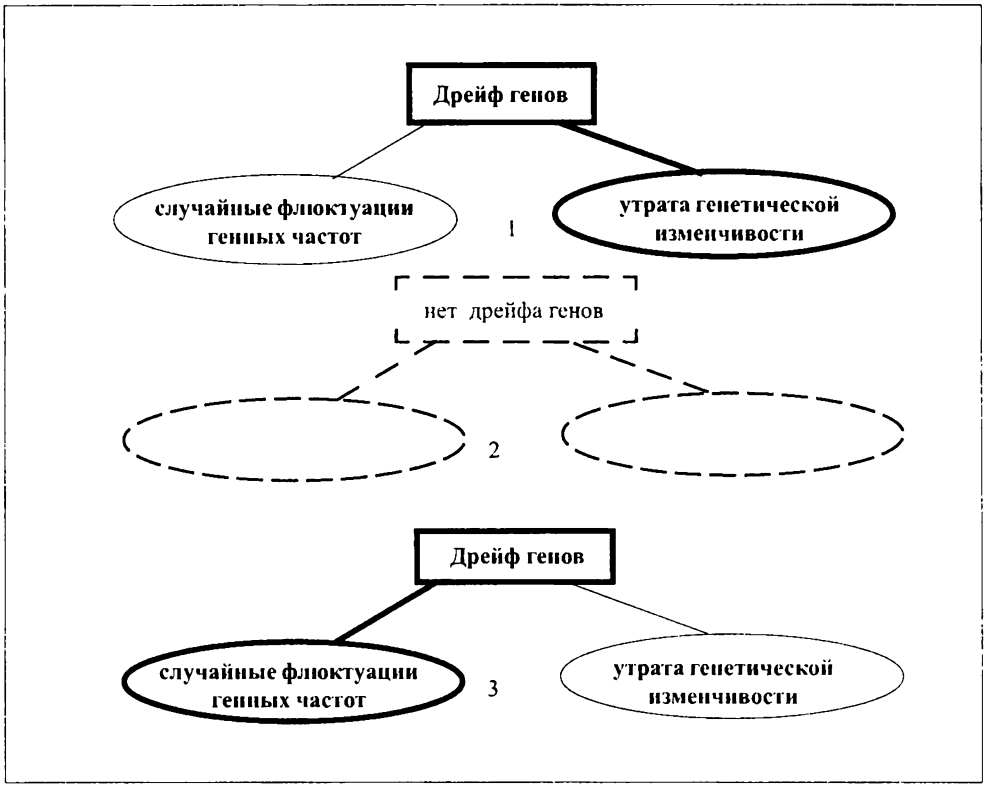


Рис. 32. Варианты влияния дрейфа генов на популяционную изменчивость трематод.
1 — в малых популяциях паразита при заражении моллюсков одним мирацидием, имеет место дрейф генов, ведущий к утрате генетической изменчивости популяций;
2 — в большинстве популяций паразитов при заражении моллюсков большим числом мирацидиев (15–20), нет дрейфа генов и, следовательно, нет случайных Флуктуаций генных частот и популяции не утрачивают генетической изменчивости;
3 — в достаточно больших популяциях паразитов при заражении моллюсков 1–3 мирацидиями; имеет место дрейф генов и генные частоты могут подвергаться случайным флуктуациям; фенотипическая изменчивость при этом может даже повышаться.

В литературе постепенно накапливаются данные относительно неоднородности (гетерогенности) конечных стадий развития партенит: метацеркарий микрофаллид (Халтурин и др., 2000), церкарий шистосоматид (Semyenova et al., 2003). Выявляемые неоднородности — не случайность (не следствие методических ошибок), однако их причины пока не ясны. Степень значимости "доводок" в геноме на стадиях партенит, по сравнению с изменениями происходящими при двуполом размножении на стадии марит, не установлена, однако, мы полагаем, что они способны в известном смысле корректировать информацию, например по поведенческим аспектам, фактору совместимости с популяциями промежуточных хозяев и др., что для трематод имеет большое значение. Возможно, в этом заключается один из основных биологических смыслов такой "многоступенчатости" формирования гено-

ма, проявляющийся в дополнительных генетических изменениях по ходу партеногенетических циклов трематод.

Пока нет доказательных сведений относительно того, какие именно изменения могут происходить в геноме трематод во время партеногенетической перестройки их организма, и как эти изменения закрепляются затем в последующих поколениях.

Видообразование многих промежуточных хозяев (например, для *O. felineus* — моллюсков рода *Codiella*) тоже, скорее всего, идёт по аллопатрическому типу, поскольку их популяции, как правило, функционируют в условиях высокой степени изоляции. Панмиктичность при этом у них выражена слабо. Возможно, это не относится к некоторым другим пресноводным моллюскам (лимнеидам, унионидам, сфериидам), которые обитают в иных экологических условиях. Хотя и для них, скажем, водоразделы между речными бассейнами представляют собой изоляционные барьеры, в конечном итоге формирующие различия между популяциями.

Отсюда следует, что развивающиеся в моллюсках – промежуточных хозяевах *O. felineus*, отобранные ими ("отфильтрованные", по Комбу) паразиты в соответствующих гемипопуляциях партенит будут подвержены высокой степени изоляции, способствующей ходу видообразования по аллопатрическому типу.

8.5. Совместимость *O. felineus* и первых промежуточныых хозяев – моллюсков

Все вопросы, связанные с анализом популяционных группировок *O. felineus* и совместимостью паразита с первыми промежуточными хозяевами практически на всей площади ареала возбудителя, мы рассматривали в разделе 1.5, главы 1. Мы сочли это более логичным, поскольку в той главе речь шла в целом о тенденциях в изменении структуры ареала и различиях в географических изолятах возбудителя описторхоза.

Здесь же мы подчеркиваем, что рассмотренные закономерности и механизмы регуляции паразито-хозяинных взаимоотношений, лежат в основе понимания тенденций эволюционных процессов, влияющих на развитие этих отношений в подсистемах "моллюск–трематода", где каждый сочлен имеет свой ***"эволюционный сценарий"***:

1. Паразит в процессе эволюции приобретает адаптации (морфологические; фото-, гео-, хемотаксисы), обеспечивающие мирацидиям возможность активного выхода из яиц (во внешней водной среде, или в кишечнике моллюсков) и возможность поиска и обнаружения моллюска–хозяина (для плавающих и обладающих поисковым поведением мирацидиев). Одновременно совершенствуются адаптационные механизмы, позволяющие мирацидиям (с большим или меньшим успехом) внедряться в хозяина и избегать его защитных реакций. Всё это, несомненно, влияет на уменьшение степени вирулентности по отношению к специфическому хозяину, что особенно проявляется по отношению к "своему специфическому хозяину", т.е. популяции моллюсков данного вида, обитающей на той же территории.

2. Моллюск – промежуточный хозяин в процессе эволюции приобретает дифференцированную возможность противостоять заражению. Это противостояние можно считать "не полным" (преодолимым), когда речь идет о проникновении в моллюска мирацидиев "своих" (совместимых с данным видом моллюсков) трематод. При этом в наименьшей степени защитные реакции проявляются у высоко восприимчивых моллюсков в высокосовместимых (на популяционном уровне) парах промежуточных хозяев и трематод. В максимальной же степени разнообразные защитные барьеры моллюсков проявляют себя тогда, когда возникает реальная опасность гиперинвазирования хозяев, что вело бы к неизбежной их (а следовательно и паразитов) гибели.

Иммунные механизмы моллюсков являются основными регуляторами их взаимоотношений с паразитами. Именно они обеспечивают "*распознавание*" паразитов моллюсками. При этом, по-видимому, в равной степени участвуют факторы клеточного и гуморального иммунитета. Развитие устойчивости у моллюсков против заражения трематодами разных видов свидетельствует о наличии у этих трематод общих антигенов, индуцирующих иммунные защитные реакции моллюсков. Как считают многие авторы (цит. по обзору: Drozdowski, Zbikowska, 1994), скорость и интенсивность иммунного ответа хозяина зависит от возраста моллюска, степени специфичности взаимосвязи определенного хозяина с определенными паразитами и частоты заражения моллюсков разными видами трематод.

Помимо распознавания "*своих*" и "*чужих*" внедряющихся мирацидиев, именно иммунные механизмы в значительной степени предотвращают гибель моллюсков от гиперинвазирования. Этой же цели служат и *физиологические барьеры,* препятствующие проникновению мирацидиев в уже инвазированного моллюска (рис. 33).

Считаем целесообразным подчеркнуть еще раз смысл тех наиболее существенных закономерностей и механизмов регуляции паразито-хозяинных взаимоотношений трематод и моллюсков, которые (как мы считаем) были выявлены нами впервые на модели: "описторхис — первый промежуточный хозяин".

1. *Проявление защитных физиологических барьеров,* блокирующих реинвазии моллюсков при заражении их теми трематодами, у которых выход мирацидиев происходит не по "шистосоматидному" (в воде водоема), а по "описторхидному" (в кишечнике моллюска) типу. Механизм блокировки предположительно заключается в нарушении химизма среды кишечника моллюска после его первичного заражения и проявляется в резком уменьшении числа мирацидиев, выходящих из яиц трематод в кишечнике реинвазируемого моллюска. Механизм "работает" для трематод разных семейств, обладающих сходным характером заражения специфических промежуточных хозяев;

2. *Паразитарная сукцессия партенит*, выявленная в многолетней динамике на примере Западной Сибири, проявляется в замене инвазированности моллюсков партенитами трематод разных семейств и объясняется протеканием взаимосвязанных во времени эколого-этологических процессов и защитных механизмов моллюсков.

3. *Среди двойных инвазий, преобладают пары трематод, различающиеся способами заражения моллюсков* (т.е., состоящие из таких трематод, у одних из которых яйца съедаются моллюсками, и мирацидии выходят в кишечнике, а у других —



Рис. 33. Направления воздействия факторов защиты моллюсков.

мирацидии выходят в воде и проникают в организм моллюска через покровный эпителий). Именно такие смешанные по способам заражения промежуточных хозяев пары трематод имеют больше шансов сформировать двойные инвазии и избежать (ослабить) воздействия защитных реакций моллюсков.

4. *В природе, вероятнее всего, не существует условий позволяющих сформироваться множественным (более 4 видов в одном моллюске) полиинвазиям трематод,* и такое явление оказалось бы возможным (но непродолжительным!) либо в условиях лабораторного эксперимента, либо при создании у моллюсков (под влиянием дестабилизирующих факторов антропопрессии, т.е. при проявлении различных загрязнений) стойкого иммунодефицита, несовместимого с жизнью моллюсков.

5. В процессах видообразования трематод, алло- и симпатрия по-разному проявляется в гемипопуляциях размножающихся и не размножающихся фаз их развития.

6. Тесная паразито-хозяинная совместимость гемипопуляций партенит и популяций моллюсков-хозяев, определяет преимущественный *путь видообразования у O. felineus — аллопатрический.* Скорее всего, это касается и других видов трематод, имеющих широкие ареалы.

7. В гемипопуляциях спороцист имеет место дрейф генов, поскольку из множества мирацидиев определенного вида трематод, находящихся в биоценозах, в первых промежуточных хозяев проникают и развиваются единицы со своим генотипом. Это может приводить (вслед за резким сокращением численности) к умень-

шению полиморфизма популяций, увеличению в них числа гомозиготных особей, и сужению генетического разнообразия в популяциях. Полиморфизм популяций зависит от численности мирацидиев, проходящих через первого промежуточного хозяина и объёмов популяций как паразита, так и хозяев.

8. В моллюсках идет отбор (по Комбу — "отфильтровывание" (Combes, 1990) мирацидиев моллюском–хозяином по фактору совместимости. Здесь же контролируется и количественное проявление отбора. Механизм контроля кроется в функционировании защитных барьеров (иммунологических, физиологических, этологических), препятствующих гиперинвазированию.

9. Паразито-хозяинная совместимость в звене "моллюск–трематода" рассматривается нами как один из количественных популяционных аспектов видоспецифичности.

10. Разноудаленные популяционные группировки трематод и их специфических хозяев — моллюсков, обладают различной степенью совместимости. В принципе, этот факт был известен и ранее. Степень совместимости характеризуется комплексом факторов: 1) процентом заразившихся в эксперименте моллюсков, 2) продолжительностью партеногенетического цикла, 3) тотальной продукцией церкарий в пересчете на 100 (ТРС/100), 4) смертностью заразившихся моллюсков. С учетом значительной вариабельности признака "степень совместимости", мы предлагаем 4-ранговую шкалу, — от "несовместимых" до "высокосовместимых", в отличие от других, ранее созданных на модели "моллюск–шистосома", более громоздких и менее точных 8-ранговых шкал.

9. Особенности экологии и биологии моллюсков — первых промежуточных хозяев *O. felineus*

В начале этого раздела мы приведем некоторые общие соображения, относительно экологических особенностей моллюсков — первых промежуточных хозяев *O. felineus*.

Большинство исследователей, изучавших их распространение, ограничивалось лишь указаниями на наличие или отсутствие битиний в той или иной местности. Объяснению же причин наличия, или отсутствия моллюсков в различных речных бассейнах, а также количественной стороне вопроса исследователями (паразитологами, малакологами) уделялось гораздо меньше внимания, а между тем, именно этот аспект существенно важен.

Отсутствие описторхоза в Сибири восточнее Оби (в бассейнах Енисея, Лены) при имевшихся (правда, редких) находках в бассейнах этих рек моллюсков и широком распространении там вторых промежуточных хозяев описторхиса — карповых рыб, казалось совершенно непонятным до тех пор, пока не удалось выяснить, что битинииды в бассейне Енисея, в принципе, имеются, но численность моллюсков, могущих выполнять роль первого промежуточного хозяина *O. felineus*, крайне низка, за исключением территорий некоторых притоков, например, р. Бирюсы, где в середине 1980-х гг. были обнаружены высокие по численности популяции моллюсков и очаг описторхоза, именуемый в дальнейшем некоторыми паразитологами: "иркутским очагом" (Колокольцев и др., 1984, Колокольцев, 1988).

Распространения *B. leachi* в пределах СССР касались Бенинг (1938), Жадин (1952), Мирошниченко (1954), Дроздов (1963. 1965), Мясоедов (1960), Мясоедов, Никонов, (1964,), Митрохин (1964) и др. Сейчас еще нет веских доказательств отсутствия первых промежуточных хозяев *O. felineus* на значительной территории Восточной Сибири. Некоторые малакологи, например Жадин, Мирошниченко, Розен, еще в середине прошлого века сообщали о нахождении *B. leachi* в районе Туруханска и Красноярска на Енисее, в Забайкалье, а также на Камчатке. В первых двух случаях авторы оказались правы (что подтвердилось последующими находки моллюсков в Иркутском очаге). Следует указать на факты обнаружения описторхоза у некоторых млекопитающих (лис, кошек) в Забайкалье, в районе г. Борзя (Erhardt et al. 1962). Что же касается Камчатки, то подтверждений о нахождении там битиниид, способных выполнять роль первых промежуточных хозяев *O.felineus*, а также очагов описторхоза нет до сих пор.

Литературные и наши собственные данные о местах находок первых промежуточных хозяев *O. felineus* легли в основу составленных нами карт их распространения в пределах бывшего СССР (рис. 34) и в Обь-Иртышском бассейне (рис. 35). В свое время, наличие этих карт позволило нам провести картографический анализ

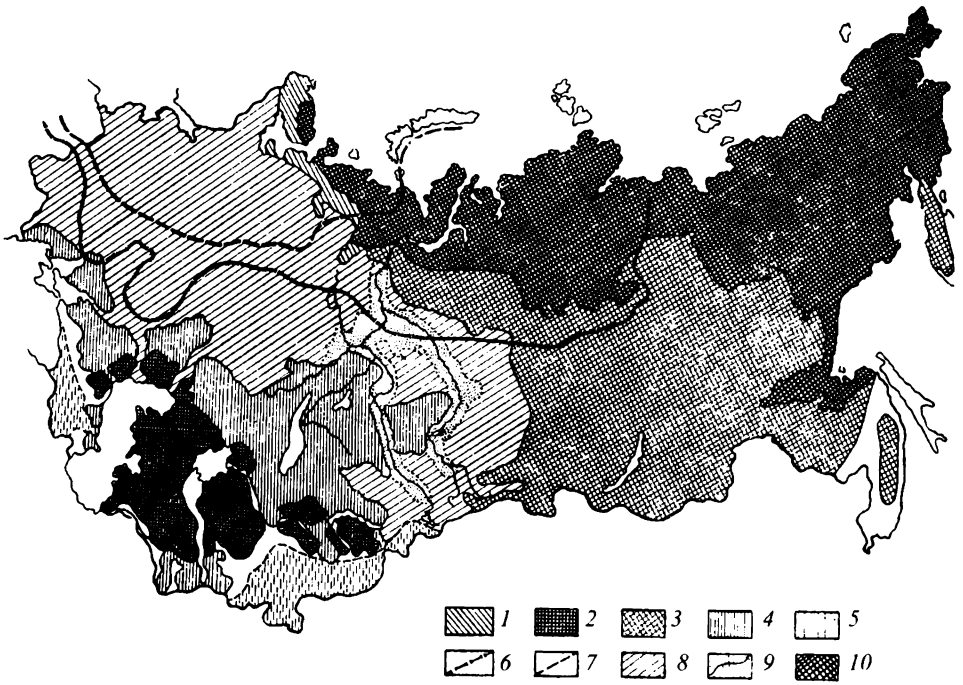


Рис.34. Влияние некоторых природных факторов на распространение моллюсков — первых промежуточных хозяев *O. felineus* на территории бывшего СССР.
1 — среднесуточная температура воздуха не превышающая в летний период +15 °С; *2* — отсутствие или недостаточная развитость местной речной сети; *3* — наличие вечной мерзлоты; 4 — преобладание вод хлоридного и сульфатного классов; *5* — высокогорные районы; *6* — Днепровское (Рисское) оледенение (среднечетвертичная эпоха); *7* — Валдайское (Вюрмское) оледенение (верхнечетвертичная эпоха на границе с современной эпохой); *8* — территория, благоприятная для обитания моллюсков рода *Codiella* в настоящее время; *9* — пойменные долины Оби (территория наиболее благоприятная для существования многочисленных популяций моллюсков высокой плотности); *10* — территория наиболее неблагоприятная для обитания моллюсков (вечная мерзлота сочетается с низкими летними температурами воздуха).

факторов, влияющих на распространение *B. leachi* в пределах России и стран ближнего зарубежья.

Например, известно, что для нормального развития моллюсков – первых промежуточных хозяев *O. felineus* требуется температура воды +15 °С (или выше) на протяжении всех трёх летних месяцев. Иначе говоря, сумма среднемесячных необходимых ("эффективных") температур за летний период должна равняться или превышать 45 °С. В бассейнах Енисея, Лены, Индигирки, Колымы на протяжении летнего периода не набирается сумма температур, необходимых для развития моллюсков (рис. 36). Существенно и то, что в бассейнах Енисея (за исключением упомяну-

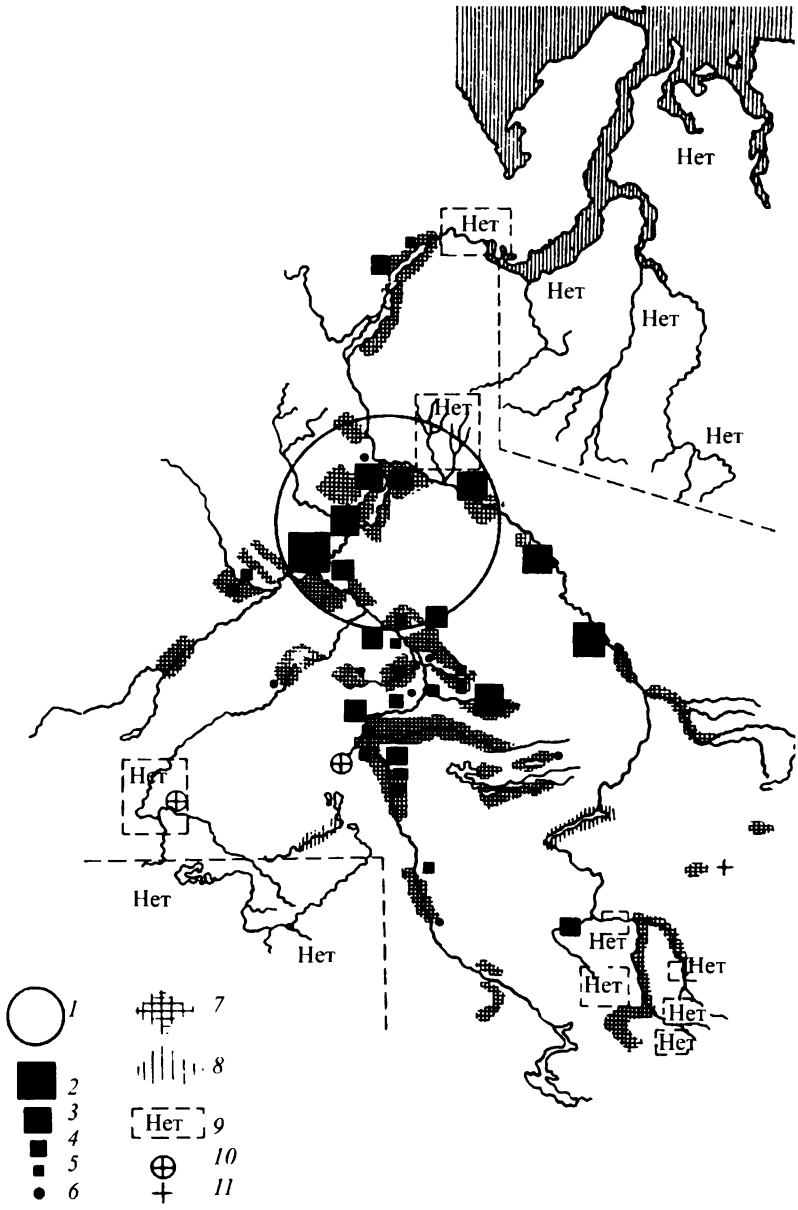


Рис. 35. Распространение моллюсков — промежуточных хозяев *O. felineus* в Обь Иртышском бассейне.

1 — территория, где отмечена наиболее высокая численность моллюсков; Плотность моллюсков в популяциях достигает: *2* — 1000, *3* — 200, *4* — 100–150, *5* — 50–100, *6* — 1–50 экз./м^2; *7* — места обнаружения кодиелл разными исследователями без указаний численности моллюсков; *8* — места, где различными исследователями отмечалась низкая численности моллюсков; *9* — территории, на которых моллюски не обнаружены; *10* — находки битиниид в третичных (миоцен-плиоцен); *11* — в четвертичных отложениях.

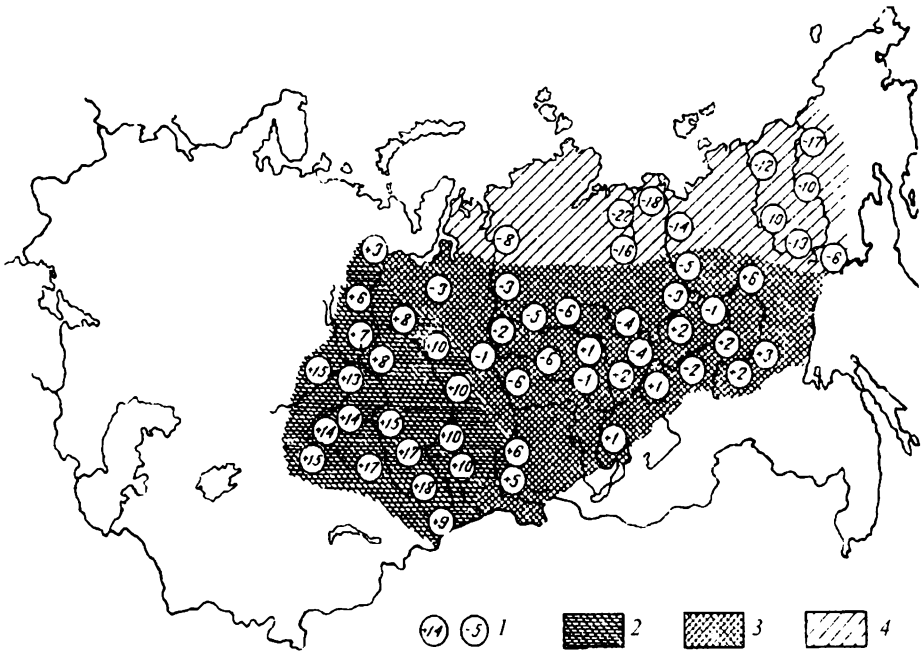


Рис. 36. Влияние продолжительности периода с температурами воды благоприятными для развития моллюсков - первых промежуточных хозяев *O. felineus*.
1 - - разница между суммой среднемесячных летних температур, необходимых для нормального развития кодиелл (+45 °С) и суммами фактических среднемесячных летних температур воды; *2* — численность моллюсков высокая (Обь-Иртышский бассейн: все три летних месяца температура воды выше 15 °С); 3 — численность моллюсков низкая или моллюски отсутствуют (бассейны рр. Пур, Таз, Надым, значительные территории Енисея и Лены: только в июле и первой половине августа температура воды выше 13 °С); *4* - - моллюски полностью отсутствуют (низовья Енисея, Лены, бассейны Оленька, Индигирки, Колымы (только в июле температура воды равна или на короткое время незначительно превышает 13 °С).

тых районов Бирюсы) и Лены лишь 2 летних месяца, а в бассейнах Колымы и Индигирки только 1 месяц температура воды равна или превышает 15 °С.

Кроме того, реки Лена и Енисей на значительном протяжении своих водотоков не имеют широких пойменных террас и, следовательно, не имеют большого количества пойменных водоемов — основных мест обитания битиниид.

Хорошо известно, что первые промежуточные хозяева *O. felineus* — битинииды (*Codiella*) — обычные компоненты пресноводных биоценозов. Они могут поселяться в прибрежных зонах небольших, с медленным течением, рек, заливов и проток, но основные биотопы битиний, как правило, пересыхающие (полностью или частично) пойменные эвтрофные водоемы, заливаемые во время весенних паводков (не обязательно ежегодно) и по мере спада воды обособляющиеся от русла реки. Следует отметить, что виды родов *Codiella* и *Bithynia* могут встречаться в одних и тех же биотопах, однако экологический спектр *Bithynia* все же несколько иной по

сравнению с *Codiella*. Первого из них гораздо чаще можно встретить в проточных водоемах или открытых заливах рек, водохранилищ.

Поиск и картирование популяций промежуточных хозяев описторхиса представляют известные трудности, так как далеко не все пойменные и, тем более, проточные водоемы в силу гидрологических, гидрохимических и биотических факторов пригодны для обитания моллюсков. Кроме того, битиниидам свойственно образовывать скопления на сравнительно небольших участках внутри водных биотопов. В местах таких скоплений плотность их может достигать 300 и более экз./м^2, в то время как в других участках водоемов их меньше, либо нет совсем. Тенденция к образованию скоплений моллюсков стойкая, сохраняется на протяжении летнего сезона и часто в течение ряда лет. В скоплениях может быть сосредоточено до 85 и более процентов особей популяции.

Визуальные признаки водоемов, где нахождение моллюсков маловероятно, следующие: песчаный слабоилистый донный грунт; отсутствие высшей водной растительности; большая (около 3 и более м) глубина и отсутствие (или слабая выраженность) мелководной литоральной зоны; обильное цветение воды; сильное заболачивание водоемов, высокое содержание гуминовых кислот и ионов железа, часто обеспечивающих бурый цвет воды; наличие течения (проточные водоемы).

Визуальные признаки водоемов, где нахождение битиний вероятно (но не обязательно): мелкие, хорошо прогреваемые, богатые высшей водной растительностью (осоки, стрелолист, частуха, кубышка, кувшинка, рдесты, ирисы, уруть, элодея, роголистник) и имеющие умеренно илистые донные грунты — пойменные озера с чистой, без запаха аммиака и сероводорода водой. Часто благоприятными для обитания битиниид оказываются совсем небольшие по размерам водоемы (60–150 м^2), так называемые "пойменные лужи".

Следует также помнить, что в поймах рек встречается большое число водоемов, потенциально пригодных для обитания битиниид, но, по тем или иным причинам, ими не заселенных. Поэтому точные сведения о наличии или же отсутствии моллюсков в конкретном водоеме, или системе сообщающихся водоемов, могут быть получены только при их тщательном обследовании.

9.1. Первый промежуточный хозяин *O. felineus*. Положение в системе

Систематическое положение первого промежуточного хозяина *O. felineus* до сих пор не вполне ясно (Абакумова, 2002). В середине прошлого века считалось, что промежуточным хозяином паразита является политипический вид *Bithynia leachi* (Sheppard), широко распространенный в Палеарктике (Жадин, 1953; Мирошниченко, 1956).

Последующее членение *B. leachi* и выделение из него самостоятельных *B. leachi*, *B. troscheli* (Paasch), *B. inflata* (Hansen), *B. sibirica* (Westerlund) (Старобогатов, Стре-

лецкая, 1967) изменило это положение, и промежуточным хозяином *O. felineus* на территории Европы и Западной Сибири стал считаться пластичный вид *B. inflata* (Hansen). На территории Восточной Сибири указывался вид *B. sibirica* (Westerlund), который из-за своей невосприимчивости к *O. felineus* исключался из числа возможных облигатных первых промежуточных хозяев паразита (Беэр, Макеева, 1973; Беэр, 1977).

Я.И. Старобогатов и М.Н. Затравкин (1987) для Западной Сибири привели 4 вида семейства Bithyniidae, принадлежащие к двум родам: *Bithynia* и *Codiella*, куда они отнесли выделенные из *B. leachi* виды: *Codiella troscheli* и *Codiella inflata.* В последующем, в ходе ревизии моллюсков подсемейства Bithyniinae (при изучении раковин моллюсков компораторным методом) Европейской части России и Украины, из рода *Codiella* был выделен род *Opisthorchophorus* Beriozkina, Levina, Starobogatov, названный так потому, что, возможно, все виды этого рода являются первыми промежуточными хозяевами *O. felineus* (Beriozkina et al., 1995). Одновременно, паразитологи в качестве первого промежуточного хозяина *O. felineus* продолжали указывать моллюсков *Bithynia inflata, Codiella inflata, C. troscheli* (Беэр и др., 1976, 1986; Соусь, Малышев, 1976; Сидоров, 1983; Фаттахов, 1990, 1999 и многие другие).

В начале 1990-х гг. была доказана (в эксперименте) восприимчивость к заражению *O. felineus* битиниид рода *Boreoelona* (в частности — эндемика Зайсанской провинции: *B. linholmiana*) (Бисариева, 1991). Примерно в это же время С.А. Беэром (неопубликованные данные) была в эксперименте показана слабая восприимчивость *Bithynia tentaculata* из Томской области к заражению *O. felineus:* 1 заразившийся моллюск в выборке из 300 особей, подвергнутых заражению. Интенсивность инвазии составила 5–20 выделяемых в сутки церкарий. Продолжительность эмиссии церкарий не превышала 6 суток.

Стало совершенно очевидно, что "через *Bithynia* в очагах описторхоза не идет основной поток инвазии", но так же ясно стало и то, что моллюски этого рода, а скорее всего и битинииды вообще, в разной степени, но всё же восприимчивы к инвазии.

В ходе ревизии моллюсков семейства Bithyniidae Западной Сибири (низовья р.Оби: Тюменская область, Ханты-Мансийский АО и бассейна среднего и нижнего течения р.Иртыша: Омская, Северо-Казахстанская, Акмолинская и Кустанайская области) в районе природных очагов описторхоза было обнаружено 10 видов битиниид, принадлежащих к трем родам: *Bithynia — B. tentaculata; B. decipiens* (Millet, 1843), *B. curta* (Gamier in Picard, 1840); *Opisthorchophorus — O. troscheli; O. baudonianus; O. hispanicus; O. abacumovae* Andreeva et Starobogatov, 2001; *O.*sp., *Paraelona — P. milachevitchi* Beriozkina et Starobogatov, 1995; *P. socialis* (Westerlund, 1886) (Андреева, Старобогатов, 2001; Андреева и др., 2001; Абакумова, 2002).

Итак, "с точки зрения паразитологов", положение не упростилось. Особенно оно стало затруднительным при необходимости подведения итогов многолетних исследований.

При таком положении, оценивая ситуации по описторхозу в звене первого промежуточного хозяина на очаговых территориях, (в основном — в Среднем Приобье и бассейне Днепра), на наш взгляд, лучше использовать просто упоми-

нание о "*первом промежуточном хозяине*", иногда уточняя, что речь может идти о *битиниидах* рода *Codiella*. Упоминания о моллюсках рода *Opisthorchophorus*, применительно к паразитологическим исследованиям, появились совсем недавно, и с ними еще не связаны какие-либо серьезные выводы относительно их роли в огромных по площади очагах описторхоза.

В дальнейшем, уже с использованием вновь получаемого из различных территорий материала, и с учетом ревизией многочисленных музейных и частных коллекций, малакологи и паразитологи должны будут прояснить ситуацию по следующим аспектам: какую роль на площади огромного ареала *O. felineus* играют моллюски разных видов родов: *Codiella*, *Opisthorchophorus*, *Bithynia*, *Boreoelona*, *Paraelona*; какова гетерогенность по признаку восприимчивости моллюсков из разноудаленных популяций к *O. felineus* (этот фактор мы считаем чрезвычайно существенным); какие битинииды, в принципе, невосприимчивы к паразиту и, в силу этого, не могут принимать участия в жизненном цикле возбудителя.

Мое пока предварительное мнение заключается в том, что большинство (если не все!) битинииды в разной степени восприимчивы к *O. felineus*, но "основной поток инвазии" идет все же через *Codiella* и, возможно, *Opisthorchophorus*. Внутри видов, составляющих эти роды, безусловно существуют популяции в различной степени восприимчивые к *O. felineus*.

Морфологические различия и некоторые варианты изменчивости

У моллюсков–битиниид *Codiella* и *Bithynia* раковина овально-коническая, с более или менее острым завитком, тонко исчерченная, рогово-желтая, с 4–6, выпуклыми, расположенными ступенькообразно и разделенными глубоким швом оборотами. Устье и крышечка округло-овальные. Высота раковины варьирует от 5 до 15 мм, ширина — от 4 до 8 мм. Морфологические (конхологические) различия моллюсков родов *Codiella* и *Bithynia* существенны (рис. 37).

Codiella: Раковина моллюсков имеет пупок (т.е. узкую щель между краем устья раковины и оборотом); условно говоря, раковину можно"насадить на иголку не повредив саму раковину". Обороты раковины выпуклые, расположены "ступенькообразно", резко очерчены.

Bithynia: Раковина моллюсков не имеет пупка. Раковину нельзя "насадить на иголку" не проколов её. Обороты раковины уплощенные, полого переходящие один в другой. Раковина в гораздо большей степени, нежели *Codiella*, "похожа на пулю".

Моллюски других семейств подкласса Prosobranchia, например, роды *Valvata* и *Viviparus*, хорошо конхологически отличаются от битиниид. Раковина *Valvata*, как правило, сильно уплощена, Размеры моллюсков меньше *Codiella* (и, тем более, *Bithynia*) и имеет правильное круглое (как бы, "прочерченное циркулем") устье. Моллюски рода *Viviparus* по форме внешне схожи с битиниидами, но хорошо отличаются гораздо большими размерами; раковина живородок (*Viviparus*) достигает в высоту 30–40 мм. Молодые особи живородок имеют отчетливое опущение на оборотах раковины.

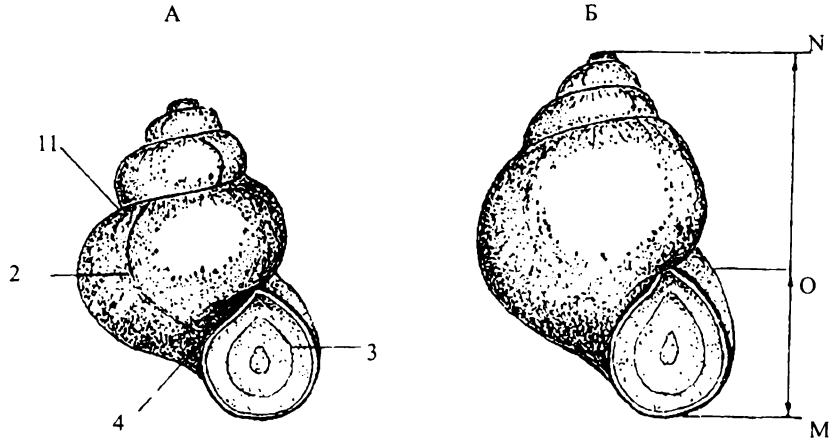


Рис. 37. Внешний вид раковин *Codiella* (А) *и Bithynia (B. tentaculata)* (Б).
1 — резко очерченные ступенькообразные обороты раковины; 2 — годичные валики на раковине 3 — крышечка запирающая устье раковины и годичные кольца на ней; 4 — пупок (узкая щель между стеной устья и последним оборотом раковины); МО — устье; ОN — завиток.

Отличить пресноводных моллюсков других отрядов, семейств и родов (например, легочных, двустворчатых) не составляет труда. Описание их диагностических признаков и рисунки раковин можно найти в многочисленных определителях пресноводной малакофауны. Здесь мы их не приводим.

Основными таксономическими признаками в систематике битиниид являются конхологические признаки. Их изменчивость изучена недостаточно. М.П. Мирошниченко (1956) анализировала различные формы изменчивости битиний Западной Сибири и пришла к выводу о существовании значительной географической и экологической изменчивости *B. leachi* (скорее всего, автором рассматривался комплекс *C. inflata, C. troscheli* и, возможно, *B. sibirica* и *B. tentaculata*). В работе С.А. Беэра и В.М. Макеевой (1973) анализировались конхологические, анатомические, одонтологические, биохимические, таксономические признаки и их изменчивость у *Codiella inflata*, *C. sibirca* и *B. tentaculata* из Западной Сибири. Была высказано суждение о необходимости выведения *B. sibirica* вместе с группой азиатских видов в подрод *Boreoelona* (Старобогатов, Стрелецкая, 1967).

Мы анализировали разнообразные таксономические признаки совместно встречающихся в Западной Сибири *C. inflata* и *C. sibirica*, на основании чего можно было бы судить о таксономической ценности и изменчивости этих признаков. Для сравнения мы рассматривали параллельные признаки у видов, самостоятельность которых не вызывала сомнений: *B. tentaculata, B. caerulans, B. contortrix ussuriensis* и *Parafossarulus manchouricus manchouricus* (*B. striatula*).

Были рассмотрены следующие признаки внешней и внутренней морфологии и биохимические признаки: 1) высота и 2) ширина раковины, 3) высота и 4) ширина устья, 5) высота последнего оборота раковины, 6) индексы отношений: высоты раковины к ее ширине, высоты раковины к высоте устья и высоты устья к ширине устья, 7) длина пени-

са самцов, 8) длина придатка пениса, 9) высота и ширина медиального зубца радулы и количество зубчиков на всех зубцах радулы, 10) фореграммы водорастворимых белков, полученные методом диск-электрофореза в полиакриламидном геле. Для соблюдения чистоты выборок признаки с 1-го по 6-й рассматривались раздельно для самок и самцов, а внутри этих групп особи дифференцировались по возрасту. Возрастная дифференцировка сохранялась и при анализе признаков 7-го, 8-го.

Разделяя материал по половым признакам, мы учли сообщение Логачева и Серебренниковой (1969), в котором они описывают явление протерандрического гермофродитизма у *C. leachi* (по всей вероятности, *C. inflata*). Этот вопрос до сих пор остается спорным и по-прежнему требует детального изучения. Однако совершенно очевидно, что многие битиниды обладают на каком-то этапе развития половым диморфизмом; половые системы самок и самцов резко различны морфологически во всех возрастных группах. Мы ни разу не наблюдали редукции в онтогенезе каких-либо органов половой системы.

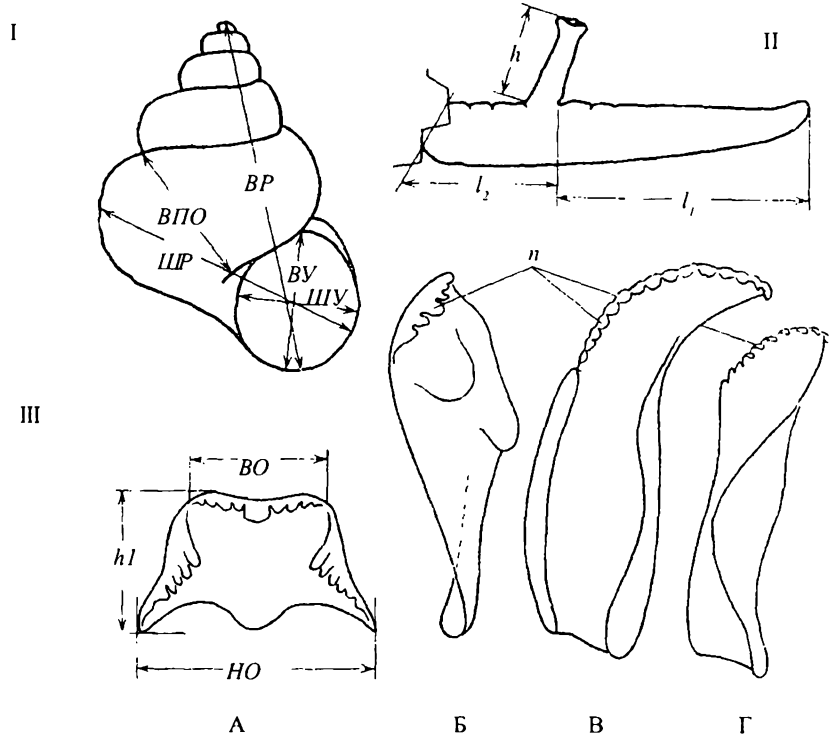


Рис. 38. Промеры раковины (I), пениса самцов (II) и радулы (III).
ВР — высота раковины, *ШР* — ширина раковины *ВПО* — высота последнего оборота, *ВУ* — высота устья, *ШУ* — ширина устья, l_1 — длина пениса от дистального конца до придатка, l_2 — длина пениса от придатка до основания, *h* — длина придатка пениса, h_1 — высота медиального зубца радулы, *НО* — длина нижнего основания медиального зубца радулы, *ВО* — длина верхнего основания медиального зубца радулы, *n* — количество зубчиков на латеральных зубцах радулы; А — медиальный зуб радулы, Б, В, Г — латеральные зубцы радулы.

Схемы основных промеров раковины, пениса с придатком и радулы показаны на рис. 38. Основным материалом послужили наши сборы моллюсков в Западной Сибири (бассейны рек Оби и Иртыша). *B. sibirica* (впоследствии определенная Я.И. Старобогатовым) была найдена в пойменных водоемах близ пос. Вертикос в Томской обл. Помимо этого, мы располагали материалом по *B. ussuriensis* и *P. m. manchouricus* из Хабаровского края, полученным от П.С. Посохова, по *B. caerulans* из Прибалхашья, получанным от Ю.В. Беляковой-Бутеко. Материал по *B. (Codiella) inflata* из Свердловской обл. (бассейн р Тавда) был представлен Н.А. Чуриной и И.В. Кириловым, а из Коми АССР (бассейн р. Вычегда) — Е.С. Ковальчук.

Черновой материал был опубликован в статье С.А. Беэр, В.М. Макеева, (1973) и здесь мы его приводить не будем. Как показали расчеты, между *B. inflata* и *B. sibirica* нет достоверных различий почти по всем признакам (за исключением ширины устья раковины у 3-летних самок). В то же время разница между аналогичными признаками у *B. sibirica* и *B. tentaculata,* а также у *B. inflata* и *B. tentaculata* отчетливо выражена. Еще отчетливее эта разница заметна у *B. caerulans* и *B. tentaculata.*

Основные конхологические признаки — высота раковины и ее ширина (при полном количестве оборотов), на наш взгляд, не являются достаточно четкими и подвержены значительной индивидуальной, возрастной и географической изменчивости.

Изменчивость этих признаков у *B.* (*Codiella*) *inflata* в направлении с востока (от предполагаемой восточной границы ареала вида) на северо-запад, до бассейна р. Вычегда, причем наблюдается закономерное уменьшение абсолютных размеров раковины.

Признаки морфологии радулы (форма медиального и латеральных зубцов, количество зубчиков на зубцах, форма зубчиков и т.д.), на наш взгляд, не могут являться надежными таксономическими критериями. Мы не обнаружили достоверной разницы между одонтологическими признаками у *B. tentaculata, B.(Codiella) inflata* и *B.(Codiella) sibirica.* Незначительные отмеченные различия являются результатом изменчивости. Радулярная формула для указанных видов имеет вид:

$$\left\{ \frac{\text{мед}}{13+(5\cdot 2)} + \left[\left(\frac{\text{I лат}}{8} + \frac{\text{II лат}}{15} + \frac{\text{III лат}}{11} \right) \cdot 2 \right] \right\} 54$$

Хорошим таксономическим критерием служит строение пениса самцов. На рис. 39 показано строение пенисов у 5 видов битиниид. Форма и размеры пенисов, их придатков и желез придатков у *inflata, troscheli* и *sibirica* совершенно одинаковы. Никаких достоверных различий не обнаруживается и в промерах этих органов. С другой стороны, заметны различия во внешней морфологии пенисов других видов (рис. 39), касающиеся формы пениса, его придатка, их относительных размеров и взаимного расположения, длины железы придатка пениса. Между *inflata* и *sibirica* не найдены различия в фореграммах водорастворимых белков. В то же время фореграммы миогенов *B. tentaculata* значительно отличаются от *Codiella inflata* и *B. sibirica,* как по количеству быстро и медленно мигрирующих фракций (во всех зонах), так и по их насыщенности.

Итак, *C. inflata* и *B. sibirica* в Западной Сибири достоверно не различаются между собой ни по одному из признаков. Учитывая к тому же восприимчивость *B. sibirica* к заражению *O. felineus* (в эксперименте), а также, имея для сравнения примерный диапазон видовых различай между другими битиниидами, мы пришли к заключению об идентичности *sibirica* и *inflata* в Западной Сибири.

Хотим обратить внимание на особенность, связанную с патологией в строении мужской половой системы у западносибирских *B. sibirica.* (рис. 40). У нормальных моллюсков железа придатка пениса открывается в центре бульбуса придатка, который при этом имеет форму, показанную на рисунке. Аналогичное строение дистального конца придатка пениса характерно для других видов битиний.

Однако у многих *sibirica,* собранных в районе Вертикоса (Томская обл.) в водоемах совместно с формой *inflata*, в строении придатка пениса выявлены существенные отклонения от нормы (рис 40, I, II, III, IV, V). Они выражаются в том, что иногда наблюдается образование 2 бульбусов на конце придатка, в которых открываются 2 ответвления железы придатка пениса (рис 40, IV). Иногда же (рис 40, V) в углублении одного открывается паллиальныи гонодукт. Последний случай особенно интересен, так как при этом сам пенис уже не может выполнять свою функцию при спаривании. Характерно, что указанные уродства встречаются не у единичных экземпляров, а приблизительно у 20% особей в популяции. Это наводит на мысль о гибридных формах, полученных при скрещивании *inflata* и *sibirica.*

9.2. Поиск и сбор моллюсков

Наилучшим временем суток для поиска и сбора моллюсков являются дневные часы (с 11 до 16 ч). Благоприятствует сбору тихая солнечная погода, когда моллюски активны и находятся на веточках водных растений или на поверхности погруженных в воду предметов (кусках древесины, фанеры, промышленных и бытовых отходах и т д.).

Для успешного поиска и сбора битиниид следует учитывать некоторые особенности их биологии. Среди прочих моллюсков, например, в сравнении с легочными моллюсками, битинииды — относительные долгожители. В природных популяциях можно встретить 5–6 летних моллюсков, однако основной костяк популяции составляют 3–4-летние особи.

Битинииды активны летом (в период со второй половины мая по сентябрь), зиму же и частично весеннее–осенний период переживают в состоянии анабиоза в иле, под слоем растительного опада, во впадинах микрорельефа на дне водоемов. Весной моллюски становятся активными при температуре воды 10–15 °С. В конце лета и осенью они заносятся илом или перегнивающей растительностью. Распространенное мнение о том, что они могут "зарываться" в ил, скорее всего, ошибочно, или, во всяком случае, не совсем точно. Моллюски действительно могут обнаруживаться в иле на глубине 5–8 см, однако это не является результатом активного закапывания, а скорее пассивного погружения в полужидкий иловый субстрат и после-

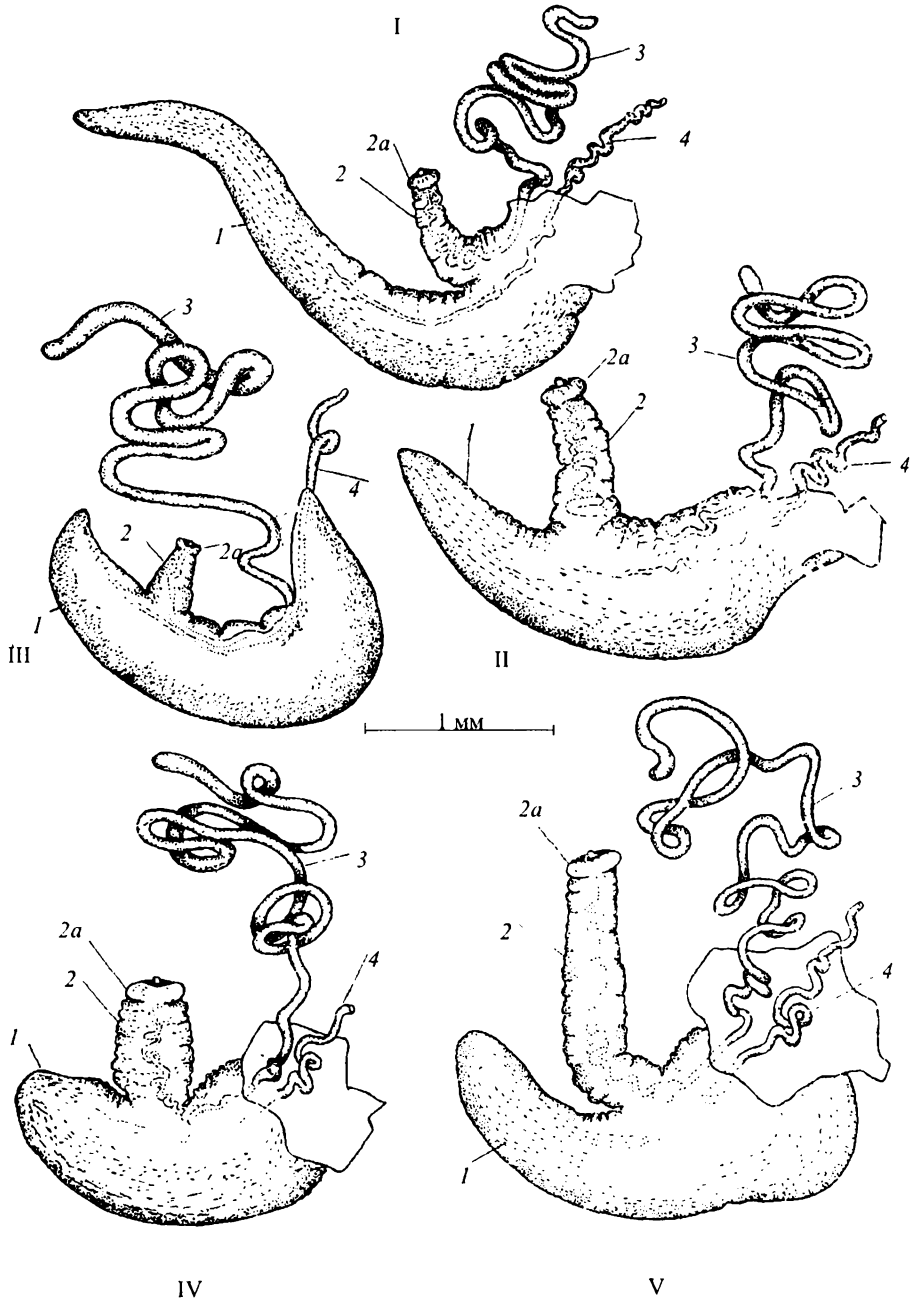


Рис. 39. Строение пенисов самцов у *B. inflata, B. troscheli* и *B. sibirica* (I), *B. tentaculata* (II), *B. caerulans* (III), *B. contortrix ussuriensis* (IV), *Parafossarulus manchouricus manchouricus* (V).
1 — пенис, *2* — придаток пениса, *2a* — бульбус придатка пениса, *3* — железа придатка пениса, *4* — паллиальный гонодукт.

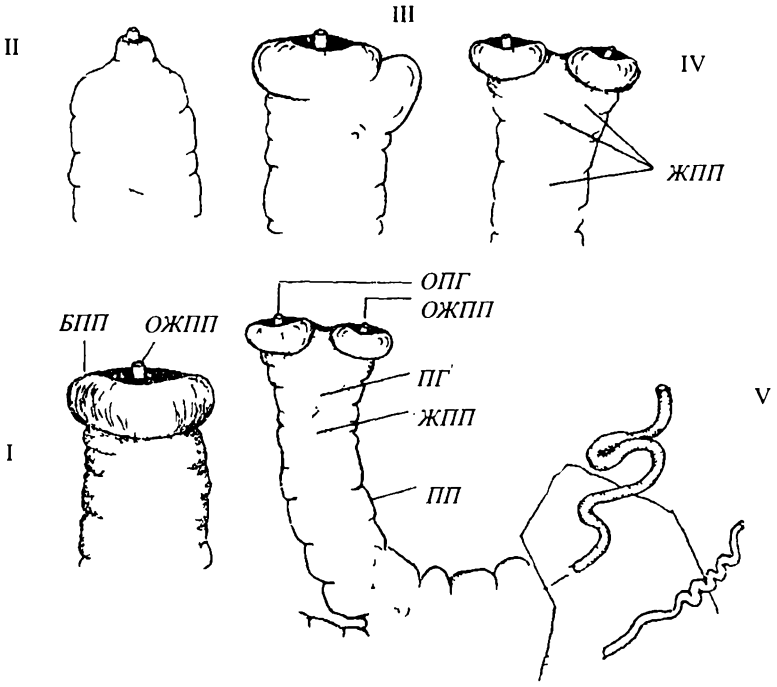


Рис. 40. Изменения в строении пениса *B. sibirica*.
I — дистальный конец придатка пениса у нормальных особей; II, III, IV, V — замеченные уродства в строении пениса; *БПП* — бульоус придатка пениса; *ЖПП* — железа придатка пениса; *ОЖПП* — отверстие железы придатка пениса; *ПП* — придаток пениса; *ПГ* — паллиальный гонодукт; *ОПГ* — отверстие паллиального гонодукта.

дующего их заноса. Весной и в начале лета моллюски откладывают икру (в синкапсулах) на веточках водных растений или на каком-либо благоприятном твердом субстрате. Число яиц в кладке варьирует от 8 до 30. Продолжительность развития зародышей в кладках при температуре воды +15...18 °С составляет 18–20 дней. Битиниды — активные "скоблильщики", питаются они в основном мелким детритом на листьях стеблях водных растений и на любом органическом, полуорганическом (не токсичном) субстрате.

Эффективный поиск и сбор моллюсков должны осуществляться в период их массовой активности. Для срединных регионов Западной Сибири и европейской части России сроки их активности — приблизительно с конца мая до середины августа; для Украины, юга Поволжья и Казахстана продолжительность этого периода увеличивается на 1–1,5 месяца (с конца апреля до конца августа). На сроки активности моллюсков большое влияние оказывает ряд факторов: температурный режим, уровень воды в водоемах и продолжительность паводков; изменение гидрохимических параметров (об этом пойдет речь в следующих разделах). Нередко в конце летнего периода температура воды в водоемах еще достаточно высока (15–20°), но меняющаяся концентрация некоторых химических веществ ведет к значительному

снижению активности моллюсков. Резко укорачивают период их активной жизни затяжные паводки при низкой температуре воды в мае–июне, что часто наблюдается в условиях Западной Сибири. Все эти факторы следует учитывать при проведении поиска и сбора моллюсков. Поиск битиниид в период, когда они неактивны, крайне затруднен, требует специального оборудования и, как правило, малоэффективен.

Присутствие битиниид в одних и тех же биотопах (в многолетней динамике) — довольно обычное явление, однако плотность популяций из года в год может заметно колебаться (от единиц до сотен на 1 м^2). По-видимому, это связано с динамикой гидрорежима водоемов, а также с рядом биотических факторов, регулирующих численность моллюсков (наличием различных животных – элиминаторов, эпизоотий среди моллюсков бактериальной и вирусной этиологии и др.).

При поиске моллюсков, крупные погруженные в воду предметы следует осматривать, собирая находящихся на них моллюсков, однако основной сбор проводят ***бентосным сачком*** (толщина проволоки на ободе 4–5 мм, диаметр обода — 33 см). К ободу приделывают полосу прочной ткани (мешковины или брезента) шириной 15–20 см, к ней пришивают дно из мельничного газа или мелкоячеистой нейлоновой (капроновой) дели. Таким образом, глубина сачка не превышает 20–35 см.

Бентосный сачок может быть и несколько иной конструкции. Вместо проволочного (круглого в сечении) обода (диаметр обода тот же — 33 см, что важно для проведения количественных учетов), его делают из прочной ленты нержавеющей стали (ширина ленты — 2 см, толщина — 1 мм). По середине периметра стальной ленты обода просверливают многочисленные (их общее число должно составлять несколько десятков) отверстия диаметром примерно 1 мм. Такой обод прочно приваривают к стальной муфте (трубке диаметром 2–3 см), которая затем насаживается на деревянную ручку сачка различной длины. К стальному ободу (используя многочисленные отверстия в нем) пришивается (капроновой леской) заранее сшитая (из капроновой дели или мельничного газа) колба глубиной 15–20 см. Преимущества такой конструкции состоит в том, что какой бы его стороной при работе в водоеме (при ведении сачка "вправо, или влево") не производился лов, контакт сачка с любым субстратом (растениями, или, грунтом и др.) всегда будет приходится на металл плоского обода, а не на ткань сачка, обшитую вокруг круглого в сечении обода. Таким образом, сачок увеличивает надежность и служит во много раз дольше. Могу по собственному опыту отметить, что сачок такой конструкции служит не менее 10 сезонов.

Сачком облавливают (с берега или лодки) площадь 2–3 м^2 вдоль прибрежной линии водоема на расстоянии 2–5 м от берега. При этом сачок несколько раз проводят под углом 40–45° по водным растениям (на глубине 20–50 см) с таким расчетом, чтобы находящиеся на них моллюски "осыпались" в сачок.

Для сбора моллюсков с донного или прибрежного твердого грунта можно применять почвенные сита № 2, 3 (при промывке грунта), скребки или драги.

Скребок изготовляют из стальной плоской пластины (2–3 × 20–30 см), приваренной к стальной проволоке диаметром 5—6 мм, согнутой в виде треугольника, к вершине которого приваривается, как у сачка, кусок трубки для деревянной ручки нужной длины. Глубина колбы скребка должна быть не менее 40 см. Колба шьется в виде конуса из прочной синтетической ячеистой ткани, например мельничного газа.

Драга изготовляется по тому же принципу Она может иметь различную конфигурацию, наиболее распространенная — треугольной формы, так называемая "драга-закидушка". Драги тяжелее и массивнее сачка или скребка, поэтому их применение ограничено, однако они с успехом используются при обследовании прибрежных зон проточных водоемов, в особенности если имеется возможность вести его с моторной лодки.

Использование дночерпателей (Петерсона или типа "Океан") при учете численности битиниид нецелесообразно. Их применение может быть оправдано только в сравнительно редких случаях проведения исследований на больших глубинах (при проведении бентосных разрезов в руслах рек, в водохранилищах и т.д.).

9.3. Определение плотности популяций моллюсков

Для ориентировочного определения плотности популяций на 1 м^2 или уточнения этого показателя в местах массовых скоплений моллюсков (ядрах популяции), можно пользоваться бентосным сачком диаметром 33 см. При этом облавливают полосу в 1 м (один провод сачка), подсчитывают число выловленных моллюсков и полученный результат умножают на 3. Способ прост в исполнении и дает необходимое представление о плотности популяции.

Определение плотности популяции моллюсков и их подсчет производят в 5–7 участках водоема, (в больших по площади водоемах число таких участков (станций) должно быть большим, — до нескольких десятков), после чего рассчитывают средний показатель.

При количественных учетах битиниид можно применять квадратные рамки площадью покрытия от 0,5 до 1 м^2 (Жадин, 1952), выбирая внутри них моллюсков почвенными ситами, скребком или руками, либо, поместив всю собранную растительность в большой полиэтиленовый мешок, производят разборку в лаборатории.

Общую численность моллюсков в небольших, до 100–300 м^2, изолированных пойменных водоемах, где образуются более или менее равномерные популяции, определяют по **методу Линкольна**. Метод основан на маркировке и выпуске меченых моллюсков в водоемы с последующим выборочным отловом. Моллюсков метят хорошо заметным прочно удерживающимся на раковине нитролаком (маникюрным), нанося мягкой кисточкой красящую продольную полосу по слегка подсушенной (на фильтровальной бумаге) раковине. Метят и одновременно выпускают в прибрежную зону водоема не менее 500 экз. моллюсков. Через двое суток в водоеме проводят повторный отлов и подсчитывают меченых и немеченых особей в отловленной партии. Абсолютная численность популяции при этом рассчитывается по формуле:

$$M + M^+ = M^+ \cdot \frac{(м + м^+)}{м^2},$$

где M —абсолютная численность популяции моллюсков (исследуемых видов битиниид) в данном биотопе, M$^+$ — число выпущенных меченых моллюсков; м — чис-

ло выловленных немеченых особей; м⁺— число выловленных меченых особей. Метод позволяет достаточно точно оценивать общую численность моллюсков исследуемых видов в популяции. Разделив полученный результат на площадь водоема, можно определить ориентировочный средний показатель плотности популяции на 1 м², однако, так как битинииды обычно концентрируются в прибрежной зоне водоема, более точный показатель плотности популяции на 1 м² может быть получен делением общей численности моллюсков не на всю площадь водоема, а на площадь прибрежной (3–4 м) зоны.

Изучение сезонной активности и миграционных способностей моллюсков – промежуточных хозяев *O. felineus* с помощью метода радиоизотопного мечения с применением гамма-излучающих изотопов описано в этой книге. Преимущество метода — многолетняя сохранность метки при отсутствии радиотоксичности, возможность вести дистанционное детектирование в труднодоступных местах, например в зарослях водной и прибрежной растительности при пересыхании водоемов.

9.4. Транспортировка и последующее содержание моллюсков

Для определения инвазированности ларвальными и партеногенетическими формами трематод собранных моллюсков доставляют в лабораторию. Как правило, их транспортируют в любой закрытой стеклянной таре с завинчивающимися крышками. В 1 л воды из водоема в течение 2–4 ч с момента отлова, при температуре 18–25 °С можно транспортировать до 200–300 битиниид. При более длительной транспортировке (5–10 ч) моллюсков следует помещать в термос, а при еще более длительной — перевозить в термосе с предварительно охлажденной до 4–6 °С водой.

При необходимости дифференцированного обследования ряда популяций моллюсков на инвазированность личинками *O. felineus,* партии моллюсков из нескольких биотопов можно одновременно доставлять в лабораторию в одной емкости объемом 1–2 л. Для этого каждую партию моллюсков из конкретного биотопа помещают в мешочек из ткани, снабжают этикеткой с обозначением номера и водоема, завязывают ниткой и помещают в емкость с водой. В 1–2 л воды таким образом можно гарантированно транспортировать до 5–7 партий (выборок) моллюсков численностью по 10–100 экз. каждая в течение 2–3 ч.

Доставку моллюсков от места вылова в лабораторию можно значительно упростить. Для этого партию выловленных особей достаточно просто поместить во влажный бумажный "фунтик" с вложенной этикеткой. Битинииды, как и все переднежаберные моллюски, имеющие крышечки, предохраняющие от пересыхания, достаточно долго сохраняют жизнеспособность. Моллюскам не вредит кратковременное пребывание "без воды", гораздо опаснее содержание большого их количества (скажем, несколько сотен) при высокой температуре воздуха в малом объеме воды (например, в банке с закрытой крышкой), когда выловленные мол-

люски активны. Им просто не хватает кислорода, и они быстро погибают от асфиксии.

В лаборатории доставленных моллюсков помещают в аквариумы емкостью 5–20 л или стеклянные банки из-под консервированных овощей с чистой нехлорированной водой. Для субстрата и корма необходимо поместить в аквариумы по 4–5 веточек водного растения, например элодеи, рдеста, урути и т.д. В тех случаях, когда сохранность живых моллюсков до их вскрытия или проведения экспериментов не превышает 10–12 дней, в 1 л воды можно гарантированно содержать до 100 экз. особей. При необходимости более длительного содержания, норму воды на каждого моллюска следует довести до 100 мл. В рацион кормления при этом должны входить проваренные листья салата (тополя, клена), сухой корм для рыб и витаминный концентрат для мальков рыб.

9.5. Определение возраста моллюсков

Для выявления возрастной динамики зараженности моллюсков личинками *O. felineus* необходимо определять их возраст. Определить возраст моллюсков можно прямым подсчетом валиков и колец нарастания на раковине и крышечке (Беэр и др., 1969). Признаки "годичные кольца на крышечке" (ГК) не всегда надежен при определении возраста. Границы между кольцами на крышечке, из-за большой подвижности последней и частых контактов с субстратом, стираются. Более надежно определить возраст моллюска можно, подсчитав годичные валики на раковине (ГВ), или пользуясь одновременно обоими показателями. Подсчет ГВ и ГК производят под бинокуляром "МБС" при малом увеличении. При определении инвазированности моллюсков нет необходимости устанавливать возраст каждой особи, достаточно их сгруппировать по размерным классам, каждому из которых будут соответствовать особи определенных возрастных групп:

Размерные группы моллюсков (по высоте раковины, мм)	**Возраст моллюсков**
До 3	Сеголетки
От 3 но 8	2-, 3-годичные
Свыше 8	4-, 5-, 6-летние

9.6. Методы паразитологического исследования моллюсков

Экстенсивность инвазии битиниид личинками *O. felineus* в очагах описторхоза, как правило, низкая (редко превышает 5%, а часто оказывается значительно ниже — 0,5–3%), это же относится и к другим трематодам. Вследствие этого, для получения достоверных данных о пораженности моллюсков ларвальными формами трематод

(в том числе и *O. felineus*), исследуют не менее 100 экземпляров моллюсков из каждого биотопа.

Компрессионный метод

Препаровальной иглой отделяют 2–3 первых оборота раковины (верхушку раковины), извлекают пищеварительную железу (гепатопанкреас), помещают ее на предметное стекло в каплю воды, накрывают покровным, слегка раздавливают и микроскопируют под бинокуляром при увеличении 16–20× или световым микроскопом при малом увеличении При этом в гепатопанкреасе инвазированного моллюска будут отчетливо видны сотни (часто — тысячи) подвижных личинок — церкарий

Для ускорения просмотра больших партий моллюсков способ диагностики может быть упрощен, при этом гепатопанкреас не извлекают из верхушки раковины, а раздавливают ее покровным стеклом вместе с раковиной. Осколки раковины не мешают обнаружению церкарий. На предметное стекло помещают одновременно 4 препарата (верхушки раковин от 4 моллюсков), располагая их последовательно на плоскости стекла и накрывая 4 покровными стеклами. Применяя этот способ, оператор в течение 2,5–3 ч в состоянии исследовать до 500 экз. моллюсков.

Метод прижизненной диагностики

Метод основан на наличии у церкарий *O. felineus* положительного фототаксиса. Он несколько проще, чем компрессорный, однако следует твердо помнить, что применять его можно только в тех случаях, когда в моллюсках уже имеются сформированные церкарии. Вместе с тем, в тех случаях, когда необходимо получить для последующих экспериментов живых, спонтанно зараженных моллюсков, этот метод незаменим.

Исследуемых живых моллюсков поштучно помещают в микроаквариумы (бюксы малого размера, ячейки прозрачных пластмассовых пластин, используемых в иммунологии для отбора фракций, с микроемкостями 3–5 мл.), заливают водой, фильтровальной бумагой удаляют излишек воды ("по нижнему мениску") из микроаквариумов с целью предотвращения переползания моллюсков и выставляют под солнечный свет (или электролампу в 100 ват на расстоянии 30 см) на 50–60 мин. После световой экспозиции, микроаквариумы просматривают (не извлекая из них моллюсков) под 16-кратным увеличением бинокуляра. В тех из них, где имеются зараженные моллюски, будут отчетливо видны вышедшие и активно плавающие церкарии.

Определение интенсивности инвазии моллюсков проводят при углубленных биологических (эпизоотологических, эпидемиологических) исследованиях. На основании показателя интенсивности инвазии (при сопоставлении его с экстенсивностью инвазии и плотностью популяции) можно судить о загрязненности биотопа необеэзараженными фекалиями людей и животных и его значении в эпидпроцессе. Кроме того, этот показатель можно использовать при типизации очагов описторхоза и с целью районирования территории, так как он заметно раз-

личается в разных очагах описторхоза на территориях с различной степенью эндемии (эпизоотии).

Строго говоря, интенсивность инвазии моллюсков следует определять по числу сформированных партенит (спороцист, редий), однако этот способ трудоемкий и не всегда надежный. Поэтому интенсивность инвазии часто определяют по выходящим церкариям. Число церкарий, сформировавшихся в одной инвазированной особи, определяют следующим образом: гепатопанкреас инвазированного моллюска полностью извлекают из раковины, помещают на предметное стекло в 5–7 капель воды, слегка растирают иглой, равномерно распределяя взвесь, и накрывают другим предметным стеклом такого же размера.

Из бумаги "в клеточку" вырезают шаблон размером немного больше предметного стекла и в нем прорезают квадратное отверстие 0,5×0,5 см. Шаблон накладывают под препарат на столик бинокуляра и всё вместе просматривают при 30–40-кратном увеличении, подсчитывая число церкарий в квадрате шаблона. Передвигая шаблон под препаратом и смещая отверстие, повторяют операцию несколько раз, подсчитывая число церкарий в разных зонах препарата Из полученных результатов находят среднее число церкарий в 0,25 см^2, затем экстраполируя этот показатель на всю площадь предметного стекла, получают число церкарий в препарате, т.е. в гепатопанкреасе инвазированного моллюска. Пример расчетов: среднее число церкарии (по результатам пяти подсчетов) в 0,25 см^2 = 60, т.е. в 1 см^2 = 240. Площадь предметного стекла — 17,5 см^2; общее число церкарий при этом равно 240×17,5 = 4200.

Этим же способом можно подсчитать число редий паразита в гепатопанкреасе моллюска или сравнить интенсивность пораженности двумя разными видами трематод. Иногда при приготовлении препарата тело церкарии отделяется от хвостовой части, в этом случае производят подсчет либо только передних частей тела паразита, либо хвостовых.

Определение суточной (дневной) эмиссии церкарий. Для расчета числа церкарий *O. felineus*, выходящих из инвазированных моллюсков во внешнюю среду за заданное время (например, за световую часть суток, летний период и т.д.), определяют их эмиссию.

Выход церкарий из инвазированных моллюсков в течение суток характеризуется одновершинной кривой, пик которой приходится на дневные часы Для установления числа церкарий, выходящих в определенные часы, живых инвазированных моллюсков помещают по одному в пронумерованные микроаквариумы емкостью 2–5 мл. После часовой световой экспозиции моллюсков пересаживают в другие микроаквариумы (под теми же номерами) и вновь подвергают световой экспозиции. В первую же партию микроаквариумов (с вышедшими церкариями) добавляют несколько капель этанола, 4%-ного формалина, или 0,01%-ный раствор сильного церкарицида, например 5,2 дихлорнитросалициланилида (фенасала), для обездвиживания церкарий, что значительно облегчает их последующий подсчет. Церкарий подсчитывают под бинокуляром при малом увеличении. Через 1, 2, 3 ч и т.д. процесс повторяют. В конце эксперимента строят график суточной (дневной) эмиссии церкарий.

9.7. Экспериментальное заражение моллюсков

Экспериментальное заражение моллюсков мирацидиями *O. felineus* применяется при изучении биологии личиночных и партеногенетических поколений гельминта, гетерогенности популяций промежуточного хозяина по степени совместимости с различными изолятами возбудителя и изучении клоновости церкарий молекулярно-генетическими методами. В последнем случае, для получения достоверных данных, следует использовать 3-й способ (см. ниже), поскольку именно при его применении достигается инвазия моллюска **одним яйцом (мирацидием) возбудителя**, что крайне важно в генетических исследованиях.

Дозированное заражение битиниид представляет известные трудности, так как мирацидии описторха в естественных условиях не выходят во внешнюю среду и, следовательно, нельзя (как, например, при экспериментальном моделировании шистосомозов) заразить моллюска заранее подсчитанным числом выловленных микропипеткой мирацидиев. При моделировании описторхоза и экспериментальном инвазировании битиний применяют количественные способы, основанные на титровании взвеси яиц *O. felineus*.

Способ 1

Инвазионный материал (яйца, полученные из передней трети матки гельминтов, выделенных из спонтанно или экспериментально инвазированных кошек или лабораторных животных, например, хомяков) наносят пипеткой в стакане с водой емкостью 600 мл на лист тополя, который покрывает все дно стакана.

Воду слегка перемешивают и оставляют на 1 ч для равномерного оседания яиц на субстрат, после чего в стакан подсаживают 16–20 моллюсков. В зависимости от условий эксперимента в стакан вносится (в подсчете на 1 моллюска) от 50 до 100 яиц, или общим числом 800–2000. Экспозиция моллюсков с инвазионным материалом длится 3 сут.

Этим способом можно получить массовую инвазию, например, для изучения морфологии партенит или иммунных реакций моллюсков в ответ на заражение, однако для более тонких исследований, скажем, изучения восприимчивости моллюсков к различным изолятам гельминта, его применять нельзя, так как большое число мирацидиев приводит к преждевременной гибели промежуточного хозяина. Тем более его нельзя применять в молекулярно-генетических методах исследований.

Способ 2

Основан на индивидуальном дозированном заражении моллюсков в малых объемах воды.

В микроаквариумы емкостью примерно 2 мл с круглым дном (ячейки пластмассовых пластин для отбора фракций, применяемые при иммунологических исследованиях) вносят инвазионный материал, раститрованный таким образом, чтобы в каждый микроаквариум попало по 15–20 жизнеспособных яиц. Жизнеспособность при этом проверяют по методу Герман, Беэра (1984). Через 10–15 мин в микроаквариумы помещают по одному активному моллюску. Экспозиция с инвазионным мате-

риалом длится 3 ч, при этом успевают заразиться все восприимчивые к инвазии особи моллюсков.

Способ 3

Используется для установления количественных характеристик партеногенеза возбудителя, что достигается индивидуальным инвазированием моллюска — одним яйцом, содержащим жизнеспособного мирацидия.

Перед заражением взвесь яиц вначале растирают таким образом, чтобы в одной капле содержалось не более 20 яиц. Затем на предметное стекло наносится примерно 0,2 мл взвеси. Под бинокуляром при увеличении 20–30×, пастеровской пипеткой (с диаметром не более 0,5 мм) оттягивается 1 яйцо и переносится на отдельное предметное стекло в каплю воды. Под микроскопом при увеличении 150–200× убеждаются в том, что яйцо содержит сформированного мирацидия, затем его пастеровской пипеткой переносят в микроаквариум (желательно с округлым дном, как в способе 2). Просмотрев каплю под сильным увеличением бинокуляра и обнаружив в ней яйцо, заполняют микроаквариум водой и через 15–20 мин подсаживают одного активного интактного моллюска на 6–8 часов.

Для получения репрезентативных результатов (учитывая, что часть одиночных яиц могут всё же оказаться нежизнеспособными) необходимо заражать партию моллюсков (в изолированных микроаквариумах) — не менее 15–20 особей.

9.8. Типизация мест обитания моллюсков — первых промежуточных хозяев *O. felineus*

К настоящему времени накоплена большая информация по различным аспектам экологии и особенностям инвазированности трематодами основных промежуточных хозяев *O. felineus* — переднежаберных моллюсков рода *Codiella*. Многие эколого-биологические особенности моллюсков хорошо изучены. Обоснованы: преимущественная приуроченность популяций *Codiella* к пойменным водоемам; локальное распространение моллюсков в биотопах, зависящее от большого ряда гидрологических, гидрохимических и биотических факторов; широкий экологический спектр моллюсков, позволяющий им образовывать популяции высокой плотности даже в высокоминерализованных бессточных водоемах Казахстана; темпы и сроки активной миграции моллюсков в биотопах.

В меньшей степени изучена возможность моллюсков образовывать популяционные группировки в проточных водоемах (прежде всего в руслах малых рек), а также приуроченность популяционных группировок к типам растительных сообществ и связь плотности популяций с видовым составом макрофитов и степенью зарастания. Мало сведений и о визуальных признаках, свидетельствующих о наличии или отсутствии моллюсков в биотопах, в то время как для разработки эффективных способов обнаружения мест обитания моллюсков именно система поиска, основанная на визуальных признаках, необходима в первую очередь.

До недавнего времени отсутствовала классификация водоемов по фактору наличия или отсутствия в них популяций *Codiella* и типизация мест обитания моллюсков. Последний аспект имеет особое значение, так как он непосредственно связан с разработкой типизации очагов описторхоза в целом. Типизация мест обитания промежуточного хозяина *O. felineus* является основой изучения закономерностей реализации инвазионного начала в водоемах.

Фактическим материалом для этого раздела послужили в основном наши исследования, проводившиеся в течение 25 лет в бассейнах рек: Москвы, Оки, Днепра, Ворсклы, Сулы, Сейма, Десны, Псёла, Снова, Хорола, Оби, Иртыша, Тобола, Васюгана, Кети, Тыма, Парабели, Енисея. Общее число обследованных нами водоемов превысило 2500, из них с популяциями *Codiella* — болеет 500. Общее число бентосных проб, взятых с целью обнаружения кодиелл, составляло 13,5 тысяч. Во многих биотопах проводились многолетние исследования динамики популяций моллюсков, характера их инвазированности трематодами, гидрохимического режима водоемов, изменений в фитоценозах (Беэр, 1986).

При типизации мест обитания моллюсков *Codiella* мы учитывали следующие ландшафтно-гидрологические и биотические критерии. В основу 1–6-го критериев положена гидробиологическая классификация С.А. Зернова (1949):

1. Ландшафтная приуроченность водоема и его проточность (водоемы пойменные замкнутые, пойменные сообщающиеся с руслом реки, непойменные, проточные и т.д.);

2. Трофность (водоемы олиготрофные, эвтрофные, дистрофные);

3. Степень сезонного пересыхания (водоемы непересыхающие, полупересыхающие, пересыхающие);

4. Характер донных и прибрежных грунтов (песчаные, супесчано-илистые, илистые с разной степенью заиливания);

5. Параметры водоемов (площадь водного зеркала, глубина в литоральной и центральной зонах, наличие мелководий и т.д.);

6. Характер фитоценозов (выраженность ярусов макрофитов, видовое разнообразие, степень зарастания);

7. Характер популяций моллюсков рода *Codiella*;

8. Основные гидрохимические показатели (pH воды, минерализация, содержание кислорода, ионов железа, нитритов, нитратов, хлоридов, аммония и аммиака, сульфатов и сероводорода, гуминовых кислот), а также степень их сезонной динамики.

Первые семь критериев являются основными, последний — может рассматриваться, как вспомогательный, так как на практике определение количественных параметров гидрохимического режима сопряжено с большими методическими трудностями. Кроме того, большая экологическая валентность вида *Codiella* позволяет моллюскам обитать в водоемах с широким диапазоном основных гидрохимических показателей. Типируя места обитания моллюсков, мы учитывали также разнообразие видового состава сопутствующих животных–гидробионтов.

Тому или иному типу водоема соответствует определенный характер популяций *Codiella,* который является одним из основных критериев типизации мест обитания моллюсков, однако популяции кодиелл могут и отсутствовать даже в тех случаях,

когда водоемы по своим гидрологическим, гидрохимическим и биотическим показателям отвечают экологическому спектру моллюсков. В таких случаях мы можем рассматривать водоемы (или их отдельные участки) как потенциальные места обитания *Codiella*. Наблюдая за динамикой популяций *Codiella в* течение длительного времени (до 15 лет) в Центральном Приобье, мы отмечали формирование популяций кодиелл в пригодных для них водоемах, равно как и обратный процесс — исчезновение популяций, как правило, в результате влияния факторов, связанных с деятельностью человека.

При типизации мест обитания кодиелл большое значение имеет определение характера их популяций, однако прежде чем дать классификацию популяций, поясним, что мы собственно понимаем под популяцией кодиелл. Вопрос этот дискуссируется среди специалистов, но совершенно не освещен в литературе. Мы считаем, что принципиальное определение популяции, данное Н.В. Тимофеевым-Ресовским, А.В. Яблоковым и Н.В. Глотовым (1973), вполне соответствует тому явлению, с которым сталкиваются малакологи и паразитологи, изучая сообщества битиниид: пресноводных, относительно долгоживущих (до 4–6 лет), как правило, в изолированных биотопах, моллюсков: "совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции".

Так как кодиеллы, часто образуют группировки в пойменных, сравнительно небольших по площади водоемах, вычленение популяций и их последующая характеристика не представляют особых затруднений. Значительно сложнее обстоит дело в тех случаях, когда популяционные группировки моллюсков обнаруживаются в больших по площади водоемах: замкнутых (водохранилища, большие непойменные озера) или проточных (малые реки). Здесь понятие "популяция" может применяться условно до тех пор, пока не будет исследована популяционно-генетическая структура кодиелл на достаточно большой территории.

В то же время, нам часто бывает достаточно (без объяснения причин популяционной одно- или разнородности) вычленить популяционные группировки внутри водоема (например, в русле реки на каком-то ее протяжении), которые часто бывают хорошо обособлены, проанализировать структуру этих группировок с дифференциацией ядер и периферийных зон, сопоставить группировки с тем или иным характером фитоценоза, определить их стабильность во времени и пространстве, инвазированность в них моллюсков партенитами трематод и т.д.

Классификация популяционных группировок по их пространственной структуре представлена на рис. 41. Мы показываем все принципиальные варианты, на которые ссылаемся, типируя места обитания моллюсков (рис. 42). На схеме дана классификация мест обитания *Codiella*.

Ниже мы приводим характеристики основных типов мест обитания моллюсков с оценкой значимости важнейших из них для циркуляции возбудителя описторхоза.

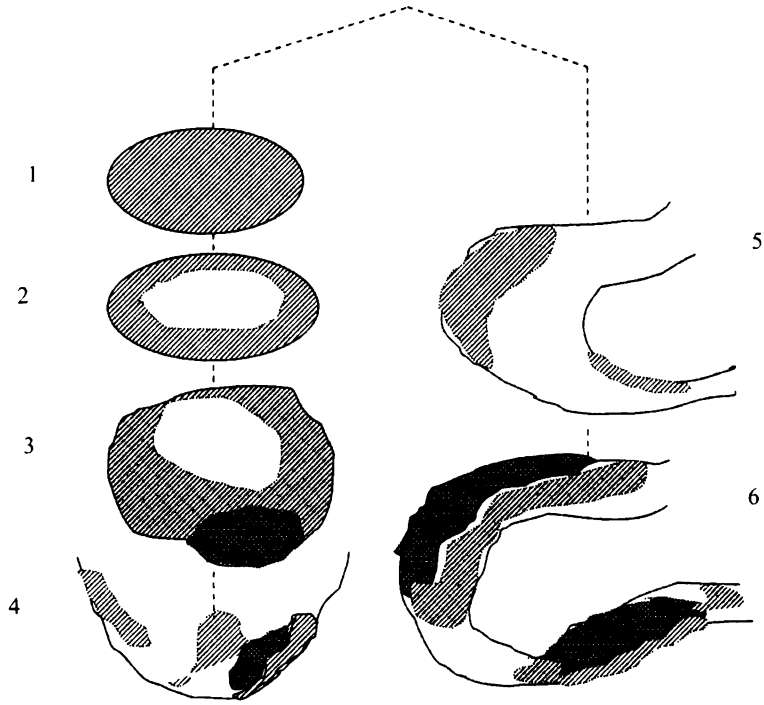


Рис. 41. Классификация популяционных группировок моллюсков рода *Codiela*.
1 — сплошные равномерные популяции по всей площади малых изолированных водоемов; 2 — тороидальные прибрежные популяции без выраженных ядер; 3 — тороидальные прибрежные популяции с выраженными ядрами (как правило в средних по площади — около 1 га — замкнутых пойменных водоемах; 4 — разорваны „пятнистые" популяции в больших по площади замкнутых водоемах (водохранилищах, крупных озерах и др.); 5 — русловые прибрежные (ленточные) популяции с выраженными популяционными группировками в проточных водоемах; 6 — русловые сплошные (по всей ширине русла реки в пределах отдельных её участков) популяции с выраженными популяционными группировками разной плотности.

ТИП 1 (соответствует 1.1.1.(2).1 и 1.1.1(2).2 на схеме классификации водоемов рис. 42). Пойменные, мелкие, хорошо прогреваемые, непересыхающие, полупересыхающие и (или) пересыхающие йвтрофные, реже олиготрофные, озера без выраженного заболачивания.

Подтип 1а (соответствует 1.1.1 (2). 1). Пойменные непересыхающие или полупересыхающие эвтрофные озера.

Отстоят, как правило, не более чем на 2–2,5 км от русла и сообщаются с рекой во время паводков (не обязательно ежегодно), и, таким образом, вода в них периодически обновляется. Площадь водоемов обычно невелика (до 1 га, часто — около 100–300 м^2), глубина в литоральной зоне 0,3–1 м, в центре — от 1,5 до 2,5 м. Берега преимущественно открытые, пологие, супесчано-илистые, донный грунт илис-

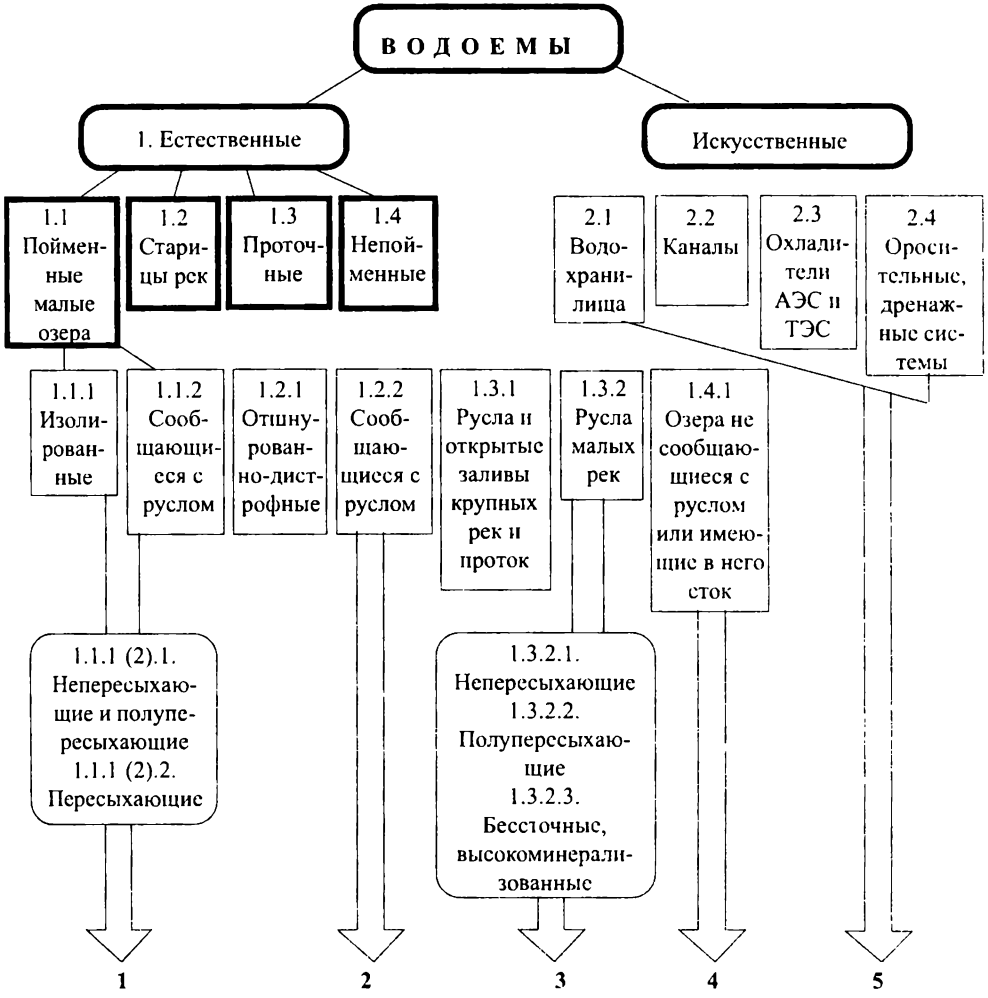


Рис. 42. Классификация (типизация) мест обитания *C. inflata*.
1–5 — основные типы водоемов. В подтипах водоёмов: 1.2.1, 1.3.1, 1.3.2.3, 2 (1–4) численность кодиелл, как правило низкая, распределение – – зональное, или моллюски полностью отсутствуют.

тый или супесчано-илистый. Вода стоячая, чистая, без запаха сероводорода и аммиака, обычно нейтральная или слабокислая (pH=6,0–7,1), богатая кислородом (5–10 мг/л), с умеренным содержанием хлоридов (до 10–50 мг/л), железа (до 3–7 мг/л), фосфатов, нитритов, нитратов (до 1–3 мг/л). В конце летнего сезона, по мере частичного пересыхания биотопов, химический состав воды может изменяться.

Макрофиты представлены растениями всех ярусов: прибрежного, надводного, погруженного и плавающего. Из древесно-кустарниковой береговой растительности преобладают ивы, в фитоценозах водоемов — осока, частуха, сусак зонтичный,

стрелолист, лютиковые, кубышка, рдесты, элодея; обычны хвощи, ежеголовник, вахта, телорез, ситник, роголистник, кувшинка. Для ряда территорий, например УССР, дополнительно характерны аир, омежник, ирисы, уруть. Умеренно представлены рогоз, камыш, тростник, ряска, зеленые водоросли. Отсутствуют синезеленые водоросли. Видовой состав и частота встречаемости макрофитов могут варьировать в зависимости от географического положения водоемов. Степень зарастания всегда умеренная, центральная зона водоемов свободна от зарастания или имеются растения погруженного и плавающего ярусов. Отсутствует обильное зарастание тростником и рогозом, подводные листья которых, отмирая, способствуют загниванию воды. тростником

Животные гидробионты представлены лягушками, молодью рыб, пиявками, различными членистоногими и их личинками, моллюсками: легочными (лимнеидами, планорбидами, булинидамм), переднежаберными (битиниидами, вивипаридами, вальватидами), мелкими двустворчатыми (сферииидами). Богат зоо- и фитопланктон.

В хорошо развитых поймах крупных рек водоемы этого подтипа — наиболее обычные места обитания *Codiella.* Популяции моллюсков могут достигать большой плотности (до 500 экз. и более на 1 м^2). В зависимости от размеров биотопов популяции битиний могут быть сплошными, относительно равномерными (в малых водоемах — около 100 м^2) или тороидальными прибрежными равномерными или с выраженными ядрами популяций, где часто бывает сосредоточено до 80% особей. Популяции представлены всеми возрастными группами, характерно обилие молоди.

Водоемы этого подтипа обычны в пойменных террасах всех крупных рек, типичны для пойм Оби, Иртыша и их притоков, среднего течения притоков Днепра, рек Европейской части России, ряда рек Казахстана.

Подтип 1б (соответствует 1.1.1(2).2) Отличается от подтипа 1а главным образом тем, что водоемы полностью (или почти полностью) пересыхают в конце летнего периода; видовой состав макрофитов обеднен. По мере пересыхания химический состав воды существенно меняется, как правило в сторону резкого уменьшения содержания кислорода и увеличения содержания железа, нитритов, нитратов и др., а иногда, например в ряде регионов Казахстана — в сторону резкого осолонения.

Плотность популяций *Codiella,* как правило, не превышает 100–150 экз./м^2. После пересыхания биотопов значительная часть особей в популяциях (часто до 60% и более) погибает. Оставшиеся моллюски перезимовывают в неровностях микрорельефа, прикорневой системе макрофитов, под растительным опадом. Продолжительность сезонной активности *Codiella* примерно на 1 месяц короче по сравнению с таковой в биотопах подтипа 1а; часто к августу активные моллюски отсутствуют. Водоемы подтипа 1б встречаются в поймах всех европейских, западно-сибирских рек и в поймах рек Казахстана. Резкие колебания гидрохимического режима в течение летнего сезона, как правило, неблагоприятно сказываются на фауне моллюсков вообще и численности популяций кодиелл, в частности.

К водоемам 1-го типа относится большинство пойменных мелких эвтрофных озер. В очагах описторхоза они, как правило, имеют большое эпидемиологическое значение, так как часто бывают расположены в зоне хозяйственной деятельности человека и, как правило, продолжительность их контакта с руслом реки во время

паводков различна. Источниками загрязнения таких водоемов инвазионным материалом служат прежде всего человек, домашние плотоядные и всеядные, иногда дикие, животные. Инвазированность моллюсков партенитами *O.felineus* часто бывает довольно высока (1–5%, в отдельных случаях, когда популяция моллюсков находится в непосредственной близости от источника инвазии — 10–20%) при высокой интенсивности инвазии (до 5–8 тыс. церкарий выходящих за 1 час из одного инвазированного моллюска).

ТИП 2 (соответствует 1.2.2). Сообщающиеся с руслом реки эвтрофные старицы. В них не так отчетливо, как в отшнурованных подковообразных старицах (1.2.1), выражена дистрофность, характеризующаяся разложением взвешенного и донного детрита при обилии аллохтонного гумусового ила; они характеризуются малой прозрачностью и темной окраской воды, бедностью водной растительности, преимущественно болотного характера, бедностью видового состава гидробионтов. Такие старицы обычно непригодны для обитания кодиелл.

В старицах, сообщающихся с руслом реки, не так отчетливо выражен процесс заболачивания, вода периодически обновляется, и по своим гидрохимическим параметрам они могут отвечать экологическому спектру *Codiella*. Водная растительность обычно представлена всеми 4 ярусами; видовой состав и степень зарастания мало чем отличаются от таковых в водоемах 1-го типа. Здесь больше осок, хвощей, на отдельных участках может доминировать рогоз, камыш, тростник с высокой плотностью зарастания.

Распространение кодиелл в старицах носит мозаичный характер. Моллюски образуют ленточные прибрежные или сплошные (по всей ширине русла) популяции с ярко выраженными группировками, где численность моллюсков может достигать сотен и даже тысяч на 1 м^2, например в старице напротив г. Тобольска (Саввиновсий ерик, старое русло Иртыша) плотность популяции моллюсков в отдельные годы достигала 6–7 тысяч экз./м^2. Между нами характерны пространства (от нескольких десятков метров до нескольких километров), вообще не заселенные моллюсками: это либо заболоченные участки с обилием рогоза, камыша, тростника, либо открытые пространства, почти лишенные растительности, с песчаным грунтом.

ТИП 3 (соответствует 1.3.2). Русла малых рек. По целому ряду параметров этот тип отличается от рассмотренных ранее. До недавнего времени существовало мнение о невозможности *Codiella* в принципе образовывать стойкие популяционные группировки в проточных водоемах. По мере накопления фактической информации из различных речных бассейнов, стала очевидной ошибочность такого суждения. Моллюски были обнаружены в руслах малых рек Европы (центральные области России, Украина, Белоруссия), Западной Сибири, Зауралья, Казахстана. Это явление не противоречит утверждению, доказанному многочисленными исследованиями, что основными местами обитания *Codiella* являются все же пойменные озера, однако заставляет по-новому (значительно шире) оценивать экологическую валентность видов, входящих в этот род.

Так как невозможность существования *Codiella* в русловых зонах крупных рек, открытых речных заливах и крупных протоках также доказана, мы рассматриваем здесь только варианты обитания моллюсков в руслах именно малых рек. Популяции моллюсков (рис. 41), при этом могут быть прибрежными ленточными или сплошными (по всей ширине русла). В обоих случаях плотность популяционных группировок может колебаться в широких пределах (от единиц до тысяч на 1 м^2), но, как правило, она не бывает высокой (до 50–100 экз./м^2).

Подтип 3а (соответствует 1.3.2.1). Малые, непересыхающие притоки рек, шириной, как правило, не более 20–50 м, глубиной 0,5–2,5 м. Русло часто распадается на ряд рукавов с медленным течением, вода чистая, дно супесчано-илистое или илистое. Участки с умеренными зарастаниями макрофитов перемежаются со сплошными их зарослями или участками, полностью лишенными растительности. В участках, где макрофиты представлены умеренно, преобладают рдесты, стрелолист с обилием погруженных лентовидных листьев, роголистник, элодея, кубышка, ряска, а из растений надводного яруса, кроме стрелолиста,— частуха, сусак зонтичный, ежеголовник, омежник, водяной лютик, осоки, на Украине — аир, ирисы; умеренно представлены тростник, камыш, рогоз.

Популяции кодиелл могут быть прибрежными, без выраженных группировок, невысокой плотности (от 0,1 до 10–50 экз./м^2) или сплошными, по всей ширине русла, с выраженными популяционными группировками, часто высокой плотности. На участках со сплошными зарослями рогоза, камыша, тростника, моллюски, как правило, отсутствуют, или их плотность очень низка (до 0,1–5 экз./м^2). В местах, лишенных растительности *Codiella* также, как правило, отсутствуют.

Подтип 3б (соответствует 1.3.2.2). Небольшие равнинные реки со слабо выраженным руслом, почти пересыхающим в летний период и при этом разбивающимся на ряд небольших мелководных плесов со слабопроточной водой. В местах пересыхания доминирует луговая растительность (подмареник, лисохвост, лизимахия, манник, болотная незабудка, костер и др.), в непересыхающих участках макрофиты хорошо развиты и представлены, как правило, теми же видами, что и в подтипе 3а. Богата и разнообразна фауна гидробионтов, в том числе моллюсков. *Codiella* встречаются в непересыхающих участках, где могут образовывать популяционные группировки средней (до 100 экз./м^2) или высокой (до 1000 экз./м^2) плотности. Водоемы этого подтипа встречаются в на европейской территории России, Зауралье, Казахстане.

Подтип 3в (соответствует 1.3.2.3). Высокоминерализованные малые бессточные реки Казахстана. По гидрохимическим показателям они резко отличаются от рек Европейской части России и Западной Сибири прежде всего тем, что их общая минерализация примерно в 10–40 раз выше. По общей сумме ионов, например, Обь и Днепр — 100–290 ммг/л, реки же Казахстана (Уил, Нура, Тургай, Сары-Су, Иргиз и некоторые другие) — 1200–9200 мг/л. По другим экологическим, прежде всего биотическим, показателям, реки Казахстана принципиально не отличаются от подтипов 3а и 3б. Популяции *Codiella* (в ряде случаев высокой плотности) в сильноминерализованных реках Казахстана были описаны Е.Г. Сидоровым. Не исключена принадлежность таких моллюсков к особым эвригалинным расам. Этот вопрос еще не вполне ясен.

В очагах описторхоза популяции кодиелл, образующиеся в малых реках, без сомнения, играют существенную роль в циркуляции возбудителя. Инвазированность моллюсков партеногенетическими формами *O. felineus* в них, как правило, не превышает 0,1–0,5%, но в ядрах популяций (в особенности, если основную роль дефинитивных хозяев *O. felineus* играют водяные полевки и (или) ондатры) может достигать 2–5% и более.

В тех случаях, когда ядра популяций большой плотности находятся в непосредственной близости к населенным пунктам, инвазированность моллюсков в них, как правило, максимальна. Одновременно в речных биотопах увеличивается роль природно-очагового фактора за счет подключения к циркуляции возбудителя диких животных (гидрофильных грызунов, кабанов, лис, возможно, насекомоядных и др.), и в этих же биотопах наиболее легко осуществляется контакт церкарий паразита с дополнительным хозяином.

ТИП 4 (соответствует 1.4.1). Непойменные озера. Водоемы обычно эвтрофного типа, часто ацидотрофные (с кислой реакцией воды), реже сидеротрофные (с повышенным содержанием железа), лежащие вне речных долин, на водоразделах, как правило, имеющие сток в речную систему. Могут быть заморными (мелководные, глубиной до 3 м), заболоченные и заиленные, и незаморные (глубиной до 5–6 м) с заболоченными берегами и доминированием осок, частухи, хвощей, рогоза, камыша, вахты. Озера могут достигать большой площади (свыше 10 га), быть одиночными или каскадными. Во втором случае они представляют собой систему озер, соединенных протоками и, как правило, имеющих сливной сток в реку.

Моллюски *Codiella* в озерах могут образовывать прибрежные тороидальные, реже сплошные популяции, часто с выраженными ядрами. Плотность моллюсков обычно низкая или средняя (до 100 экз./м^2). Факторы, обусловливающие существование популяций битиний в озерах, сходны с таковыми в пойменных водоемах. В целом не пойменные озера имеют меньшее эпидемиологическое значение, чем пойменные (1-й тип) и проточные (3-й тип) водоемы, однако на них нередко формируются природные очаги описторхоза.

Водоемы указанных выше типов — основные места обитания *Codiella.* Иногда моллюски могут обнаруживаться в водоемах, которые трудно отнести в выделенным типам, однако такие примеры обычно немногочисленны. Так, нами были обнаружены *C. inflata* в глубоком (до 6 м) небольшом водоеме с обрывистыми песчаными берегами, почти лишенными растительности (пойма р. Сейм, Кролевецкий р-н Сумской области Украины). Среди найденных кодиелл отсутствовала молодь, и поэтому нельзя быть уверенным в существовании здесь постоянной популяции. Нами также были найдены *Codiella* в заводи мелкого лесного ручья (приток р. Васюган, в Зеньковском р-не Полтавской области Украины). Экологические условия в месте обнаружения моллюсков были сходны с таковыми в водоемах 3-го типа.

ТИП 5 (соответствует 2.1 и 2.2). Искусственные водоемы (гидротехнические сооружения).

Мы считаем, что изучение водоемов, составляющих этот тип, является важной задачей в наше время. Таких водоемов со своими, часто весьма различными, характеристиками при нарастающей антропопрессии становится всё больше.

При длительной эксплуатации водохранилищ, каналов, водоемов – охладителей АЭС и ТЭС, в них (их отдельных зонах), могут формироваться экологические условия, пригодные для обитания *Codiella* в течение более или менее длительного периода времени.

Оросительные и дренажные системы обычно являются временно функционирующими сооружениями с резкими сезонными колебаниями уровня воды, и, как правило, в них отсутствуют условия, пригодные для формирования стойких популяционных группировок моллюсков.

Крупные гидротехнические сооружения в период строительства и начала эксплуатации обычно отрицательно влияют на распространение моллюсков (на территории занятой под сооружение водохранилищ), так как естественные биотопы, существовавшие на месте будущих водохранилищ и каналов, по мере заполнения последних претерпевают серьезные экологические изменения.

Спустя 5–10 лет после ввода в эксплуатацию гидротехнических сооружений в них могут вновь сформироваться условия, благоприятные для обитания моллюсков (в зоне мелководий водохранилищ и прибрежной линии каналов). Иногда зарегулирование стоков малых рек путем строительства небольших плотин и глухих дамб ведет к образованию каскадов малых водохранилищ и, при условии отсутствия элементов дистрофности, создает исключительно благоприятные условия для обитания кодиелл, численность которых может превышать 1000 экз./м^2. Условия, создающиеся в таких малых водохранилищах, сходны с таковыми в водоемах типа 3б.

9.9. Влияние абиотических факторов на изменение характера распространения первых промежуточных хозяев *O. felineus*

Мы не раз обращали внимание на значение фактора локальности распространения моллюсков рода *Codiella* в характере передачи возбудителя описторхоза (Беэр, 1973; Беэр и др., 1973, 1974, 1976). Приведем пример (территория среднего течения Оби в пределах Каргасокского р-на, Томской области) влияния ряда абиотических факторов на характер распространения моллюсков во время и после весенних паводков, т.е. в период, когда гидрологические изменения воды, наиболее существенны.

По многолетним данным, уровень воды в Оби в период весеннего половодья на несколько метров превышает меженный, в результате чего река, выходя из берегов, затопляет обширные пространства поймы. Продолжительность затопления, как правило, не менее полутора месяцев. В отшнуровывающихся к середине лета пой-

менных водоемах — основных местах обитания кодиелл, в весенний период (во время паводка) уровень воды достигает 2–2,5 м.

Для изучения состояния моллюсков в этот период и влияния паводка на их рассеивание по территории поймы (пассивной миграции между пойменными водоемами), мы исследовали участки поймы в окрестностях поселков Тымск, Карга, Казальцево, Усть-Тым, Вертикос, т.е. на участке Оби протяженностью примерно в 100 км.

В годы проведения исследований полный спад воды с поймы в пределах Каргасокского района происходил в начале – середине июля. По различным данным, средняя многолетняя дата освобождения поймы от паводка для этих мест — 4 июля.

На затопленной пойме закладывалась серия разрезов, направление и длину которых выбирали с расчетом охвата возможно большей акватории. Интервалы между 439 станциями в разрезах были в среднем 100 м.

На каждой станции драгой облавливали участок дна, площадью приблизительно 16 м^2, регистрировали наличие моллюсков, измеряли глубину и температуру воды и забирали пробы воды для химического анализа в лаборатории, организованной нами в пос. Тымск. В районе станции, где пробы бентоса содержали кодиелл, обследование проводили особенно тщательно (двух-, трехкратно). Моллюсков подсчитывали, определяли их возраст и пораженность (по наличию церкарий) *O. felineus*.

Моллюски были обнаружены в 54 из 439 станций (12,2%). Контуры 20 территорий, занятых моллюсками, были хорошо ограничены, всего на маршрутах 15 разрезов было выявлено 20 таких территорий. На территории, занятой моллюсками, всегда можно было выделить центральную зону с большим числом моллюсков ("костяк популяции") и периферийные участки, где их плотность была ниже.

После освобождения поймы от паводковых вод и отшнуровывания пойменных водоемов сопоставлялись их взаиморасположение и конфигурация с данными разрезов. В большинстве случаев получили почти полное совпадение. Иногда пойменные водоемы в действительности были ориентированы иначе, чем это следовало из первоначальных обследований разрезов. В основном, это наблюдалось в отношении водоемов имеющих вытянутые очертания.

К середине августа пойменные водоемы полностью или частично пересыхали, и на дне и вокруг них мы находили до 33% пустых раковин кодиелл. Полученные нами данные расходятся с результатами Б.Р. Брускина (1956), установившего гибель кодиелл при пересыхании водоемов всего в 2–4,5% случаев. Эта разница в показателях, возможно, обусловлена тем, что мы вели наблюдения в середине лета при энергичном спаде воды с поймы, когда оказавшиеся на поверхности грунта моллюски погибали в первую очередь. Аналогичные наблюдения в годы с различающимся гидрологическим режимом в конце лета, убедили нас в том, что смертность моллюсков в пересыхающих пойменных водоемах составляла в среднем 14,6±3,6%

Выживаемость кодиелл в разных условиях изучали в садках площадью 6,25 м^2, куда помещали по 100 моллюсков одного возраста. Результаты показали, что на поверхности грунта моллюски погибали уже через 1 неделю, в мок-

ром и сухом иле и на грунте с влажной травой — через 2–2,5 недели. Наибольшая выживаемость отмечалась на мокром иле под слоем травы.

Изучение способности *Codiella* мигрировать внутри водоемов, представляет значительный интерес, так как характеризует возможность рассеивания популяции моллюсков по территории поймы во время паводков, когда естественные преграды между водоемами отсутствуют.

Для изучения миграции моллюсков мы метили их вдоль раковины красной нитроэмалью, безвредной для самих моллюсков. 1000 меченых моллюсков были выпущены в районе отметки на площади 100–150 см^2 ("точечно") в пойме близ пос. Тымск. Численность моллюсков в водоеме до начала опыта составляла 40–50 экземпляров на 1 м^2. В последующие годы мы разработали гамма-изотопный метод мечения моллюсков. О нем пойдет речь в следующем разделе

За мечеными моллюсками наблюдали до полного пересыхания водоема, одновременно регистрируя изменения его гидрорежима. Результаты показали, что кодиеллы не способны совершить длительные активные миграции, предпочитая вести оседлый образ жизни. К концу эксперимента (через месяц после выпуска меченых моллюсков) основное их количество было обнаружено в двухметровой зоне от центра выпуска.

Отсутствие у кодиелл тенденции к активной миграции из постоянных биотопов даже при благоприятных для этого условиях (во время весенних паводков при залитой пойме), скорее всего, является защитной адаптацией, выработавшейся в процессе естественного отбора, поскольку моллюски, попавшие в открытую пойму вв случае бурного спада воды — погибают в первую очередь.

Влияние гидрологических факторов на характер распространения и динамику численности кодиелл изучали в водоемах на территориях, расположенных на расстоянии 90 км вдоль русла Оби (от пос. Казальцево до пос. Вертикос) и вдоль русла р. Тым (в 20-километровой зоне от пос. Усть-Тым).

До наших исследований в литературе имелись чрезвычайно скудные данные о влиянии отдельных гидрологических факторов на распространение кодиелл (Мирошниченко, 1954; Дроздова, 1963). Роль многих гидрохимических факторов и, прежде всего количества растворенного в воде кислорода, трехвалентного железа, сероводорода, аммония и аммиака, нитритов, нитратов в распространении и численности моллюсков не была выяснена. Не изучалась связь гидрохимического режима воды с изменениями численности моллюсков в водоемах.

Изучая этот вопрос, мы регулярно, в течение летнего сезона, брали пробы воды в различных по характеру водоемах. В отдельных случаях пробы воды брали с различных глубин и в разное время суток. Всего было взято и исследовано по 16 компонентам 103 пробы воды. Щелочность, жесткость, содержание кальция, кислорода, хлоридов определяли аналитическими методами (Лурье, 1973), количество сульфидов и сероводорода, аммония, аммиака, нитритов, нитратов, фосфатов, трехвалентного железа — фотоколориметрическим методом. Одновременно регистрировали pH, температуру воды, глубину водоемов, наличие и характер растительности в них.

Таблица 13. Информационные функции, коэффициенты связей и эффективности передачи информации одиночных и сопряженных факторов.

Факторы и их сочетания	Неопределенность			Коэффициент		
	явления ($H_{(x)}$)	факторов ($H_{(y)}$)	суммарная $H_{(x\,y)}$	связи (T)	Эффективность передачи информации	
					K	K_1
1. Жесткость воды (G)	1,305	1,294	2,565	0,034	0,026	0,025
2. Содержание нитритов (N)	1,305	1,000	2,212	0,093	0,071	0,093
3. Содержание нитратов (T)	1,035	0,610	1,897	0,049	0,123	
5. Содержание аммония и аммиака (M)	1,305	0,947	2,205	0,047	0,036	0,049
6. Содержание кальция (K)	1,305	1,596	2,850	0,051	0,039	0,031
7. Содержание фосфатов (P)	1,305	1,561	2,841	0,025	0,019	0,016
8. Содержание кислорода (O)	1,305	1,841	3,064	0,082	0,063	0,044
9. Содержание железа (F)	1,305	1,791	3,041	0,055	0,046	0,032
10. Щелочность (R)	1,305	1,777	3,005	0,076	0,058	0,053
11. pH среды (H)	1,305	0,891	2,131	0,065	0,049	0,071
12. Глубина водоема (B)	1,305	1,182	2,363	0,124	0,100	0,052
13. Растительность (C)	1,305	0,760	1,891	0,174	0,130	0,230
14. O, N, F	1,305	4,156	4,938	0,525	0,400	0,122
15. O, S, F	1,305	3,811	4,668	0,448	0,343	0,120
16. K, P, N	1,305	4,085	4,999	0,391	0,290	0,093
17. O, B, C	1,305	3,497	4,134	0,668	0,511	0,201
18. O, C, F	1,305	3,511	4,128	0,670	0,510	0,184
19. K, P, G	1,305	4,101	4,982	0,120	0,205	0,062
20. C, B, H, O, S, N, F	1,305	4,923	4,958	1,270	0,973	0,261

Для оценки степени влияния перечисленных выше факторов и их сочетаний на распространение и численность моллюсков, мы использовали аппарат информационно-логического анализа (Кастлер, 1960; Пузаченко, Мошкин, 1969; Лосев, 1969, 1970; Беэр, 1972). Была выявлена низкая степень связи отдельных факторов с явлением (числом активных моллюсков в водоемах). Теснее других, эта связь выражена в отношении нитритов, кислорода, глубины, наличия или отсутствия растительности (табл. 13).

Низкая степень связи отдельных факторов с явлением — следствие взаимоперекрещивающегося влияния факторов. Более полно их совместное влияние проявляется в сопряженном анализе. Триплеты факторов оказываются значительно информативнее. Мера связи у них (кислород + глубина + растительность; кислород + нитриты + трехвалентное железо; кислород + трехвалентное железо + растительность) значительно выше и составляет соответственно: 0,668, 0,523, 0,670 (при неопределенности явления — 1,305 бит). Еще выше мера связи с явлениями при сопряжении 7 факторов (растительность + глубина + кислород + сероводород + нитриты + трехвалентное железо + pH среды) — 1,270 бит.

Именно эти группы факторы определяют численность активных моллюсков в водоемах, тогда как остальные практически не несут информации о степени их влияния на численность активных кодиелл; их содержание в воде в течение летнего

Таблица 14. Гидрохимический режим водоемов.

Компоненты	р. Обь в р-не пос. Казальцево–Вертикос (участок Оби протяженностью около 110 км.) (июль–август 1973 г)*	Затопленная пойма. Пос.Тымск (начало июля 1973 г.)	Экстремальные значения факторов, в различных водоемах (июнь–август 1973 г.)
РН среды	6,8 (6,6 – 7,0)	6,9	5,8–8,0
Хлориды (мг/л)	Нет	0,3	0– 2,4
Щелочность(мг-экв/л)	1,6 (1,2 –2,8)	1,4	0,3–3,4
Жесткость (мг-экв/л)	1,20 (0,80 –1,73)	0,96	0,64–3,40
Кальций (мг/л)	25,0 (14,0-32,0)	20,0	6,0–62,0
Кислород (мг/л)	6,2 (5,5–7,1)	6,6	0,08- 11,2
Сульфиды и сероводород (мг/л)	0,12 (0-0,24)	0,18	0–1,85
Аммоний и аммиак (мг/л)	0,44 (0,38–1,00)	0,50	0 8,13
Фосфаты (мг/л)	0,18 (0,11–0,23)	0,15	0,03–0,28
Нитриты (мг/л)	0,08 (0,01–0,14)	0,06	0– 0,32
Нитраты (мг/л)	0,4 (0–0,6)	Нет	0 3.2
Железо трехвалентное (мг/л)	1,53 (0,96–2,54)	1,26	0,11–18,24

* Приводятся средние значения и размахи (под ними), встреченные в разных гидрохимических пробах в течение летнего сезона.

сезона было в пределах оптимума для моллюсков, и показатели колебались в незначительном интервале.

Представляет интерес установление экстремальных значений определяющих факторов. Так, содержание химических веществ в воде выше или ниже пороговых значений является причиной резкого снижения численности активных моллюсков в водоемах. Часто такие водоемы оказываются непригодными для обитания кодиелл.

Во время паводков гидрорежим затопленной поймы выравнивается и практически не отличается от гидрорежима русла Оби (табл. 14). Гидрорежим отшнурованных пойменных водоемов за сравнительно короткое время резко меняется, что и является причиной снижения численности активных моллюсков (частичной их гибели, попадания в толщу донного ила и т.д.). В качестве примера можно привести результаты параллельных исследований сезонной динамики гидрохимического режима воды и изменений численности кодиелл в пойменных водоемах в районе пос. Карга (Томская обл.). На рис.43 видно, что в течение июня–августа содержание кислорода в воде резко уменьшается (с 7 до 0,9 мг/л), содержание трехвалентного железа увеличивается (с 1 до 7,3 мг/л), резко увеличиваются концентрации ионов аммония и аммиака и содержание сероводорода. Одновременно значительно уменьшается численность активных моллюсков.

По нашим наблюдениям, водоемы, в которых содержится менее 0,8 мг/л растворенного кислорода, более 9 мг/л трехвалентного железа, 2,5 мг/л нитри-

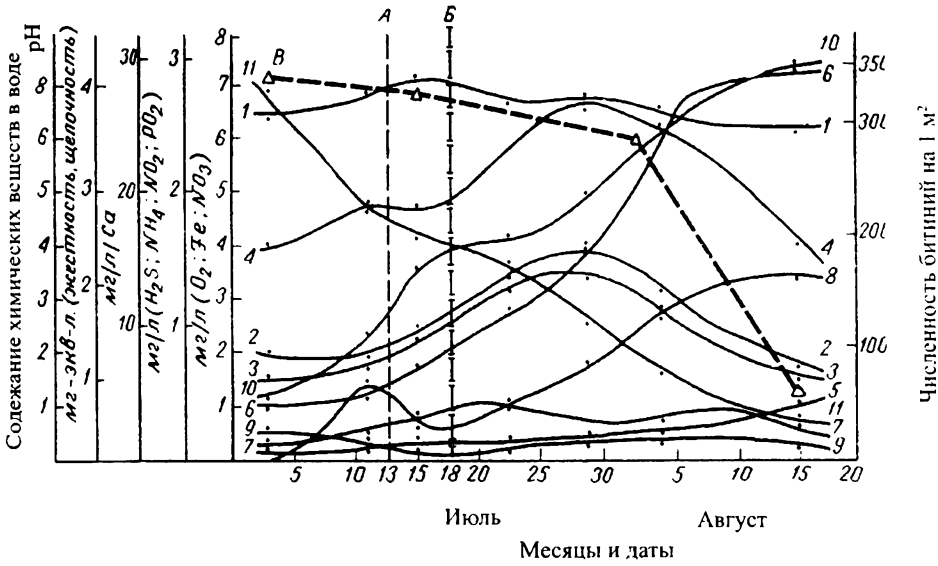


Рис. 43. Сезонная динамика гидрологического режима воды и численность моллюсков рода *Codiella* в пойменных водоемах Оби (район пос. Карга Томской обл.).
1 — pH среды; 2 — щелочность; 3 — жесткость; 4 — кальций; 5 — сероводород; 6 — аммоний и аммиак; 7 — нитриты; 8 — нитраты; 9 — фосфаты; 10 — железо трёхвалентное; 11 — кислород; А — отшнуровывание пойменных водоемов от основного русла Оби; Б — полное освобождение поймы от паводковых вод; В — динамика численности моллюсков рода *Codiella*

тов, 5 мг/л нитратов и менее 5 мг/л кальция непригодны для обитания кодиелл. Таких водоемов на обследуемой территории было около 55%. К ним, например, относились: пойменные водоемы вдоль русла р. Тым (содержание железа превышает 16 мг/л, кислорода менее 0,5 мг/л); ряд водоемов на территориях поселков в непосредственной близости от мест выпаса скота (содержание аммика выше 4,5 мг/л, нитратов 3,5 мг/л, сероводорода 3 мг/л).

В ряде случаев водоемы оказываются непригодными для обитания битиниид вследствие большой глубины, сильного течения и отсутствия даже в береговой зоне высшей водной растительности (русло самой Оби, русла притоков, крупные протоки). Нередко в пойменных водоемах кодиеллы образуют скопления на сравнительно небольших участках акватории у какого-либо одного берега. Их численность при этом может достигать 200–500 экз. на 1 м², в то время как у противоположного берега моллюсков значительно меньше (десятки и единицы на 1 м²) или они вовсе отсутствуют. Тенденция кодиелл к образованию скоплений у одного берега достаточно стойкая (см. раздел 9.9). Сопоставив это явление с изменениями гидрорежима и наличием растительности в разных местах водоемов, мы установили, что в местах с максимальной плотностью моллюсков, параметры определяющих факторов близки к оптимальным, а водная растительность богата и разнообразна.

9.10. Особенности миграции первых промежуточных хозяев *O. felineus*. Метод радиомаркировки

Метод радиомаркировки пресноводных моллюсков

Моллюски родов *Biomphalaria, Bulinus, Planorbis, Oncomelania, Bithynia, Lymnaea,* являясь промежуточными хозяевами трематод, играют большую роль в распространении таких опасных гельминтозов, как шистосомозы, описторхозы, фасциолезы. Применение тех или иных методов мечения позволяет более точно и детально изучать некоторые важные в эпидемиологическом отношении аспекты экологии и биологии моллюсков — промежуточных хозяев.

Сразу следует отметить, что использование известных для других животных способов мечения вызывает ряд затруднений при работе с пресноводными моллюсками. Мечение с помощью наклеек, бирок, искусственных царапин и сколов раковины и т.п. (Philips, 1969; Пичугин, Тибилова, 1973) иногда трудновыполнимо из-за малых размеров и легкой ранимости моллюсков. Часто применяют мечение быстровысыхающей краской (Sheppard, 1951; Pimental et al., 1957), но метка становится невидимой при обрастании раковин водорослями. Кроме того, практически невозможно подобрать такую краску или лак, которые бы надежно сохранялись на моллюске в течение нескольких месяцев. Об этом говорят и литературные данные (Sheppard, 1951; Blinn, 1963), и наши собственные испытания ряда красок, лаков и клеев на аквариумной культуре моллюсков, а также в природе (Беэр и др., 1976). Можно определенно утверждать, что метод мечения моллюсков с помощью красок применим лишь для непродолжительных наблюдений.

С другой стороны, прочное закрепление метки на раковине еще не решает многих других проблем, которые приобретают первостепенное значение на практике. Метку, различимую лишь визуально, можно обнаружить, только обнаружив и поймав моллюска. Целенаправленный поиск меченых особей при этом невозможен. В сложных природных условиях обнаружение меченого моллюска может быть лишь случайным.

Выход из положения дает применение радиоактивных изотопов с достаточно высокой проникающей способностью излучения, которой обладают γ-излучающие изотопы. Помимо обычных возможностей, радиомаркировка позволяет осуществлять поиск, дистанционное слежение и невизуальное обнаружение как отдельных особей, так и скоплений моллюсков практически в любых условиях.

Найт с соавторами (Knight et al., 1968) метили пресноводных моллюсков *Biomphalaria alexandrina* в аквариуме, давая им на протяжении 4–8 недель ^{75}Se-селенометионин вместе с кормом. К сожалению, в их сообщении нет сведений о длительности сохранения полученной радиоактивной метки, но из других работ по изучению поглощения, распределения и выведения радионуклидов (Тимофеева-Ресовская и др., 1958; Тимофеева-Ресовская, Тимофеев-Ресовский, 1958; Johnson

et al., 1962; Malone, Nelson, 1969) известно, что ассимилированные моллюсками радиоактивные элементы (кроме стронция) сосредоточиваются главным образом в мягких тканях, а при переносе моллюсков в чистую воду довольно быстро выводятся из организма. Таким образом, избранный Найтом путь включения радиоизотопа посредством ассимиляции всем телом следует признать непригодным в тех случаях, когда нужна длительно сохраняющаяся метка. В названной работе это было невозможно еще и потому, что применялся сравнительно короткоживущий изотоп: период полураспада ^{75}Se равен 120 дням.

Нами была поставлена задача (Лурье, Беэр, 1980; Беэр, Лурье, 1980) разработать универсальный метод мечения пресноводных моллюсков, который позволял бы дистанционно наблюдать и находить меченых особей, и обеспечивал бы длительное (не менее 1 года) и надежное сохранение метки на моллюсках в природе.

Экспериментальная часть

Поставленные задачи выполняются при фиксации на поверхности раковины γ-излучающего изотопа большей или меньшей жесткости (в зависимости от конкретных, целей исследования). Среди долгоживущих изотопов с γ излучением большой проникающей способности применимы, например, ^{110m}Ag, ^{60}Co, ^{22}Na, ^{134}Cs, ^{152}Eu, ^{65}Zn, ^{54}Mn. Если особенно большая проникающая способность излучения не требуется, можно взять. изотопы с менее жестким ^{125}Sb, ^{133}Ba) или совсем мягким (^{57}Co, ^{144}Ce+^{144}Pr, ^{155}Eu) излучением.

Основная задача фиксации метки на моллюске — подобрать условия прочного сорбирования радиоэлемента на раковине. Мы сочли нецелесообразным брать для мечения изотопы щелочных (Na) и редкоземельных (Eu, Ce) элементов, первые — в силу их низкой сорбируемости, вторые — из-за большой склонности образовывать растворимые внутрикомплексные соединения с органическими веществами, содержащимися в воде, что приводило бы к их десорбции. При первых же лабораторных испытаниях оказалось, что даже такие сильно сорбирующиеся элементы, как Co, Zn, Ag, в воде аквариума медленно, но неуклонно десорбируются с раковины. Попытки использования радиоэлемента без носителя ($^{65}ZnCl_2$) дали те же результаты. В тех случаях, когда к раствору изотопа добавляли кислоту, частично разъедавшую раковину, последующая десорбция изотопа в воду оказывалась значительно меньшей. Это наблюдение подсказало один из путей более прочного закрепления изотопа на раковине. В том же направлении действовал и перевод серебра ($^{110m}AgNO_3$) из ионной формы в металлическую, который мы выполняли обработкой раствором восстановителя. Применение с той же целью ультрафиолетового света ртутной лампы оказалось неэффективным.

Однако только эти два приема (травление раковины кислотой и, в случае применения серебра, его восстановление) не могли в достаточной степени замедлить десорбирование изотопа, нанесенного на поверхность раковины. Особенно значительные потери изотопа происходят в первое время после выпуска меченых моллюсков в воду. С целью резкого уменьшения десорбции именно в начальный

период было решено испытать лаковые или клеевые пленки, закрывающие пятно радиометки. Замедляя десорбцию, пленка в то же время должна способствовать диффузионному распространению изотопа в противоположном направлении, т.е. во внутренние слои раковины, где он и зафиксируется.

Были испытаны различные клеи и лаки: нитроцеллюлозный и ацетатноцеллюлозный клеи, нитроклей для кожи, резиновый и фотоклей, клеи марок БФ-2, БФ-6, "Суперцемент" (ПНР), "Kittifix" (Германия), растворы пенопласта (полиуретана) в хлороформе в полиметакрилата в дихлорэтане, а также нитролаки и маникюрные лаки различных составов. Наиболее длительно удерживалась на раковинах пленка маникюрного лака на основе нитроцеллюлозы с добавками карбоксиметилцеллюлозы и фенолоформальдегидной смолы, растворители — ацетон и толуол (лак "Перламутр", Москва). Пленка такого лака сохранялась на моллюсках, выпущенных в природные водоемы, до 2 лет и более. В аквариумах мы наблюдали отпадение пленки в единичных случаях уже через 2,5–3 месяца. При этом вместе с пленкой теряется некоторое количество радиоизотопа, однако последующий спад радиоактивности у моллюска происходит с небольшой и постепенно замедляющейся скоростью, причем такой же, как и у меченых моллюсков с сохранившейся пленкой. Таким образом, защитная функция пленки важна лишь в начальный период, а в последующем потеря метки уже несущественна. При полевых испытаниях мы находили меченых моллюсков без всяких признаков лака, но радиоактивность их мало отличалась от радиоактивности моллюсков с сохранившейся пленкой лака

Таким образом, для фиксирования радиоактивной метки на раковине применяли комплекс приемов. Для оценки действенности каждого из этих приемов был поставлен эксперимент с разводимыми в аквариумах моллюсками *Biomphalaria alexandrina.* Для мечения использовали растворы $^{110m}AgNO_3$ и $^{60}Co(NO_3)_2$ с добавлением HNO_3 в концентрации около 1 н. В процессе эксперимента, хотя убыль радиоактивности была значительной, остаточная радиоактивность оказалась вполне достаточной для детектирования.

Для ускорения процедуры мечения, моллюсков предварительно раскладывали рядами на пластине со слоем пластилина. Партию моллюсков 50–100 экз. вынимали из воды, удаляли избыток влаги с раковин фильтровальной бумагой и раскладывали на пластине рядами в одинаковом положении — устьем вниз. Раковины слегка придавливали к пластилину. Затем пластину переносили за защитный экран, где и производили все последующие операции.

На сухую поверхность 1–2-го оборотов каждой раковины мягкой волосяной кисточкой наносят слабый мазок (не более 0,5 мкл) раствора изотопа, например ^{110m}Ag — серебра азотнокислого или ^{60}Co- кобальта азотнокислого, содержащего азотную кислоту в концентрации 0,5–1 н, с удельной активностью изотопа 0,05–15 мКи/мл. Если для мечения используют изотоп серебра, раковину после небольшого подсушивания в том же месте вторично смазывают раствором восстановителя (например, фотопроявитель, к которому добавлена щелочь до pH==13). После нового высушивания на воздухе в течение 5–10 мин на этот же участок раковины наносят тонкий слой быстровысыхающего маникюрного лака типа "Перламутр". После высыхания лака моллюсков при помощи кисточки переносили с пластилиновой пластины в аквариум.

Все операции занимают не более 30–40 мин, причем время сушки можно значительно сократить при применении вентилятора. Указанная длительность пребывания моллюсков вне воды не приводила к их гибели. Для повышения производительности мечения можно брать в работу одновременно три партии моллюсков на трех пластинах, каждую со сдвигом во времени на 10–15 мин. Общая производительность такого "конвейера" достигает 400–600 особей в час.

Предварительные полевые испытания

Методику мечения пресноводных моллюсков проверяли в лабораторных условиях на видах *Biomphalaria alexandrina* и *Physa acuta* (Pulmonata) и в полевых условиях на *Bithynia* (Prosobranchia). Результаты многолетних полевых испытаний в очаге описторхоза на севере Томской области описаны далее.

За исключением некоторых механических повреждений моллюсков в процессе мечения (которые явились следствием просто недостаточно аккуратного обращения), никаких других повреждений, в том числе радиационного происхождения, не отмечалось. О чрезвычайно низкой чувствительности моллюсков к действию ионизирующих излучений известно и из литературы (Гродзенский, 1966). Сравнение радиоактивности моллюсков живых и погибших в течение года после начала эксперимента также показывает, что по крайней мере в большинстве водоемов гибель некоторой части популяции меченых моллюсков не была связана с повышенной радиацией. Исключение составили два водоема, № 5 и 10, в которых у погибших особей отмечена несколько более высокая радиоактивность, чем у оставшихся в живых (степень вероятности этого отличия, однако, невелика: $p=0,95$). Возможно, что радиация как дополнительный отрицательный фактор проявилась здесь на фоне других неблагоприятных факторов, например полного пересыхания.

В полевых испытаниях мы наносили на моллюсков такие количества изотопов, которые, по всей видимости, приближаются к предельно допустимым. Сделано это было для того, чтобы оценить максимальные возможности метода. В расчете на 1 особь в среднем приходилось 3 мкКи ^{110m}Ag и 9 мкКи ^{60}Co (удельная активность растворов была соответственно 5 и 15 мКи/мл). В обычной практике можно ограничиться значительно меньшими количествами изотопов.

Поиск и слежение за мечеными моллюсками осуществляли с помощью портативных полевых сцинтилляционных радиометров типа "Кристалл" (СРП-2, СРП-68). Загерметизировав датчик радиометра, мы могли обнаруживать меченых особей под водой на глубине до 1,5–2 м. Прибор начинает "чувствовать" отдельного меченого моллюска в толще воды с расстояния до 0,5–1 м, а на поверхности земли — с расстояния до нескольких метров. Скопления меченых моллюсков обнаруживали с расстояния до 10–20 м.

Спустя год после мечения интенсивность излучения от единичного моллюска составляла в среднем 1000–2000 имп/с (крайние значения 500–5000; измерения выполняли с расстояния 15 мм от торца датчика). Такая радиоактивность более чем достаточна для надежного детектирования каждой меченой особи с перспективой на 2–3 года вперед.

Выводы из экспериментального (лабораторного) раздела могут быть следующие:

— Предложен новый метод мечения пресноводных моллюсков с помощью долго-живущих гамма-излучающих изотопов.

— Применение метода обеспечивает большую длительность сохранения метки (не менее 2 лет) с высокой степенью надежности (т.е. с низкой вероятностью случайной ее потери).

— Высокоактивная радиометка позволяет вести целенаправленный поиск меченых моллюсков в сложных для наблюдения условиях (под водой, снегом, льдом, в донном иле, в густой растительности и т.п.), а также дистанционно следить за перемещением отдельных моллюсков или их скоплений без вмешательства извне.

— Метод прост в исполнении, безопасен и не требует применения сложного оборудования; он применим для мечения практически любых пресноводных, а также наземных моллюсков.

Результаты многолетних полевых экспериментов

С изучением миграционных особенностей моллюсков первых промежуточных хозяев *O. felineus* связан широкий круг вопросов, касающихся особенностей их экологии и зараженности в очагах заболевания. Изучение сроков и темпов активной миграции моллюсков необходимо и для прогнозирования времени заселения моллюсками новых для них мест обитания, (например, при гидротехническом строительстве, при сооружении водоемов–охладителей АЭС и ТЭС), или же при восстановлении численности популяции моллюсков в водоемах, подвергавшихся какому-либо антропогенному воздействию.

В литературе крайне мало сведений, касающихся активной миграции битиниид внутри водоемов и активной или пассивной их миграции по территории речной поймы между постоянными пойменными водоемами во время паводков. Относительно вертикальной миграции битиниид, т.е. их способности зарываться в ил на дне водоемов после их пересыхания, в литературе также имеются скудные и противоречивые сведения. Моллюсков находили зарывшимися в грунт на глубине не более 0,5 см (Брускин, 1956), или чаще на поверхности грунта под отмершими растениями (Заболоцкий, Пирогов, 1968), в то же время некоторые авторы отмечали способность битиний зарываться в ил на глубину до 4–5 и даже 8 см (Лисицкая, 1956; Шустов, 1973; Сидоров, 1975).

Миграцию моллюсков невозможно изучать без применения надежных способов мечения моллюсков, причем таких, которые бы обеспечивали сохранность метки в условиях длительного полевого эксперимента (до 2–4 лет) и позволяли бы дистанционно следить за перемещениями моллюсков в труднодоступных для наблюдений условиях (под водой, в слое растительного опада, в грунте на дне водоемов и т.д.).

Применив разработанный нами способ (А.А. Лурье, С.А. Беэр. Авторское свидетельство на изобретениен № 642890. Б.И. № 28. С.246) радиомаркировки моллюсков с использованием γ-излучающих изотопов (^{110m}Ag и ^{60}Co) для мечения битиниид в очаге описторхоза на севере Томской обл., мы в течение 4-летних сезонов изучали

Таблица 15. Характеристика водоемов, в которые был осуществлен выпуск моллюсков, меченных радиоизотопами.

Месторасположение водоема	Площадь водоема в м^2	Сведения о пересыхании*	Плотность популяций кодиелл в экз/м^2	Число выпущенных меченых моллюсков	Использованный изотоп
1. 3 км ниже пос.Тымск	370	П	40–80	500+500	^{60}Co
2. Там же	670	П.П	30–50	500	^{60}Co
3. 4 км. ниже пос.Тымск	350	Н.П.	1–10	500	^{60}Co
4. 7 км. ниже пос.Карга	2800	П.П	2-30	500	^{60}Co
5. Напротив пос. Карга	1040	П.	250–350	500	^{110m}Ag
6. Пойма протоки Тымск	270	П.П.	0**	500	^{110m}Ag
7. Там же	930	П.	40–60	500	^{110m}Ag
8. 10 км. ниже Казальцево	160	П.П.	70–140	500	^{110m}Ag
9. 3.км.выше пос. Тымск	1350	Н.П.	30–70	500	^{110m}Ag
10. Там же	2600	Н.П.	100–150	500	^{110m}Ag

* П — водоем пересыхающий; П.П. — полупересыхающий; Н.П. — непересыхающий.
** — Водем подвергался моллюскицидной обработке в июле 1973 г. До обработки плотность популяции моллюсков составляла 40–50 экз./м^2. Во время выпуска меченных моллюсков водоем был свободен от моллюсков.

Таблица 16. Площадь расселения меченых моллюсков родаCodiella внутри контрольных биотопов (1975–1978 гг.)*.

№ водоема	Площадь расселения меченых моллюсков, в м^2, выявленные во время контрольных проверок					Относительная площадь расселения, в 5 от общей площади водоема, по данным 1977 г.
	30.07–25.08 1975 г.	9.06–23.06 1976 г.	6.07–1.08 1977 г.	24.07–9.08 1977 г.	14.07–25.07 1978 г.	
1	6+4	28+6	72	98	64	19
2	9	42	128	75	112	20
3	–	43	–	–	82	3**
4	9	19	87	–	94	3
5	6	30	137	–	118	13
6	1	9	8	8	8	3
7	4	14	73	22	34	7
8	12	63	132			83
9	4	23	90			7
10	16	24	110	134		4

* — Площади водоемов те же что в табл. 15. ** — Данные 1978 г.

следующие стороны биологии *Codiella*: 1) пути и скорость расселения моллюсков в водоемах разного типа; 2) динамику расселения моллюсков внутри водоемов в течение одного эпидсезона (начиная с момента разлива реки и затопления водоемов, до спада воды и пересыхания пойменных водоемов) в течение ряда лет; 3) вертикальную миграцию моллюсков, т.е. возможность их закапывания в ил на дне водоемов; 4) вы-

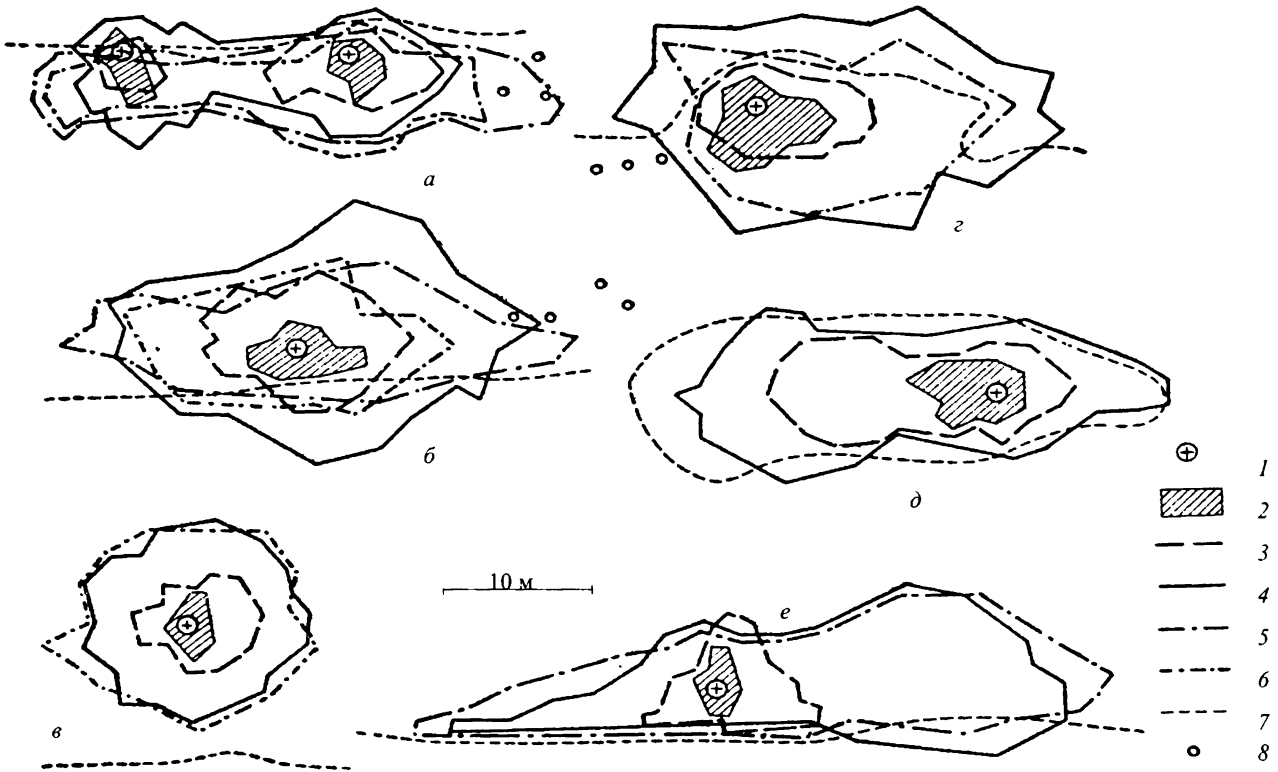


Рис. 44. Миграция моллюсков рода *Codiella,* меченных радиоизотопами, внутри контрольных биотопов. *а–е* — водоемы в которых проводились эксперименты; *1* — центр выпуска меченных моллюсков в водоёме (1975 г.); *2* — территория скопления моллюсков вокруг центра выпуска; *3* — площадь, занятая расселившимися меченными моллюсками, через 1 год после выпуска; *4* — площадь, занятая расселившимися меченными моллюсками через 2 года после выпуска; *5* — миграция меченных моллюсков внутри водоемов в течение летнего сезона; *6* — площадь, занятая расселившимися меченными моллюсками, через 3 года после выпуска; *7* — береговая линия водоемов: *8* — места обнаружения единичных меченных моллюсков в июле 1978 г.

живаемость моллюсков при наступлении неблагоприятных климатических условий.

Подробно описание способа мечения приведено выше. В этом разделе приводятся в основном результаты наиболее интересной и важной конечной (полевой) стадии эксперимента, который проводился в среднем течении Оби, в Каргасокском р-не Томской области.

Метили моллюсков рода *Codiella* на 2-м году их жизни. При этом исходили из того, что эксперимент был рассчитан на 2–3 года, а в водоемах Томской обл. основной костяк популяции составляют 3–4-летние моллюски; 5-летние особи встречаются значительно реже, 6-летние особи единичны; моллюски более старших возрастов не встречались.

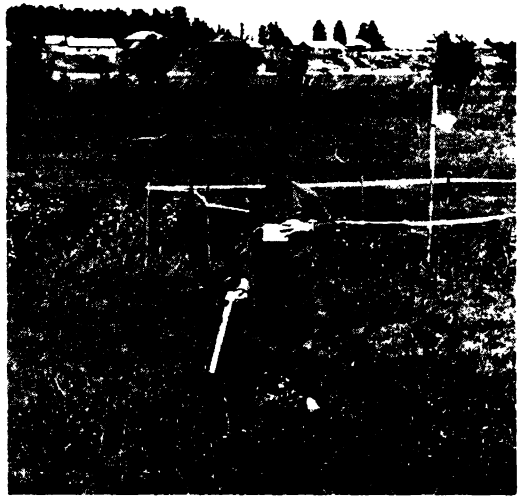


Рис. 45 А. Детектирование моллюсков – промежуточных хозяев *O. felineus*, меченных радиоизотопами. Пос. Тымск, Каргасокского р-на, Томской области. Оконтурен участок, занятый меченными моллюсками, расселившимися за 1 год.

Моллюсков маркировали и выпускали в контрольные водоемы по 500 экз. с 17 по 26 июля 1975 г. Маркированные моллюски были выпущены в 10 пойменных водоемов в окрестностях пос. Тымск, Казальцево, Усть-Тым, Карга. Общее количество выпущенных меченых моллюсков 5285 (2735 — помеченных ^{60}Co и 2550 — ^{110m}Ag). Меченых моллюсков выпускали "точечно", т.е. на площади около 1 м^2. Основные сведения о водоемах, в которые был произведен выпуск меченых особей, содержатся в табл. 15. Контрольные промеры площадей, занятых расселившимися моллюсками, производили через 1 мес. после выпуска; через 1 год (в июне 1976 г.); через 2 года (в 1977 г., дважды — в июне и августе) и через 3 года (в июле 1978 г.). Поиск меченых моллюсков производили с помощью портативных радиометров типа "Кристалл" (СРП-2 и СРП-68-01).



Рис. 45 Б. Живые моллюски р. *Codiella* (*C. troscheli*), меченые ^{110m}Ag, в середине первого года полевого эксперимента (через 1 мес. после выпуска контрольной партии в 500 экз.) на участке донного грунта частично пересыхающего пойменного водоема. Высшая водная растительность, для удобства съемки удалена.

Поиск меченых особей и оконтуривание площадей, занятых расселившимися мечеными моллюсками, осуществляли многократным "прочесыванием" территории

вокруг центров выпуска. При движении от периферии к центру фиксировали резкое нарастание радиации (по стрелке контрольного прибора и звуковому индикатору телефона). В этом месте ставили контрольную вешку, а после того как площадь была оконтурена; для наглядности вешки соединяли белой или цветной тесьмой. Полученный контур промеряли, фотографировали и проводили в нем поиск меченых моллюсков.

Основные результаты эксперимента, длившегося 4 года и закончившегося в 1978 г., отражены в табл. 16 и на рис. 44.

Главный вывод заключается в том, что моллюски рода *Codiella* ведут оседлый образ жизни и не совершают дальних активных миграций, что, по-видимому, является защитным адаптивным признаком. Выход моллюсков за пределы постоянных биотопов даже при благоприятных для этого условиях (например, во время весенне-летних паводков, когда биотопы оказываются под толщей разлива) практически не происходит, поскольку моллюски, попавшие в открытую пойму после спада воды, погибают в первую очередь.

Средняя площадь, занятая расселившимися моллюсками в каждом водоеме за 3 года, составляет 93±13 м^2. При этом важно отметить, что лишь единичные водоемы, оказались к концу эксперимента из-за своих небольших размеров заняты расселившимися моллюсками почти полностью. Большинство водоемов большей пло-



Рис. 46. Детектирование моллюсков — промежуточных хозяев *O. felineus* меченных радиоизотопами. Территория поймы между пос. Ты и пос. Усть-Тым. Оконтурены участки, занятые мечеными моллюсками, расселившимися за 2 года.

щади оказались заняты расселившимися моллюсками в среднем лишь на 9,4±1,5%, т.е. даже в пределах одного биотопа моллюски за 3 года заняли сравнительно небольшую площадь.

Миграция моллюсков происходит в основном вдоль береговой линии водоема, что находит отражение в конфигурации контрольных контуров. В тех же случаях, когда выпуск меченых моллюсков был осуществлен вдали от берега, а водоем надолго затоплялся во время паводков, расселение моллюсков шло более или менее одинаково "во все стороны" (рис. 45, 46).

В период весенне-летних паводков, когда пойменные водоемы оказываются залитыми, моллюски после зимней диапаузы могут частично выходить за пределы постоянных биотопов, однако такие "выбросы" никогда не бывают значительными.

По мере спада воды и пересыхания водоема, моллюски концентрируются в той его части, которая наиболее увлажнена и где сохранилась более густая и разнообразная растительность. Это находит отражение в изменении контура расселившихся меченых моллюсков внутри биотопа к концу летнего периода. Нам лишь однажды удалось обнаружить одного живого меченого моллюска на относительно большом удалении (около 50 м) от центра выпуска на освободившейся от воды пойме. Возможно, здесь сыграла роль не активная, а пассивная миграция и моллюск был отнесен на такое расстояние вместе с плавающим субстратом.

К концу эксперимента (в июле 1978 г.) большинство меченых моллюсков погибло. Мы находили лишь пустые раковины или осколки раковин. Радиоактивность таких пустых раковин или их фрагментов, так же как и сохранившихся живых моллюсков, оставалась достаточной для их детектирования, и контуры, образованные их скоплениями, обозначались вполне отчетливо, однако по сравнению с летом предыдущего года, изменения в контурах наблюдались незначительные. Тем не менее, отдельные оставшиеся живыми меченые моллюски в некоторых водоемах успели за весенне-летний период 1978 г. отмигрировать от центра выпуска на довольно значительное расстояние (до 20–30 м).

Пользуясь возможностью дистанционного обнаружения меченых моллюсков в грунте и под отмершими растениями, мы регулярно (несколько раз в сезон) в течение 1975–1978 гг. исследовали грунт в различных местах ложа пересохших водоемов для установления глубины "закапывания" кодиелл, одновременно проверяя их выживаемость на дне водоемов после спада воды. Методика поиска при этом заключалась в следующем: внутри контура, образованного расселившимися мечеными моллюсками, вырезали брикет грунта (25×25×25 см). Брикет выносили за пределы контура и с помощью радиометра проверяли наличие в нем меченых особей. Убедившись в их присутствии, брикет разрезали на поперечные пласты и в каждом из них вели поиск моллюсков. Подобные операции повторяли многократно в различных местах биотопов с разным режимом увлажнения.

В результате установили, что моллюски переживают неблагоприятный для них период засухи в верхних слоях грунта под слоем растительности. Их в массе обнаруживали на глубине до 2 см. Ниже этого уровня (до 3,5 см) были найдены единичные экземпляры. В более глубоких слоях кодиеллы найдены не были. В связи с этим мы считаем, что вопрос о закапывании кодиелл может быть решен окончательно. У мол-

люсков (вдобавок с закрытой крышечкой) нет механизмов, которые позволяли бы им активно "закапываться" в донный грунт. Правильнее говорить не о "закапывании" битиниид, а о "заносе" их илом и перегнивающей растительностью в период ухода воды и пересыхания водоемов. У исследователей, находивших моллюсков в грунте на некоторой глубине, могло создаваться впечатление об их активном "закапывании".

Наибольший процент живых моллюсков был найден в местах с наилучшим режимом увлажнения, как правило, у какого-то одного берега водоема, в тех местах, где сохранилась обильная растительность. И только в таких местах были найдены кодиеллы с партенитами *O. felineus* на стадии редии.

9.11. Сезонная динамика пораженности моллюсков *O. felineus*

При сопоставлении трех факторов: динамики пораженности первых промежуточных хозяев *O. felineus*; продолжительности периода зимней диапаузы моллюсков и динамики гидрологического режима водоемов было отмечено, что полное освобождение поймы от паводковых вод и отшнуровывание пойменных водоемов, как правило, происходит раньше, чем число пораженных моллюсков в водоемах достигает максимума. Следовательно, в тот период, когда водоемы уже частично или полностью изолированы, они представляют наибольшую опасность для заражения карповых рыб, в основном сеголеток, которые остаются в водоемах, или попадают в них по узким непересыхающим протокам.

Этот факт, наряду с локальностью распространения моллюсков и ограниченной продолжительностью жизни метацеркарий в теле рыбы, позволяет объяснить неравномерную пораженность рыбы личинками *O. felineus*. Факт постепенного, а с середины июля — резкого увеличения пораженности моллюсков, с ярко выраженным пиком в конце этого месяца представляет особый интерес для установления основных сроков заражения моллюсков.

Восемь с половиной месяцев в году (со второй половины августа по середину мая) заражения моллюсков не происходит, поскольку они находятся в состоянии зимней диапаузы (рис. 47).

С середины мая по середину августа заражение моллюсков теоретически возможно (они активны), но поскольку для завершения партеногенетического цикла развития личинок в моллюске требуется около 2 месяцев, моллюски, заразившиеся в середине мая, не раньше, чем в середине июля, становятся опасными для рыб.

В моллюсках, заразившихся в июне – июле, партениты к концу лета развиваются до стадии редий. Возможно ли выживание моллюсков, зимующих с партенитами на этой стадии, точно не известно. Есть данные о том, что зараженные моллюски обладают повышенной чувствительностью к изменениям внешней среды и при засухе или резком понижении температуры погибают в первую очередь (Sewell, 1922; Wesenberg-Lund, 1934; Porter, 1938; Гинецинская, 1968; Arvy, 1972; Kendall, 1970).

Между тем известно, что трематоды на стадии спороцист могут перезимовывать в моллюсках (Куприянова-Шахматова, 1957; Черногоренко-Бидулина, 1958; Фролова, 1958; Здун, 1961; Гинецинская, 1968), однако моллюски, зимующие с партенитами на стадии редий, скорее всего погибают. О патологическом воздействии партенит на физиологические функции организма моллюсков, которое может привести к гибели зараженных особей, делаются выводы в работах Mattner (1970) и Reader (1971).

В наших исследованиях, проводившихся в среднем течении Оби, помимо прямых экспериментов в лаборатории, относительно гибели зараженных моллюсков в осенне-зимний период, свидетельствует следующий факт. В июне в водоемах обна-

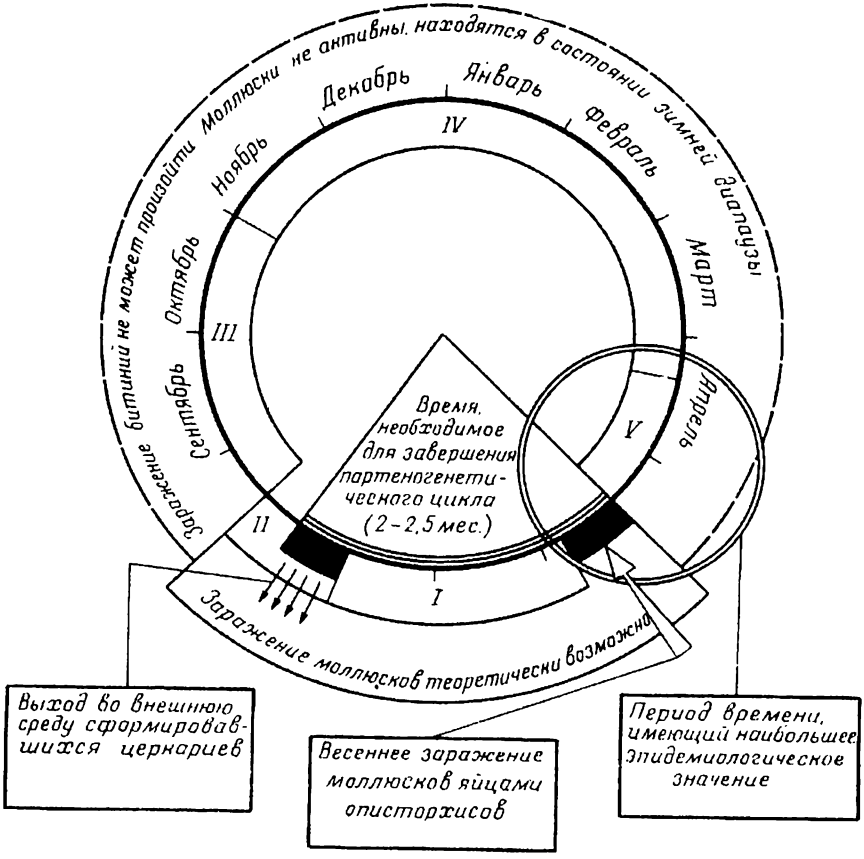


Рис. 47. Сроки активности *Codiella*, заражения яйцами *O.felineus* и длительность партеногенетического цикла описторхиса.

I — в моллюсках, заразившихся в этот период, к началу зимней диапаузы сформируются не вполне зрелые церкарии; *II* — в моллюсках, заразившихся в этот период, к началу зимней диапаузы сформируются спороцисты; *III* — инвазионный материал поступает в воду, но не может попасть в моллюсков; *IV* — инвазионный материал не поступает в воду, яйца быстро гибнут под воздействием низкой температуры; *V* — инвазионный материал в обилии поступает в водоемы. Происходит заражение моллюсков.

руживали не более 2,8% моллюсков с описторхисами на стадии редий (рис. 48). По-видимому, это были те особи, в которых к началу зимней диапаузы прошлого года сформировались спороцисты, а не моллюски с редиями, сформировавшимися к моменту зимней диапаузы. В противном случае, весной процент моллюсков с редиями был бы гораздо выше и приближался к летнему максимальному.

Сам факт низкой пораженности моллюсков весной и в начале лета, с последующим резким ее нарастанием, а затем спадом в конце лета говорит о том, что заражение основной массы моллюсков происходит все же весной данного года, а не является следствием продолжающегося развития перезимовавших партенит. Этим дополнительно объясняется быстрое снижение уровня пораженности моллюсков (часто до "нуля") в водоемах, куда прекратилось или резко уменьшилось поступление инвазионного материала (например, при ликвидации старых неблагоустроенных или временных поселков). Таким образом, весна является основным сезоном заражения моллюсков, что обусловливается еще и тем, что яйца описторхисов, поступающие в этот период в водоемы, могут длительно сохранять жизнеспособность.

Заражение основной массы популяции моллюсков весной данного года, обусловливает возможность завершения партеногенетического цикла развития описторхиса и массовое заражение карповых рыб (в основном сеголеток) в середине – конце июля.

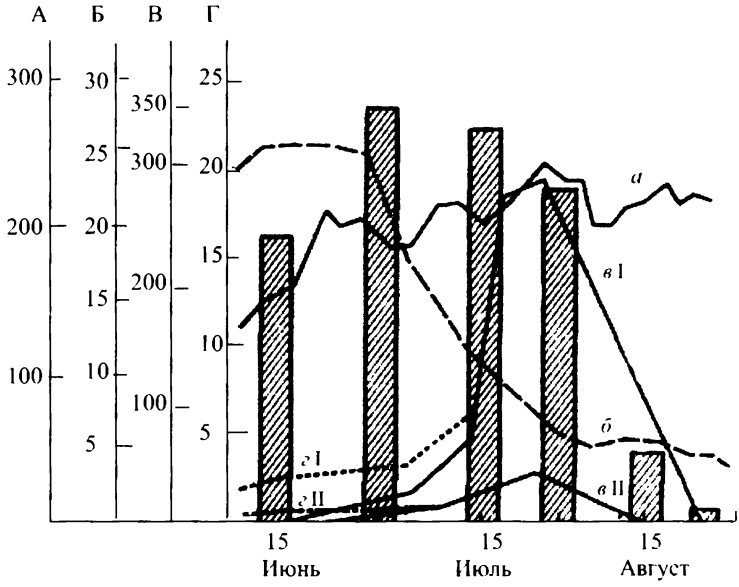


Рис. 48. Сезонная динамика пораженности битиний личинками описторхисов, численность моллюсков, гидрологические и температурные режимы водоемов (июнь–август 1973 г.).
А — уровень воды (в см); *Б* — температура воды; *В* — численность битиний на 1 м²; *Г* — экстенсивность инвазии битиний личинками описторхисов (в %). Столбики — численность моллюсков. *а* — температура воды; *б* — уровень воды в водоемах; *в* — пораженность моллюсков церкариями описторхисов; г — пораженность моллюсков редиями описторхисов. I — в группе водоемов близ пос Карга; II — в группе водоемов близ пос. Усть-Тым.

10. Мирацидии и партениты

10.1. Морфология мирацидиев и партенит

Яйцо и мирацидий (рис. 49, А, Б).

Яйца описторхиса овальной формы, желтоватого цвета, с крышечкой на одном из полюсов. На месте соединения скорлупки и крышечки имеется утолщение в виде валика. Внешняя морфология яиц *O. felineus* и других описторхид, на основании данных сканирующей электронной микроскопии, анализировалась нами в разделе 7.2 (рис. 18, 19, 22).

Содержимое оболочки состоит из одной крупной оплодотворенной яйцеклетки и 2–4 желточных клеток. К моменту выхода из матки гельминта яйца содержат сформированных личинок — мирацидиев, которые имеют удлиненно-овальную форму и несут многочисленные реснички.

В центре находятся крупные двухъядерные железы проникновения (апикальные), протоки которых открываются на переднем конце тела. Сбоку от апикальных находится железа вылупления, имеющая вытянутую форму. Ее узкий выводной проток направлен вперед и открывается наружу рядом с протоками желез проникновения. Секрет железы помогает мирацидию выйти из оболочки яйца. Экскреторная система представлена двумя мерцательными клетками. В задней трети тела мирацидия располагаются генеративные клетки.

Материнская спороциста (рис. 49, В). Вышедший из яйца мирацидий через стенку кишечника моллюска проникает в гемоцель и претерпевает регрессионный метаморфоз. Он утрачивает свои личиночные органы (железы, покровные пластины, реснички и др.), сохраняя только зародышевые клетки и протонефридии, и превращается в материнскую спороцисту. Последняя представляет собой тонкостенный мешок, заполненный зародышевыми шарами, из которых развиваются редии. У некоторых трематод из зародышевых шаров развиваются опороцисты (дочерние) сем Cyathocotylidae, Lecithodendriidae и др. Кроме гемоцеля, у других семейств трематод спороциста локализуется в стенке кишечника, мантии и реже — в печени моллюска.

Редия (рис. 49, Г). У *O. felineus* она имеет вид толстостенного мешка с коротким бесформенным кишечником и крупной округлой глоткой, локомоторные выросты отсутствуют. Сразу за глоткой расположены 7 пар слюнных желез. Экскреторная система представлена латеральными сильно извитыми каналами, в которые впадают капилляры от мерцательных клеток. В задней части тела находятся многочисленные генеративные клетки, из которых образуются зародышевые шары. Общий вид редии и спороцисты для *O. viverrini* показан на рис. 85. В том же режиме исследования (с помощью сканирующей электронной микроскопии) редии и спороцисты *O. felineus* ничем не отличаются от *O. viverrini.*

Редии других трематод, паразитирующих в битияиях, имеют разную форму мешковидную, с длинным кишечником и локомоторными выростами в задней тре-

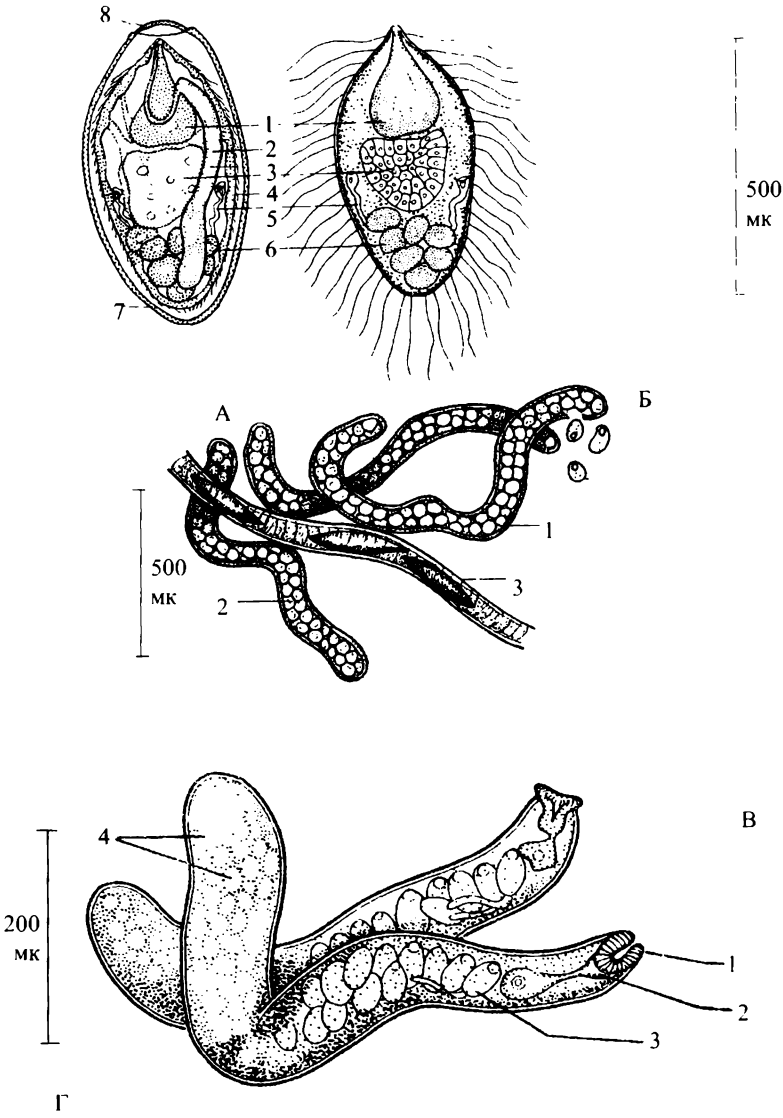


Рис. 49. *O. felineus:* А — яйцо. Б — схема строения мирацидия: 1 — апикальная железа, *2* — железа вылупления, 3 — мозговой ганглии, 4 — реснички, 5 — экскреторная система; 6 — зародышевые клетки, 7 — оболочка, 8 — крышечка. В — спороцисты: 1 — спороциста прикрепленная к стенке среднего отдела кишечника моллюска, 2 — зародышевые шары, 3 — кишечник моллюска с формирующимися фекальными сумками, 4 — молодые редии. Г — редия *O. felineus:* 1 — ротовая присоска, 2 — глотка, 3 — формирующиеся церкарии, 4 — зародышевые шары.

ти тела (Psilostomidae, Echinochasmidae), мешковидную, с толстым длинным кишечником без локомоторных выростов (Notocotylidae), с коротким шарообразным кишечником (Monorchidae). У трематод трех семейств материнская спороциста отрождает дочерних спороцист. Последние лишены глотки и кишечника и имеют червеобразную (семейство Cyathocotylidae), мешковидную (семейство Prosthogonimidae) или короткую бочковидную (семейство Lecithodendriidae) форму.

Церкария (рис. 50). Церкарии описторхов при свободном парении в толще воды имеют форму "курительной трубки", хвост находится по отношению к телу под углом 90°. Тело коричневого цвета, овальной формы, с несколько зауженным передним и расширенным задним концом. Длина тела фиксированной горячим 4% формалином церкарии 0,130–0,182, ширина — 0,066–0,092 мм. На переднем конце расположена ротовая присоска размером 0,026×0,031–0,031×0,036 мм. Брюшная присоска в виде зачатка находится на середине тела. Тело личинки одето тегументом, вооруженном в передней трети шипиками. На переднем конце тела, вокруг ротового отверстия, расположены 16 крупных шипов проникновения, направленных острием вперед. С их по мощью церкарии проникают во второго промежуточного хозяина — рыбу.

В середине тела лежат 20 крупных желез проникновения со светлым ядром и зернистым содержимым темно-коричневого цвета. Их выводные протоки собраны в 4 пучка. Латеральные пучки содержат по 4, а медианные по 6 протоков — 4:6:6.4. Подсчитать число желез трудно, но отверстия их протоков хорошо заметны на переднем крае ротовой присоски, и по ним можно судить о количестве самих желез. Количество и расположение желез проникновения имеет важное таксономическое значение. У близких и очень похожих церкарии рода *Metorchis* желез проникновения — 14.

С каждой стороны тела по 14–16 цистогенных желез, особенно хорошо заметных при серебрении. Их секрет идет на построение оболочки цисты. Кроме них вдоль срединной линии тела размещены слизистые железы, которые функционируют обычно во время пребывания личинки в организме моллюска.

В передней трети тела на уровне глотки находится пара глазных пятен прямоугольной формы с черным пигментом. По всему телу расположены тонкие сенсорные волоски.

Пищеварительная система недоразвита и представлена короткой предглоткой и маленькой округлой глоткой. Ветви кишечника отсутствуют.

Выделительная система состоит из мерцательных клеток — прото-нефридиев и системы каналов, соединяющих их с экскреторным пузырем. Последний находится в задней трети тела и имеет поперечно вытянутую форму, которая меняет свои очертания в зависимости от движения тела личинки.

Для церкарии *O. felineus* характерен тип экскреторной системы "Mesostoma", где главные собирательные каналы, впадающие в выделительный пузырь выше уровня зачатка брюшной присоски, распадаются на передний и задний каналы второго порядка. Последние принимают в себя мелкие каналы 3-го порядка, в которые впадают капилляры, идущие от мерцательных клеток. Эти клетки расположены симметрично по бокам тела группами по 5. Количество и расположение клеток

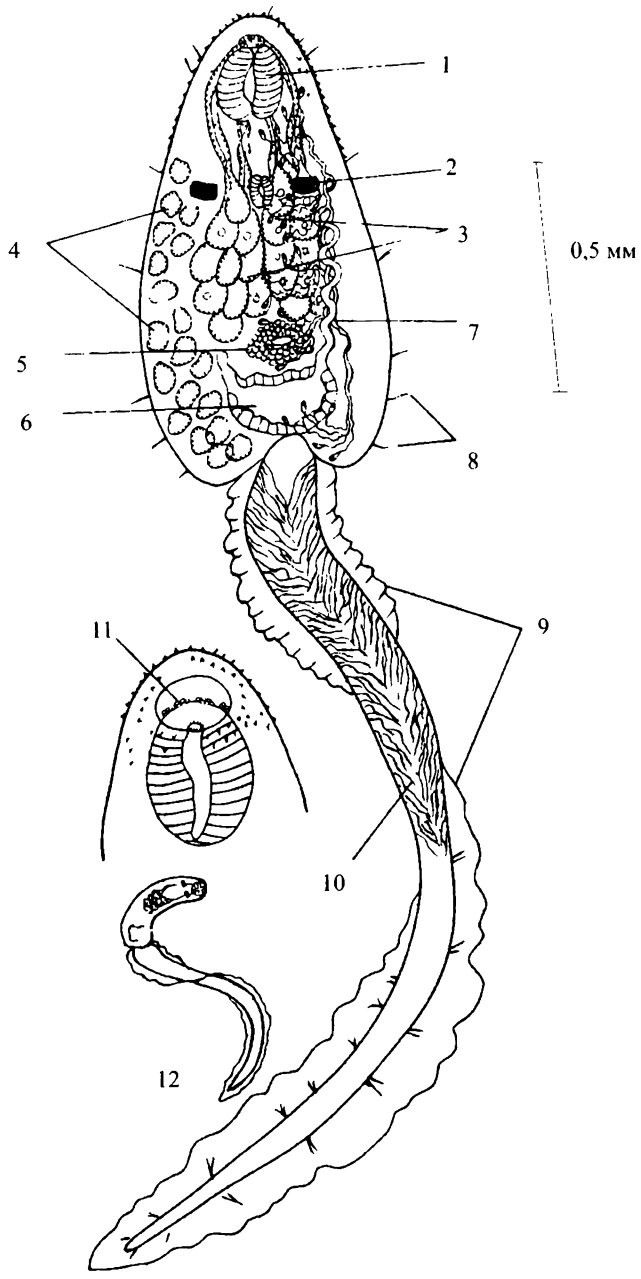


Рис. 50. Церкария *O. felineus*: 1 — ротовая присоска; 2 — пигментированные глазки; 3 — железы проникновения; 4 — цистогенные клетки; 5 —зачаток брюшной присоски; 6 — экскреторный пузырь; 7 — собирательные каналы экскреторной системы; 8 — сенсиллы; 9 — хвостовая плавательная мембрана; 10 — хвостовые мускульные клетки и каудальные тела; 11 — передний конец тела с отверстиями протоков желез проникновения; 12 — "поза покоя" (форма курительной трубки) (рис. Ю.В. Беляковой в кн. С.А. Беэр и др., 1987).

выражается формулой 2[5+5+(5+5+5)] =50, которая означает, что главные коллекторные каналы, впадающие в пузырь, принимают в себя 2 канала второго порядка — передний и задний. Передний канал образуется за счет слияния протоков от капилляров двух групп мерцательных клеток по 5 в каждой. В задний канал впадают протоки от трех таких же групп клеток. Таким образом, цифры в скобках означают количество мерцательных клеток на одной стороне тела, а цифра 2 перед скобками указывает на то, что такое же количество клеток находится с другой стороны тела.

Нервная система церкарии состоит из мозгового ганглия, расположенного в передней трети тела, в области глотки. От него отходят нервные стволы к ротовой присоске и заднему концу тела.

Хвост церкарии в два с лишним раза длиннее тела — 0,367–0,400 мм, ширина у основания — 0,027 мм. Он прикрепляется на дне глубокого каудального кармана. Поверхность хвоста увеличивается за счет тонкой мембраны, которая начинается на дорзальной стороне хвоста, обрамляет его конец и заканчивается на середине вентральной поверхности. Хвост снабжен мощной поперечно-полосатой мускулатурой и одет тегументом, имеющим кольцевую исчерченность, особенно четко выраженную в проксимальной части хвоста.

Церкарии положительно гео- и фототропичны. Это означает, что они выходят в светлое время суток и опускаются в придонные слои водоема, где более вероятен контакт со вторым промежуточным хозяином.

10.2. Методы изучения партенит и личинок

Текст этого раздела мы приводим (с изменениями и дополнениями) по Ю.В. Беляковой (Беэр и др., 1987).

Личинки трематод — объекты весьма трудные для изучения. До сих пор нет единого определителя церкарии. Опубликованный французскими трематодологами "Атлас мировой фауны церкарии" (Combes et al., 1980) недоступен широкому кругу исследователей. Методики изучения личинок и партенит также разбросаны по различным, часто труднодоступным публикациям.

Мирацидий

Так как вылупление мирацидиев из яйца у описторхид происходит в кишечнике моллюска, для изучения личинки яйца скармливают моллюскам. Через 30–40 мин. моллюсков вскрывают и содержимое кишечника просматривают под бинокуляром. А.А. Добровольский (1967) предлагает делать мазки из содержимого кишечника и фиксировать их жидкостью Шаудина с последующим окрашиванием гематоксилином Бомера и водным раствором эозина. Иногда можно вызвать вылупление мирацидиев под покровным стеклом, надавливая на него препаровальной иглой или перенося яйца в комнатную температуру из холодильника, можно воздействовать на них 1%-ным раствором KI. Был предложен метод, при котором в искусственных условиях осуществляется массовый, стабильный и массовый выход ми-

рацидиев из яиц (Герман, Беэр, 1984), суть которого подробно изложена в разделе 7.4 нашей книги.

Морфологию мирацидия изучают на живых и фиксированных объектах с использованием фазоконтрастного устройства микроскопа, которое позволяет рассмотреть границы расположения эпителиальных пластин мирацидия, выделительную систему и зародышевые клетки. Для облегчения исследования мирацидиев их обездвиживают различными вязкими средами, например белком свежего куриного яйца. При применении метода Герман, Беэра, этого не требуется, так как мирацидии обездвиживаются в искусственной среде через 5–7 минут после их выхода. Для выявления эпидермальных пластин, покрывающих тело мирацидия и сенсорных волосков применяют метод серебрения. Личинок фиксируют 0,5%-ным или горячим 1%-ным раствором азотнокислого серебра, после чего просматривают их в глицерине. Железы хорошо окрашиваются толуидиновым синим, а нервные клетки — бриллиантовым крезиловым синим.

Спороциста и редия

Для изучения партенит (спороцист, редий) *O. felineus,* моллюсков вскрывают. Обычно партениты локализуются в гепатопанкреасе или половой железе моллюсков. У инвазированных моллюсков "печень", как правило, рыхлая, беловато-желтая, тогда как у интактных особей она упругая, темно-коричневого цвета. При высокой интенсивности инвазии спороцисты или редии высыпаются наружу и хорошо заметны даже невооруженным глазом. При слабом заражении на предметное стекло помещают кусочек инвазированной печени моллюска, слегка расплющивают ее покровным стеклом и исследуют.

Церкария

Получить сформированных церкарий можно по методике, описанной выше. Каплю со взвесью церкарий наносят на предметное стекло, накрывают покровным стеклом и микроскопируют. Обязательно использование водных и масляных апохроматных объективов и установки света по Келлеру (осветитель устанавливается так, чтобы нить лампочки четко отражалась на матовом стекле под конденсором). Применение фазоконтрастного устройства не всегда дает желаемые результаты.

Для изучения морфологии церкарий используют витальные окраски. Наиболее доступны нейтральный красный и сульфат нильского синего в очень слабой концентрации, которые выявляют железистые клетки, пищеварительную систему и др. Лучший результат дает одновременное их применение. Церкарий вначале помещают в слабый раствор нейтрального красного, а затем (через 5–10 мин) добавляют сульфат нильского голубого.

Расположение сенсилл можно выявить методом серебрения. Церкарий погружают в раствор азотнокислого серебра. Концентрация и температура разными авторами рекомендуются различные. По Т.А. Гинецинской и А.А. Добровольскому (1963), живых церкарий помещают на 2 мин в 1%-ный раствор азотнокислого серебра в часовом стекле. Затем их длительное время тщательно промывают дистиллированной водой; под бинокуляром раствор серебра отсасывают пипеткой и до-

бавляют дистиллированную воду. Промывка продолжается до тех пор, пока не исчезнут хлопья серебра. Личинок переносят на несколько минут в метолгидрохиноновый раствор проявителя для фотобумаги, затем промывают водой и заключают в глицерин. Папиллы в виде черных кружков и точек отчетливо видны на светло-коричневом фоне.

J.Richard (1971) предлагает использовать в качестве фиксатора пары осмиевой кислоты в растворе Champy. При этом на обезжиренное стекло помещают каплю приблизительно с 20 церкариями. Тонкой пастеровской пипеткой оттягивают воду, чтобы церкарий ползали по стеклу в парах 2%-ной осмиевой кислоты от 20 с до 2 мин (в зависимости от величины и толщины объекта). Далее церкарий покрывают тонким слоем желатина с помощью стеклянной палочки. После застывания желатина препарат в течение 10 мин пропитывают 3%-ным раствором азотнокислого серебра, промывают дистиллированной водой и выставляют под яркий солнечный свет до получения янтарного цвета. Затем его обезвоживают, просветляют и заключают в бальзам. Преимущество этого метода — отсутствие излишних манипуляций с церкариями (например, промывки, при которых часть личинок теряется).

Наибольшие трудности возникают при изучении выделительной системы. Есть много способов и средств "проявить" протонефридии: подсушиванием церкарий под покровным стеклом, действием 1%-ного раствора мочевины, сывороткой бычьей крови, раствором Рингера, пиранина, Азура. Перед исследованием рекомендуется охлаждать церкарий, предварительно окрасив их витальными красителями. Хорошие результаты дает длительное наблюдение под покровным стеклом. Особенно отчетливо видны мерцательные клетки в период гибели личинок.

Измерение и зарисовка. Измерение церкарий производят с помощью окулярмикрометра. Измерять можно анестезированных красителями, убитых нагреванием или фиксированных личинок. При этом в качестве фиксатора используют горячий 4%-ный формалин.

Обычно делают следующие промеры: длина тела; ширина тела; длина хвоста; ширина хвоста у основания; длина части хвоста, окаймленного мембраной; (у вилкохвостых церкарий, например, шистосоматид, отдельно измеряют длину и ширину стволика и фурок); размер переднего органа (длина и ширина) или размер ротовой присоски, диаметр брюшной присоски, если таковая имеется; размер глотки, протяженность кишечных ветвей; длина и ширина стилета, если таковой имеется. У спороцист и редии измеряют длину и ширину тела, дополнительно у редии — диаметр глотки и протяженность кишечника, у мирацидиев — длину и ширину тела. Размеры приводят в миллиметрах или микронах.

Тотальные препараты мало пригодны для изучения внутреннего строения личинок, так же как и микрофотографии, поэтому основным документом служат рисунки. Перед зарисовкой необходимо правильно установить рисовальный аппарат и освещение. Затем изготавливают препарат из живых церкарий. Вначале выявляют детали морфологии личинок, делая от руки наброски различных частей тела, затем делают окончательный рисунок с помощью рисовального аппарата. Перед зарисовкой церкарий анестезируют красителями нейтральрот и нильбляусульфат

или длительное время наблюдают за препаратом с церкариями, пока не наступит их утомление и неподвижность. Тело и хвост личинок рисуют отдельно. Иногда под увеличением 900× отдельно рисуют железы проникновения, шипы, отверстия протоков желез и др. Крупных личинок (не помещающихся в поле зрения) рисуют по частям. На листе с готовым рисунком указывают масштаб, название личинки, номер хозяина – моллюска — по дневнику наблюдения. Схему расположения сенсилл зарисовывают с временного препарата, на котором посеребренные церкарии заключены в глицерин. Тело и хвост личинки изображают со спинной стороны, сбоку и с брюшной стороны, т.е. той, на которой отчетливо видна брюшная присоска. Крупные объекты (редии, спороцисты) зарисовывают по частям под малым увеличением микроскопа.

Фиксация и хранение. Для последующих морфологических исследований, фиксировать и хранить церкарий лучше всего в 4%-ном растворе формалина. В пробирку, размер которой зависит от величины моллюска-хозяина, до половины наливают 4%-ный формалин, нагревают над пламенем горелки почти до кипения и опускают в нее пораженную "печень" моллюска и взвесь церкарий, выделившихся вместе с нею на стекло. Горячий формалин убивает личинок мгновенно, не давая им сократиться. В пробирку помещают этикетку с номером, латинским названием моллюска, церкарий, датой вскрытия. Если личинку невозможно определить сразу, ей дают условное название. Отдельные пробирки с препаратами хранят в банках с притертыми или корковыми пробками, снабженными этикетками. Временные препараты посеребренных и заключенных в глицерин личинок хранят в коробках, предохраняя их от пыли.

Если церкарии, спороцисты, редии в последующем необходимо исследовать молекулярно-генетическими методами (например, при анализе RAPD изменчивости, при PCR-анализе), их фиксируют 85–90%-ным алкоголем, или в ЭДТА-буфере. Применение формалина здесь недопустимо.

10.3. Воздействие партенит трематод на организм моллюска

Партеногенетические поколения трематод в организме моллюска приводят к механическому разрушению его отдельных органов, нарушениям обмена, сердечно-сосудистой деятельности, изменениям в гепатопанкреасе, снижению продуктивности, паразитарной кастрации и т.д. В принципе, нарушаются почти все жизненные функции хозяина. Повреждающее воздействие партенит может быть обусловлено механическим разрушением тканей хозяина, отнятием пищи и интоксикацией организма моллюска ядовитыми продуктами обмена веществ партенит (Гинецинская, 1968; Беэр, 1978).

Имеются многочисленные сведения о том, что инвазированные моллюски обладают повышенной чувствительностью к изменениям условий внешней среды.

При неблагоприятных условиях (при засухе, резких перепадах температуры, недостатке пищи и т.д.) инвазированные моллюски погибают в первую очередь (Sewell, 1922; Wesenberg-Lund, 1934; Porter, 1938, и др.).

Мы показали, что при пересыхании пойменных водоемов содержащих популяции битиниид (р. *Codiella*), моллюски, зараженные трематодами, в том числе — *O. felineus*, погибали прежде всего. Например, в августе 1975 г. в одном из частично пересохших водоемов (Каргасокский р-н, Томской области) был проведен выборочный сбор битиниид. Сбор проводился с грунта в разных участках водоема: открытых, без растительности и заросших частухой, осокой, хвощом. Из 250 живых моллюсков, собранных в открытой части пересохшего ложа водоема, не было ни одного инвазированного партенитами трематод. Из такого же числа вскрытых моллюсков из защищенной (и вследствие этого имеющей лучший режим увлажнения) части водоема у 10 моллюсков (4,2%) были найдены редии описторхид. Аналогичные данные были получены нами в другие годы и в других водоемах Западной Сибири и Приднепровья.

Вместе с тем, есть сведения о благоприятном влиянии инвазированности трематодами на устойчивость моллюсков. Моллюски, зараженные партенитами разных видов трематод, лучше, чем незараженные, выдерживают повышение температуры до сублетального уровня, а также опреснение (цит. по обзору Беэра, 1978). Вопреки широко распространенному мнению, Riel (1975), считает, что зараженные моллюски имеют повышенную сопротивляемость к стрессовым воздействиям внешней среды.

Если подходить к вопросу "с позиций паразитов", такой вывод кажется не лишенным основания: повышается сопротивляемость — возрастают шансы сохраниться моллюскам; выживают моллюски — выживают и паразиты.

Ряд исследователей (Rothschild, 1936, 1939, 1941; Brunnaker-Daur, 1955; James, 1965; Гинецинская, 1968) отмечают, что часто моллюски зараженные партенитами трематод, отличаются от неинвазированных более крупными размерами. Причины гигантизма инвазированных моллюсков до конца не выяснены. Ротшильд, например, рассматривал сам факт их усиленного роста как биологически выгодную для паразитов адаптацию. Джеймс считает, что под воздействием партенит происходит аутолиз пищеварительных клеток печени моллюсков, вследствие чего в гемоцель поступают в большем количестве каротиноидные пигменты, содержащиеся в этих клетках. Они в свою очередь служат источником витамина А, стимулирующего рост. Весьма вероятно, что причины гигантизма инвазированных моллюсков кроются именно в этом. Добавим, что с явлением гигантизма у зараженных партенитами описторхисов моллюсков *Codiella* мы постоянно сталкивались в Западно-Сибирском и Днепровском очагах описторхоза. Гиперинвазированные особи (с инвазией более 10^4 церкарий в одном моллюске), как правило, обладали заметно большими размерами (по высоте и ширине раковин) будучи одинакового возраста, в сравнении с неинвазированными. Явление гигантизма у моллюсков, на наш взгляд, необходимо учитывать в таксономическом анализе при оценке конхологических признаков и рассматривать его как своего рода паразитарную изменчивость.

Если исследователю требуется быстро и в известной степени "гарантированно" найти зараженных моллюсков в такой-то популяции, он, прежде всего, про-

сматривает "большие" экземпляры моллюсков. Другое дело, что моллюски при этом могут быть заражены различными видами трематод. Однако мы отмечали, что в интенсивных очагах описторхоза (например, в среднем течении Оби, некоторых левых притоках Днепра) в исследуемых выборках таких моллюсков, с высокой вероятностью обнаруживаются именно *O. felineus*.

Причиной механических повреждений чаще всего является давление, оказываемое телом паразита на ткани моллюска. Сюда же относятся повреждения целостности тканей при миграции паразитов и, наконец, непосредственное разрушение тканей хозяина при активном питании партенит (редий).

Отнятие пищи, помимо непосредственного использования партенитами запасов гликогена из тканей хозяина, может быть следствием скапливания паразитов в кровеносных сосудах или лимфатических протоках. Закупоривая просвет сосуда, паразиты становятся, таким образом, причиной задержки нормального доступа пищевых веществ к тем или иным органам моллюска. Как следствие отравления организма хозяина продуктами обмена веществ паразита у зараженных моллюсков нередко наблюдается цитолиз и некроз тканей (Faust, 1920; Rees, 1931; Cheng, Snyder, 1962, и др.). Некроз тканей не возникает, если партениты локализуются в органах, в которых не происходит накапливания экскретов. Так, некротические изменения, как правило, не наблюдаются в жабрах *Lamellibranchia* (место локализации спороцист *Gorgoderidae*). По-видимому, это объясняется тем, что жабры непрерывно омываются водой, которая и уносит продукты обмена паразитов (Cheng, 1963). То же самое имеет место и в случаях локализации партенит в почках моллюска. Повреждения здесь носят только механический характер, так как все экскреты паразита немедленно удаляются вместе с продуктами обмена самого хозяина (Rees, 1939).

В результате паразитирования партенит повреждаются в той или иной мере все органы моллюска. Повреждения мантии, обычно механического характера, связаны с процессом миграции мирацидиев или выходящих наружу церкарий. Повреждения жабер обусловлено давлением спороцист на их ткани или вызваны выходом церкарий через жаберный эпителий. Наиболее глубокие повреждения, связанные с нарушением физиологических функций, имеют место при паразитировании партенит в гонаде и пищеварительной железе моллюсков.

По наблюдениям Риса (Rees, 1939), степень повреждения этих жизненно важных органов зависит от совокупности ряда причин, прежде всего от размеров паразита — крупные партениты сильнее разрушают ткани.

Известно, что паразитирование партенит вызывает тяжелые нарушения деятельности половой системы моллюсков, обусловленные атрофией половой железы или полной кастрацией, иногда связанной с извращением пола (у раздельнополых моллюсков). Причиной атрофии гонад и кастрации могут быть механические повреждения, вызываемые давлением спороцист и редий на ткани моллюсков, однако возможно также, что разрушение гонад наступает и в результате отравления моллюска продуктами обмена партенит. Нойхауз (Neuhaus, 1949) склонен считать, что партениты трематод, разрушая орган, потребляющий основное количество питательных веществ, поступающих в организм моллюска — гонаду, в большей степени используют пищевые ресурсы моллюсков. По его мнению, разрушение гонад

можно рассматривать как своего рода биологическую адаптацию паразитов. При гиперинвазии дочерние спороцисты и церкарии, покидая гепатопанкреас моллюсков, могут проникать в гермафродитную и белковую железы, вызывая нарушения функции матки и белковой железы, ведущие к кастрации (цит по обзору Беэра, 1978).

Немалое значение имеет интенсивность инвазии. Характер наносимого паразитами повреждения может быть также различным в зависимости от того, представлены они редиями или спороцистами. Редии, активно питающиеся тканями хозяина, могут потреблять большие участки гонады или печени моллюска. В остальном, вызываемые ими повреждения сводятся к механическому давлению на ткани, недостатку пищи и вредным воздействиям продуктов обмена. В случае поражения гонады моллюски нередко теряют способность к размножению, что приводит к сокращению численности их популяций.

Обсуждая воздействие партенит трематод на организм моллюсков, мы, разумеется, не имеем в виду одномоментное проявление всех перечисленных выше факторов на организм какого-то одного вида, а тем более одного индивидуального моллюска, однако в целом, картина воздействия партенит выглядит следующим образом: рис. 51.



Рис. 51. Воздействие партенит трематод на организм моллюсков.

11. Церкарии трематод, встречающиеся в первых промежуточных хозяевах *O. felineus*

Пресноводные моллюски служат первыми промежуточными хозяевами для трематод многих видов. В частности, битинииды являются промежуточными хозяевами не только для описторхид, но и для многих видов трематод других семейств. На территории республик, входивших в состав бывшего Советского Союза, у Bithyniidae, в разные годы были выявлены личинки 51 вида трематод, относящихся к семействам: Opisthorchidae (4), Monorchidae (2), Opecoelidae (2), Psilostomidae (7), Echinochasmidae (4), Notocotylidae (3), Prosthogonimidae (3), Lecithodendriidae (8), Cyathocotylidae (6). Систематическое положение 12 видов личинок остается невыясненным.

Этот раздел с некоторыми изменениями и дополнениями мы приводим по данным Ю.В. Беляковой (Беэр и др., 1987). Ничего принципиально нового, относительно изучения видового состава и описания церкарий трематод, встречающихся в битиниидах, обитающих на территории бывшего Советского Союза, со времени издания нашей книги в 1987 г. в литературе не появилось.

При определении церкарий наибольшее таксономическое значение имеют следующие признаки: форма и размеры тела; наличие или отсутствие хвоста; форма и размеры хвоста; наличие мембраны на теле или хвосте; наличие или отсутствие брюшной присоски; количество и расположение желез проникновения; вооружение тегумента; наличие или отсутствие стилета и виргулы; строение экскреторной системы; наличие или отсутствие пигментированных глазков; схема расположения сенсорных волосков на теле и хвосте.

В некоторых случаях, например при проведении эпидобследований в очагах описторхоза, при отборе инвазированных моллюсков для последующего изучения церкарий (в том числе, молекулярно-генетичекими методами), экспериментального заражения второго промежуточного хозяина и т.д., требуется дифференциация церкарий описторхид. При этом можно проводигь экспресс-диагностику церкарий, учитывая, в первую очередь, характерные (видимые без детального изучения) признаки описторхид, такие как: форма тела с хвостом, в виде "курительной трубки", мембрана на хвосте, два пигментных глазка прямоугольной формы в передней части тела.

У личинок трематод других семейств хвост может быть раздвоен на конце в виде вилки (вилкохвостые церкарий) или иметь незначительные размеры, не превышающие или незначительно превышающие размеры тела, а само тело в передней части снабжено стилетом (стилетные церкарии). У личинок семейства Notocotylidae, формой тела напоминающих описторхов, хвост без плавниковой мембраны, а в передней части тела видны 3 пигментированных глазка.

Предварителыное определение церкарий и установление их принадлежности к тем или иным семействам трематод производится по нижеприведенной

таблице (для уточнения их систематического положения следует пользоваться указанными рисункам и и описанием).

11.1. Церкарии трематод, развивающиеся в битиниидах (определитель)

1 (15) Хвост имеется.

2 (3) Хвост очень короткий, длиной меньше одной шестой длины тела ..... OPECOELIDAE Ozaki, 1925 (рис. 52*а*).

3 (4) Хвост длинный, по величине равен длине тела или превышает ее.

4 (8) Брюшная присоска отсутствует или в зачаточном состоянии.

5 (6) Хвост раздвоен на конце ..... CYATHOCOTYLIDAE Poche, 1925 (рис. 52*б, в;* 53).

6 (7) Хвост не раздвоен. В задней его части снабжен плавательной мембраной. В передней части тела имеется пара прямоугольных пигментированных. глазков ..... OPISTHORCHIDAE Braun, 1901 (рис 51, 53).

7 Хвост без мембраны В передней трети тела имеются 3 круглых пигментированных глазка ..... NOTOCOTYLIDAE Luhe, 1909 (рис. 55).

8 (4) Обе присоски хорошо развиты.

9 (12) Экскреторная система типа "стеностома"— главные собирательные каналы заполнены темными экскреторными гранулами, выделительный пузырь округло-овальный.

10 (11) Экскреторные гранулы в каналах крупные, их число не превышает 18. Имеются рабдитные железы. На присосках кутикулярные зубчики ..... ECHINOCHASMIDAE (Odhner, 1910) (рис. 56–58).

11 (10) Экскреторные гранулы в каналах мелкие, их число превышает 12. Рабдитные железы и кутикулярные зубчики на присосках отсутствуют ..... PSILOSTOMIDAE (Odhner,1913) (рис. 59–61).

12 (9) Экскреторная система типа "мезостома". Экскреторные гранулы в главных собирательных каналах отсутствуют, мочевой пузырь V-образный.

13 (14) Ротовая присоска вооружена стилетом, у ее основания имеется резервуар слизистых желез — "виргула" ..... LECITHODENDRIIDAE Odhner, 1910 (рис. 62; 63; 65*д*).

14 (13) Вигула у основания ротовой присоски отсутствует, стилет имеется ..... PROSTHOGONIMIDAE, Nicoll, 1924 (рис. 64).

15 (1) Хвост отсутствует ..... MONORCHIDAE Odhner, 1911 (рис.66).

11.2 Описание церкарий

СЕМЕЙСТВО OPECOELIDAE OZAKI, 1925

Хвост у церкарий приблизительно в 6 раз короче тела. Обе присоски хорошо развиты. Имеется очень маленький стилет. Развитие происходит в мешковидных спороцистах.

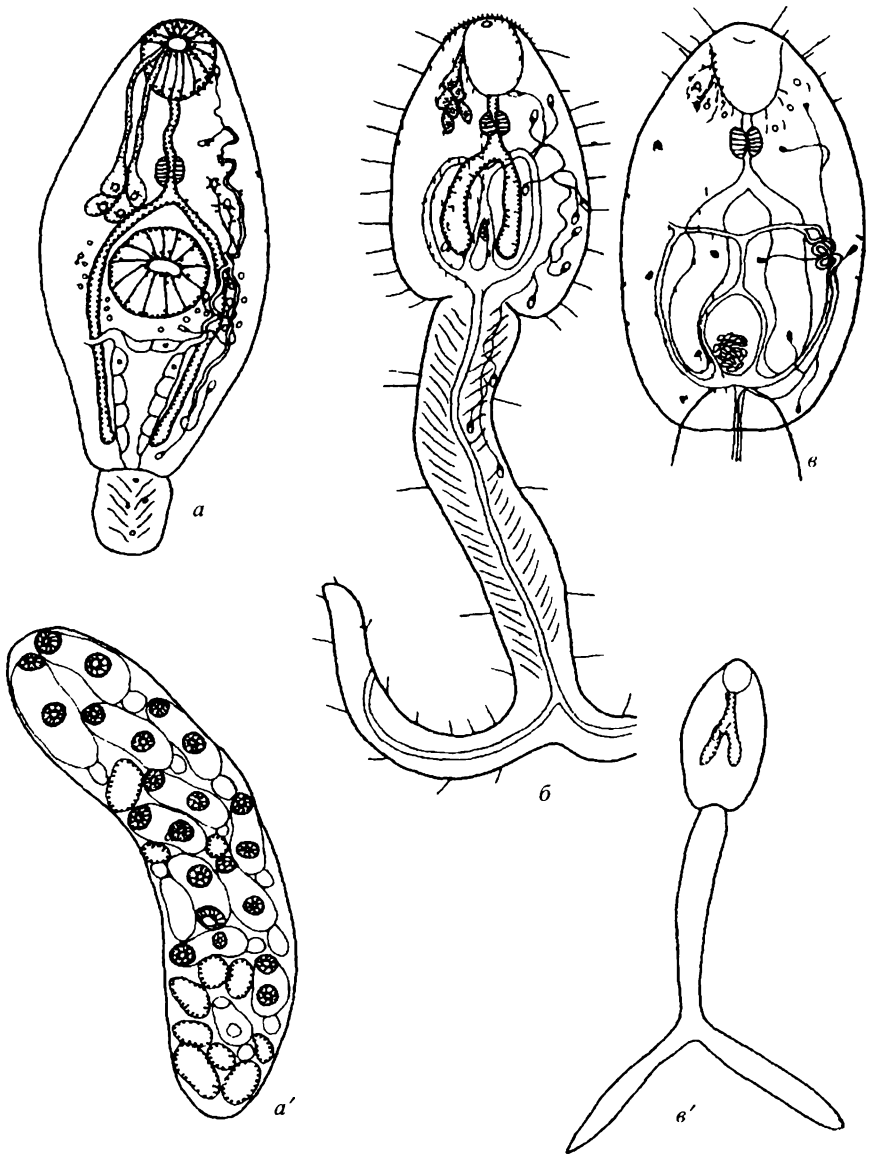


Рис 52. *Sphaerostoma bramae* (Müll., 1776) (*а* — церкария, *а'* — спороциста), *Cyathocotyle* sp. (*б*) *Holostephanus dubinini* (Voitek et Voitkova, 1968) (*в* — тело *в'* — общий вид).

***Sphaerostoma bramae* (Müll., 1776) (рис. 52, *а, а'*)**

Синоним: *Cercaria mircrura* Filippi, 1857

Церкарии крупные. Длина тела 0,248–0,310 мм, ширина — 0,121–0,140 мм. Хвост короткий — 0,046–0,048 мм. Ротовая присоска 0,048–0,052 мм в диаметре, брюшная — 0,052–0,062 мм. Стилет очень маленький, рудиментарный, дли-

ной 0,008 мм. Брюшная присоска вооружена тремя рядами шипиков. На теле имеются сенсорные волоски. Пищеварительная система представлена длинным тонким префаринксом, глоткой диаметром 0,021 мм и ветвями кишечника, почти достигающими заднего конца тела. По бокам на уровне развилки кишечника лежат 4 пары желез проникновения. Их протоки двумя рядами тянутся к переднему концу тела и открываются у вершины стилета. Экскреторная система состоит из мощного грушевидного пузыря с толстыми стенками и впадающих в него с двух сторон главных собирательных каналов. Последние на уровне брюшной присоски разделяются на верхний и нижний протоки. Экскреторная формула 2/(2+2) + (2+2)/ = 16. Церкарии развиваются в мешковидных подвижных опороцистах, в каждой из которых могут находиться около 20 церкарий. С наступлением осени и понижением температуры воды в спороцистах появляются бесхвостые и инцистированные особи наряду с хвостатыми личинками. В половозрелой стадии трематоды паразитируют у рыб.

СЕМЕЙСТВО CYATHOCOTYLIDAE POCHE, 1925 (рис. 52, *б, в*; 53)

Церкарии семейства Cyathocotylidae принадлежат к фуркоцеркариям группы "vivax", обладают широким листовидным телом и хвостом, состоящим из стволика и фурок.

Тело обычно в 1,5 раза короче хвостового стволика. На фурках иногда имеется плавательная мембрана. Передний орган овальный или почти округлый. Брюшная присоска отсутствует или ее место занимает группа клеток. Пищеварительная система хорошо развита, особенно кишечные ветви, которые своей толщиной и коричневой окраской сразу бросаются в глаза.

***Cyathocotyle* sp. (рис. 52, *б*)**

Тело овальное, длина 0,136, ширина 0,086 мм. Тегумент несет беспорядочные шипики. Округлый передний орган диаметром 0,027 мм вооружен 6 рядами шипиков. На теле, хвостовом стволике и фурках хвоста имеются многочисленные сенсорные волоски. Хвостовой стволик длиннее тела (0,175 мм при ширине 0,016 мм). Брюшная присоска отсутствует, вместо нее в нижней части тела имеется скопление клеток. Пищеварительная система состоит из короткой предглотки, которая ведет в мускулистую глотку. Пищевод короткий. Ветви кишечника мощные, с темно-коричневым содержимым, почти достигают экскреторного пузыря. По бокам и чуть ниже переднего органа расположены 6 пар клеток желез проникновения. Их выводные протоки 2 пучками направлены вперед и заканчиваются экскреторными порами вокруг ротового отверстия. Экскреторная формула 2/3+3+ (3) + (3)/ = 24. В экскреторный пузырь с двух сторон впадает пара латеральных каналов, а между ними — пара медианных каналов. Последние, охватывая зачаток брюшной присоски, сливаются в единый медианный сосуд, который поперечной комиссурой связан с боковыми собирательными каналами. От пузыря в хвост проходит хвостовой экскреторный канал, который, достигая хвостовой развилки, бифурцирует и открывается наружу в задней трети фурки.

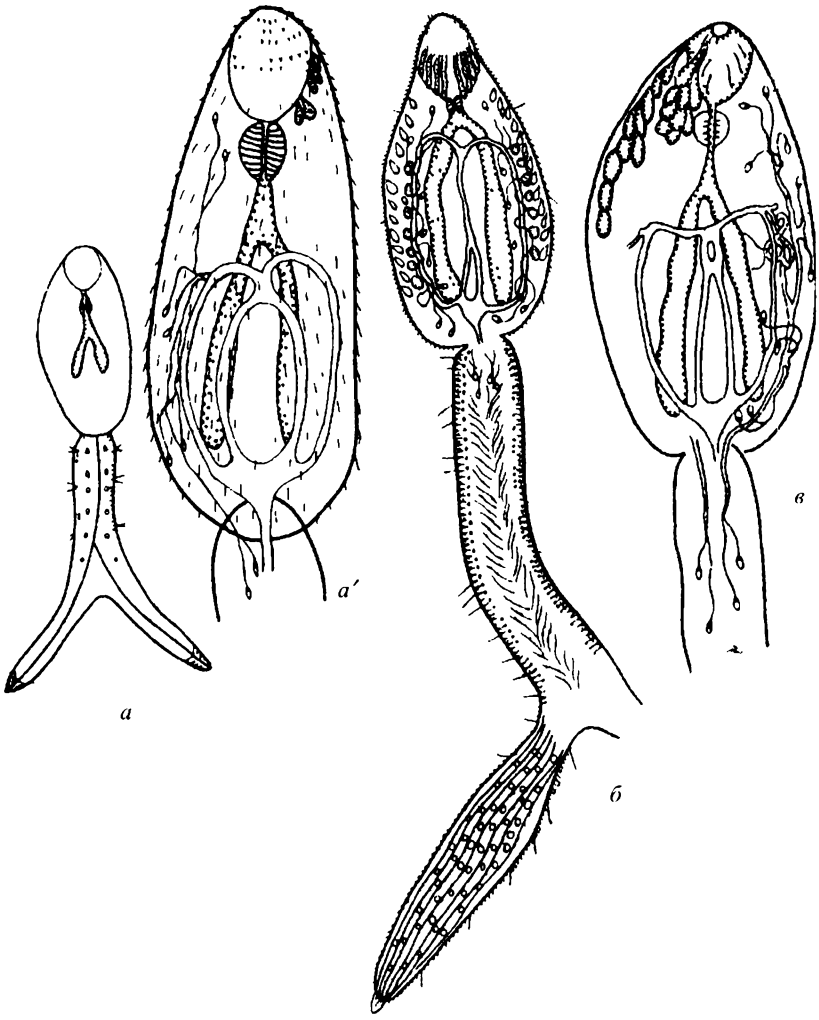


Рис. 53. *Cyathocotyle bithyniae* Sudarikov, 1974 (*а* — тело, *а'* — общий вид); *Cercaria largofurcata* Bychowskaja-Pavlowskaja et Kulakova, 1971 (*б*); *Cercaria astrachanica* Ginetzinskaja et Dobrovolsky, 1968 (*в*).

СЕМЕЙСТВО OPISTHORCHIDAE BRAUN, 1901 (рис. 51; 54)

Тело пигментированное. Ротовая присоска имеется, брюшная — в виде зачатка. В передней трети тела — пара прямоугольных черных глазков. Хвост в два раза длиннее тела и окаймлен широкой плавательной мембраной. В позе покоя хвост церкарии находится по отношению к телу под углом 90°.

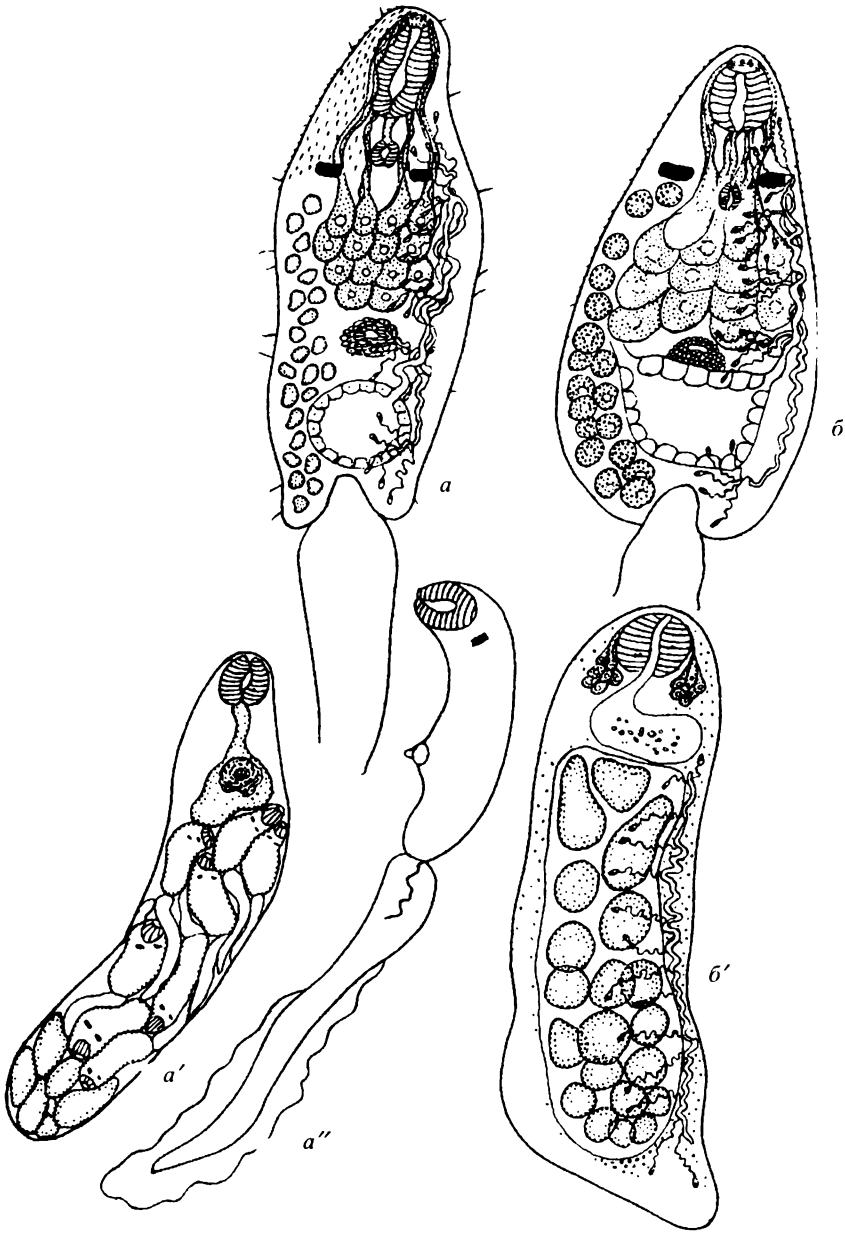


Рис. 54. *Metorchis bilis* (Braun, 1790) (= *M. albidus* (Braun, 1883) (*а* — тело, *а'* — редия, *а''* — общий вид); *Metorchis xanthosomus* (Creplin, 1846) (= *M. intermedius* Heinemann, 1937) (*б* — тело церкарии, *б'* — редия) (по Вышкварцевой, 1969).

***Opisthorchis felineus* (Rivolta, 1884) (см. рис. 51)**

Описание приведено выше.

***Metorchis bilis* (Braun, 1790) (рис. 54, *а, а', а"*)**

Синоним: *M. albidus* (Braun, 1883)

Тело церкарии удлиненно-овальной формы, зеленовато-коричневого цвета. Длина 0,217–0,246 мм, ширина 0,068–0,075 мм. Тегумент до половины покрыт мелкими шипиками. По всему телу располагаются многочисленные сенсорные волоски. На переднем конце находится хорошо развитая присоска 0,034–0,039×0,022– 0,028 мм, способная сильно выпячиваться наружу. Брюшная присоска недоразвита, ее зачаток хорошо заметен в положении церкарии на боку. На месте отверстия брюшной присоски находится небольшая папилла.

Хвост церкарии длиной 0,330–0,365, шириной 0,039 мм. На расстоянии 2/3 длины от конца он окаймлен широкой плавниковой мембраной. Пищеварительная система недоразвита. Ротовое отверстие, окруженное 10 шипами проникновения, ведет в округлую мускулистую глотку. Пищевод и кишечник отсутствуют. Всю середину тела занимают 7 пар крупных желез проникновения. Их выводные протоки собраны в 4 пучка. Латеральные пучки содержат по 3, а медианные — по 4 протока, отверстия которых находятся на переднем конце тела, впереди шипов проникновения. С каждой стороны тела располагаются 14 крупных цистогенных желез. Чуть ниже глотки по бокам тела находятся прямоугольные темные глазки.

В задней трети тела расположен крупный экскреторный пузырь, постоянно меняющий форму в зависимости от движения церкарии. При сокращении тела он приобретает форму бабочки, при втягивании — удлиненно-овальную. У церкарии, после длительного плавания, мочевой пузырь становится округлым. По бокам в него впадают главные собирательные каналы. Немного ниже уровня глаз они принимают по 2 второстепенных канала. В передний впадает 2 пучка канальцев, в задний — 3 пучка, также оканчивающихся 5 мерцательными клетками. Экскреторная формула: 2 /(5+5) + (5+5+5)/= 50 клеток. Мочевой пузырь открывается в каудальный карман экскреторной порой.

Массовый выход церкарии из моллюска в лабораторных условиях начинается около 11 ч утра и продолжается до 16–17 ч, постепенно затухая к вечеру. Церкарии очень подвижны, обладают слабо выраженным отрицательным геотаксисом и положительным фототаксисом. Продолжительность жизни вышедших в воду церкарий примерно — 38 ч.

Редия мешковидная, прозрачная, длиной 0,513–1,700, шириной 0,096–0,187 мм. Глотка — 0,026 мм диаметром ведет в короткий бесформенный кишечник с темным зернистым содержимым. В каждой редии развивается 20 и более церкарии. С возрастом все сформировавшиеся церкарии покидают редию, тело ее сморщивается и приобретает неопределенные очертания.

***Metorchis xanthosomus* (Creplin, 1846) (рис. 54, *б, б'*)**

(по Н.В. Вышкварцевой, 1969)

Синоним: *M. intermedius* (Heinemann, 1937)

Церкария относится к группе Pleurolophocerca. Она обладает сильно сократимым и изменчивым по форме телом и длинным гибким хвостом. В спокойном

состоянии тело личинки удлиненно-овальное (0,188—0,234 мм), передний конец несколько сужен. В тканях содержится большое количество зерен темно-коричневого пигмента. Покровы тела несут небольшие кутикулярные шипики, которые расположены в шахматном порядке и прослеживаются до уровня задней границы желез проникновения. Тегумент хвоста личинки не вооружен.

На переднем конце тела субтерминально расположена хорошо развитая присоска (0,035–0,046×0,030–0,044 мм), обладающая способностью сильно выпячиваться и втягиваться. На дорзальной стенке присоски локализуются 18–20 шипов проникновения, расположенных так, что они образуют фигуру трапеции. Эти шипы в 2–2,5 раза крупнее шипиков тела и направлены вперед и вентрально. Зачаток брюшной присоски расположен вентрально за железами проникновения, непосредственно перед мочевым пузырем.

Зачаток пищеварительной системы развит очень слабо. Пищевод и кишечник отсутствуют. Имеется лишь глотка, лежащая медианно позади глаз.

Железистые образования церкарии представлены клетками трех типов: железы проникновения, цистогенные и мукоидные железы. Семь пар желез проникновения занимают среднюю часть тела церкарии. Клетки этих желез овальные, с пузырьковидным ядром и зернистой цитоплазмой. Их выводные протоки, проходящие над ротовой присоской, распадаются на 4 группы. Латеральные группы содержат по 3, а медиальные — по 4 протока, отверстия которых располагаются у дорзального края ротовой присоски впереди от шипов проникновения. Шипы проникновения и секрет желез проникновения обеспечивают внедрение церкарии во второго промежуточного хозяина. По бокам тела расположены крупные цистогенные железы с грубо зернистой цитоплазмой. Их по 18 с каждой стороны. Секрет этих желез идет на образование цисты метацеркарии.

Выделительная система церкарии имеет довольно сложное строение. Экскреторная формула: 2/(5+5) + (5+5+5)/ = 50.

Мерцательные клетки расположены симметрично вдоль тела группами по 5. От каждой клетки отходит капилляр. Капилляры клеток каждой группы, сливаясь, образуют короткие протоки, которые впадают в продольные передние и задние собирательные каналы. Каждый из передних каналов образуется за счет слияния протоков двух групп клеток, расположенных между ротовой присоской и железами проникновения. В каждый продольный канал, идущий от заднего конца тела, впадают протоки от трех групп клеток. Одна из них расположена в средней части тела и сильно маскируется железами проникновения, вторая — между железами проникновения и мочевым пузырем и третья — в самом заднем конце тела личинки. Передние и задние собирательные каналы сливаются на уровне глотки и дают начало главным собирательным каналам. Последние впадают сбоку в мочевой пузырь. Это крупный толстостенный орган, занимающий заднюю треть тела личинки. Мочевой пузырь открывается в каудальный карман экскреторной порой.

В хвосте мерцательные клетки отсутствуют. В проксимальной части хвоста у личинок, только что вышедших из моллюска, можно различить экскреторный канал в виде перевернутой буквы "Т".

Хвост церкарии прикрепляется субтерминально на дне глубокого каудального кармана Он одет прозрачным, тонко исчерченным в виде колец тегументом, который значительно утолщен в передней трети, где образует своеобразный бугорок.

На придавленной покровным стеклом церкарии эта часть ее покровов уплощается так, что производит впечатление двух довольно широких складок по бокам проксимальной части хвоста. Конец хвоста снабжен тонкой плавниковой мембраной. Она начинается на дорзалыной стороне хвоста, примерно на расстоянии одной трети длины от его основания, несколько сужаясь, огибает его кончик и заканчивается на середине вентральной поверхности Максимальная ширина дорзальной части мембраны 12 мк, вентральной — 9 мк. Проксимальная часть хвоста богато снабжена по-перечно мускульными волокнами.

Р е д и я. Форма и размеры редий значительно варьируют в зависимости от возраста Длина их колеблется от 0,149 до 1,693 мм, ширина — от 0,046 до 0,182 мм. Молодые редии представляют собой мешкообразные, прозрачные организмы, лишенные пигментации. На переднем конце тела располагается округлая мускулистая глотка, которая ведет в короткий кишечник. По бокам от кишечника лежат 2 гроздьевидные группы слюнных желез по 7 клеток в каждой. Выделительная система редий представлена двумя собирательными каналами, тянущимися от глотки до самого заднего конца тела Нам удалось рассмотреть до 60 мерцательных клеток, беспорядочно разбросанных по всему телу молодой редии В задней части тела расположены многочисленные генеративные клетки. За счет дробления последних образуются зародышевые шары, количество которых у разных особей колеблется от 6 до 50. Тело старых редий часто принимает четковидную форму. В местах вздутий полость тела редий заполнена зародышевыми шарами. Кишечник и слюнные железы у старых особей, по-видимому, дегенерируют. Сенсиллы у редий не обнаружены.

Церкарии трематод семейства Opisthorchidae морфологически трудно различимы. В таблице (табл. 17) приведены признаки, которые могут помочь идентифицировать церкарий описторхид, наиболее часто встречающихся в очагах описторхоза.

Таблица 17. Сравнительная характеристика церкарий, морфологически близких *O.felineus.*

Вид	Соотношение длины и ширины	Количество желез проникновения	Окраска тела	Основание хвоста
Opisthorchis felineus	2:1	20 4:6; 6:4	темно-коричневая	расширено, мембрана с двух сторон
Metorchis bilis (= *M. albidus*)	3:1	14 3:4; 4:3	светло-коричеевая	не расширено, мембрана с одной стороны
Metorchis intermedius (= *M.xanthosomus*)	2,5:1	14 3:4; 4:3	зеленовато-коричеевая	расширено, мембрана с двух сторон

СЕМЕЙСТВО NOTOCOTYLIDAE LUHE, 1909 (рис 55)

Тело церкарий сильно пигментированно. Хвост простой, без мембраны Ротовая присоска имеется, брюшная отсутствует. В облает глотки 3 пигментных глазка. Пищеварительная система представлена маленькой округлой глоткой и ветвями кишечника, почти достигающими задней стенки тела. Экскреторная система состоит из округлого выделительного пузыря и впадающего в него с двух сторон главного кольцевого канала, образующего в передней части тела овал, заполненный экскреторными гранулами.

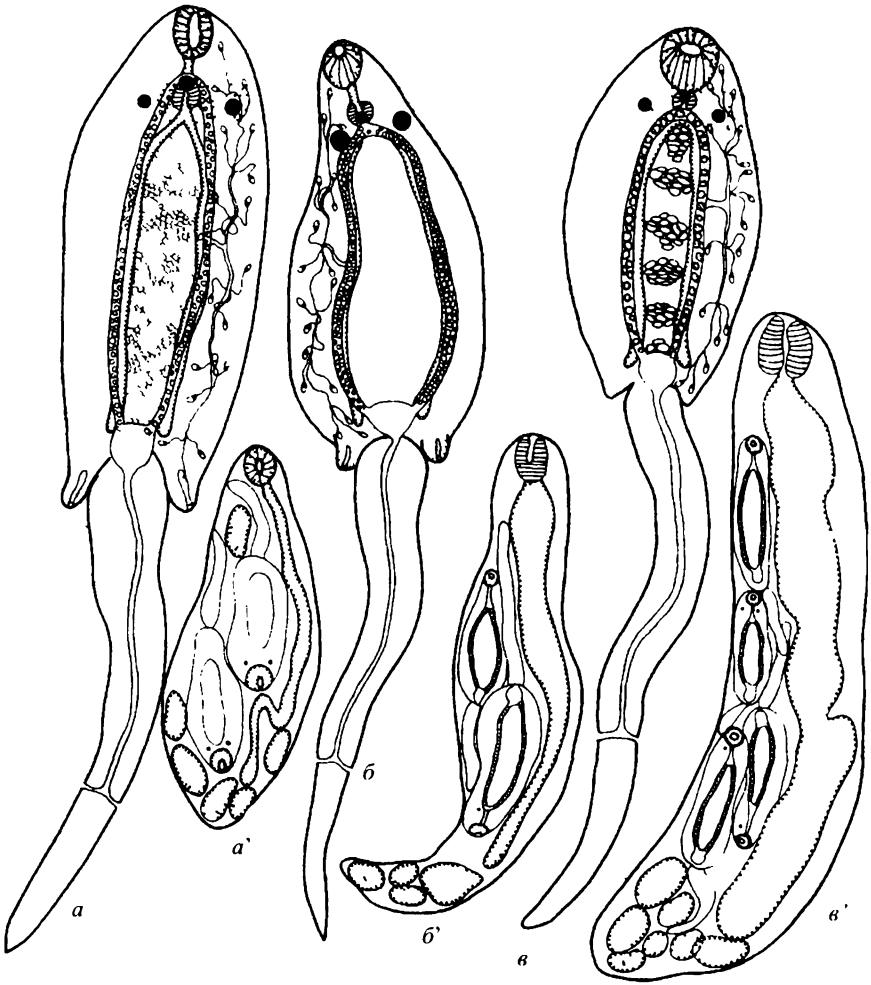


Рис 55. *Notocotylus chionis* Baylis, 1928 (*а* — церкария, *а'* — редия), *Catatropis verrucosa* Frolich, 1789 (*б* — церкария, *б'* — редия), *Notocotylus imbricaius* (Looss, 1894), Szidat, 1935 (*в* — церкария, *в'* — редия).

Церкарии развиваются в мешковидных редиях серовато-белого или желтоватого цвета. Глотка и кишечник хорошо развиты, последний почти достигает задней стенки тела. В каждой редий одновременно находится от 2 до 5 церкарий. Церкарии инцистируются во внешней среде.

Личинки нотокотилид отличаются от личинок семейства *Opisthorchidae* отсутствием мембраны на конце хвоста, наличием 3, а не 2 пигментных глазков, отсутствием желез проникновения, хорошо развитым кишечником, наличием кольцевого экскреторного канала и способностью инцистироваться во внешней среде.

***Notocotylus chionis* Baylis, 1928 (рис. 55, *a, a'*)**

Церкарии зеленовато-коричневого цвета. Длина тела 0,240–0,360, ширина — 0,120–0,190 мм. На заднем его конце прикрепительные подвижные выросты. Хвост простой, почти равен длине тела — 0,210–0,420 мм при ширине у основания 0,040–0,075 мм. Диаметр ротовой присоски — 0,036–0,042 мм. В передней части тела, в области глотки, расположены три пигментных глазка. У молодых, еще не вышедших в воду церкарий, средний глазок не сформирован, а на месте боковых имеются скопления зерен темного пигмента.

Пищеварительная система представлена ротовым отверстием в глубине ротовой присоски, глоткой размером 0,012 мм, коротким пищеводом и ветвями кишечника, достигающими экскреторного пузыря. Выделительная система характерна для нотокотилид. Экскреторная формула: 2/(3+3+3) + (3+3+3)/ = 36. От пузыря в хвост проходит единый экскреторный канал, заканчивающийся в задней трети хвоста двумя экскреторными порами. Церкарии выходят из моллюска преимущественно в утренние часы и инцистируются на дне и стенках сосуда. Редии короткие, мешковидные, желтоватого цвета. Их длина 0,625–1,620 мм, ширина 0,199–0,330 мм. Глотка мощная, размером 0,084×0,120 мм. В редии одновременно находится 3–5 церкарий и столько же зародышевых шаров.

СЕМЕЙСТВО ECHINOCHASMIDAE (ODHNER, 1910) (рис. 56–58)

У церкарий присоски почти одинаковых размеров, брюшная находится в задней трети тела. Экскреторные гранулы в сифонах выделительных каналов крупные, расположены в один ряд. Число их колеблется в пределах 8–18. В теле четко просматриваются рабдитные (палочковидные) железы. Хвост разной длины (равен длине тела или превышает ее в 4–7 раз). Инцистируются на жабрах рыб.

***Echinochasmus spinosum* Odhner, 1911 (рис. 56, г)** (По Е.М. Кармановой, 1971)

Церкария небольшая. Тело овальной формы, 0,165 мм длиной и 0,099 мм шириной. Хвост в 2,5 раза длиннее тела. Общая длина церкарий 0,545 мм. Шипики на поверхности отсутствуют. Ротовая присоска (0,037×0,035 мм) занимает субтерминальное положение. На дорзальной ее стороне открывается 3 протока, по-видимому, цистогенных желез.

Адоральный диск отсутствует. От дна ротовой присоски отходит тонкостенный префаринкс, который соединяется с мышечным фаринксом грушевидной фор-

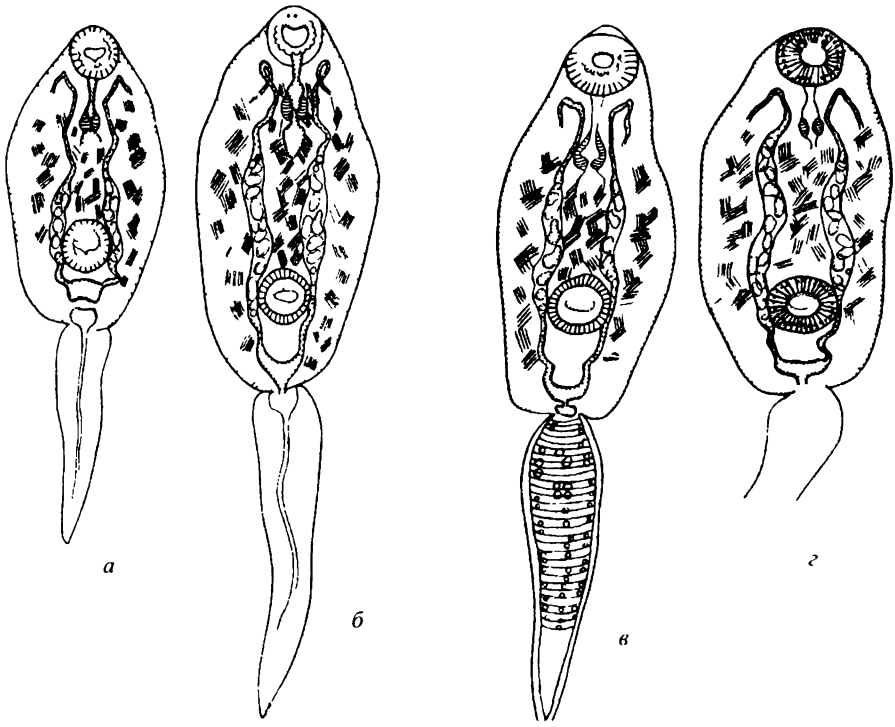


Рис. 56. По Е.М. Кармановой (1971, 1973, 1974) *Echinochasmus beleocephalus* Linstow, 1873 (*а*) *Echinochasmus coaxatus* Dietz, 1901 (*б*), *Echinochasmus bursicola* Creplin, 1837 (*в*), *Echinochasmus spinosus* Odhner, 1911 (*г*).

мы. Размер фаринкса 0,015×0,013 мм. Кишечные стволы не оформлены. Брюшная присоска хорошо развита, располагается в задней трети тела и имеет 0,03 мм в диаметре. Отверстие ее имеет пильчатый кутикулярный край. Расстояние брюшной присоски от переднего конца тела 0,124 мм.

Позади брюшной присоски располагается крупный экскреторный пузырь с тонкими стенками и прозрачным содержимым. От латеральных сторон пузыря отходят латеральные экскреторные сосуды, которые постепенно расширяются в так называемые сифоны, заполненные известковыми тельцами. Сифоны огибают брюшную присоску, сближаются у центра и снова расходятся, переходя в тонкие капилляры, которые приближаются к фаринксу, затем расходятся у заднего края ротовой присоски, делают петлю и направляются к заднему концу тела. Протяженность сифонов около 0,1 мм. В каждом из них по 17–18 крупных известковых телец.

Мерцательный аппарат экскреторной системы не изучен. Цистогенные железы хорошо развиты. Одну группу составляют железы, расположенные слоем по всей поверхности тела церкарии, с утолщением на переднем конце. Границы между отдельными клетками не видны, и железистый слой кажется гомогенным, содержащим мелкие зерна секрета. Вторую группу желез составляют клетки, рас-

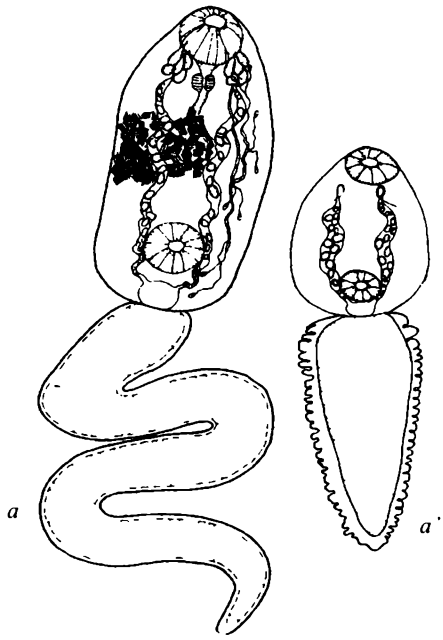


Рис 57. *Cercaria heluetica* — Dubois, 1929 (*a* — церкария, *a'* — сокращение хвоста).

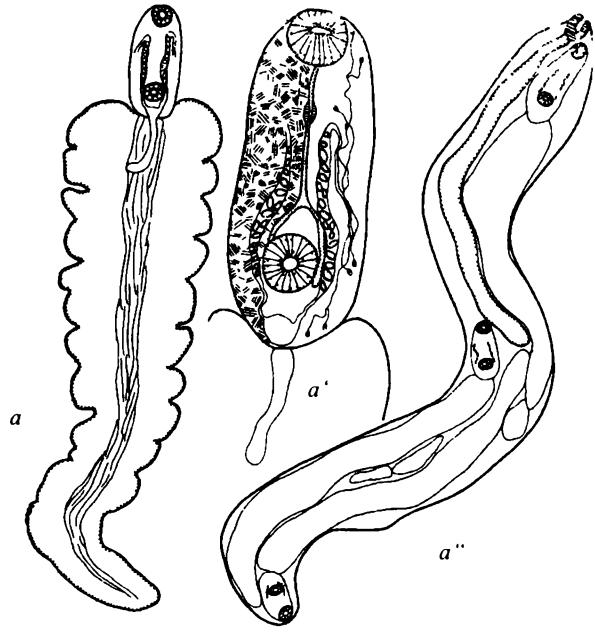


Рис. 58. *Cercaria kazachstanica* sp.n. (*a* — общий вид, *a'* — тело, *a''* — редия).

положенные в паренхиме и содержащие секрет в виде длинных игольчатых кристаллов. Эти железы заполняют пространство от фарнкса до заднего края брюшной присоски.

Хвост гибкий, подвижный, расширенный в передней части и постепенно сужающийся к заднему концу. Мерцательных элементов и каудальных телец не содержит. В нем расположен каудальный экскреторный канал, образующий сильное расширение в передней части. Хвост может сильно сокращаться, тогда его край принимает пильчатую форму. В воде церкарии совершают медленные, плавные движения, поднимаются к поверхности воды и постепенно опускаются, согнув тело на вентральную сторону. У них проявляется положительный фототаксис.

СЕМЕЙСТВО PSILOSTOMIDAE ODHNER, 1913 (рис. 59–61)

Тело церкарии овальной формы, коричневого цвета. Обе присоски хорошо развиты. Брюшная расположена в середине или вблизи заднего конца тела. Адоральный диск, крючья, стилет и глазки отсутствуют. Хвост разнообразных форм и размеров: простой, без мембран (роды *Psilotrema* и *Sphaeridiotrema*), окаймленный широкой плавательной мембраной (*Psilochasmus*), гигантских размеров (*Psilostomum*). Экскреторная система включает округлый или поперечно вытянутый выделительный пузырь и 2 впадающих в него экскреторных канала, проксимальная часть которых (называемая иногда сифонами) заполнена экскреторными гранулами различных размеров.

Редии цилиндрической формы, беловатого цвета, с двумя локомоторными выростами в задней части тела, глотка и кишечник хорошо развиты.

***Psilotrema simillimum* (Muhl, 1898) (рис. 59, *а, а'*)**

Тело церкарии удлиненно-овальное, коричневого цвета. Его длина 0,180–0,247 мм, ширина 0,096–0,136 мм. Ротовая присоска крупная, терминальная, 0,040×0,043 мм. Брюшная присоска в задней части тела крупная, немного больше ротовой — 0,048×0,052 мм. Имеется короткий префаринкс и фаринкс диаметром 0,028 мм. Пищевод раздваивается непосредственно перед брюшной присоской. Ветви кишечника достигают мочевого пузыря. Цистогенные железы хорошо развиты. Тегумент до половины брюшной присоски покрыт крупными шипиками, расположенными в шахматном порядке. Шипики погружены в слизистый слой и не всегда заметны. На теле и хвосте тонкие сенсорные волоски.

Выделительная система представлена округлым экскреторным пузырем и впадающими в него с двух сторон каналами, расширенная часть которых заполнена множеством мелких гранул, расположенных в 2 ряда. Гранулы частично заполняют и каудальный выделительный канал, раздваивающийся в задней трети хвоста и открывающийся по бокам его двумя экскреторными порами. Экскреторная формула 2/(2+2+2) +(2+2+2)/ = 24. Хвост церкарии простой, без плавательной мембраны и каудальных тел. Его длина 0,240–0,275 мм, ширина у основания 0,036–0,043 мм. Редии вытянутой мешковидной формы, с локомоторными выростами в задней трети тела. Молодые редии бесцветны, старые — желтоватые. Их длина 1,288–1,297 мм. Диаметр глотки 0,077 мм. Кишечник редии (с коричневым содержимым) длиной

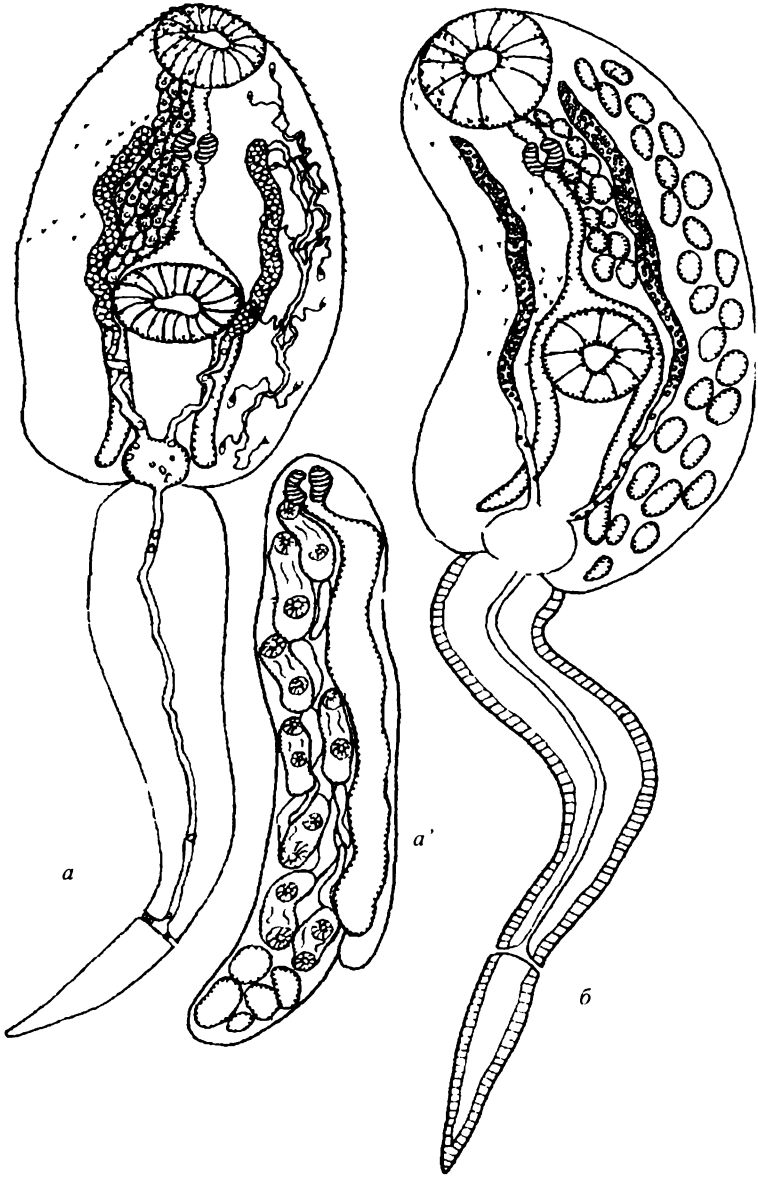


Рис 59. *Psilotrema simillimum* Muhling, 1898 (*а* — церкария, *а'* — редия), *Psilotrema spiculigerum* Muhling, 1898 (*б*).

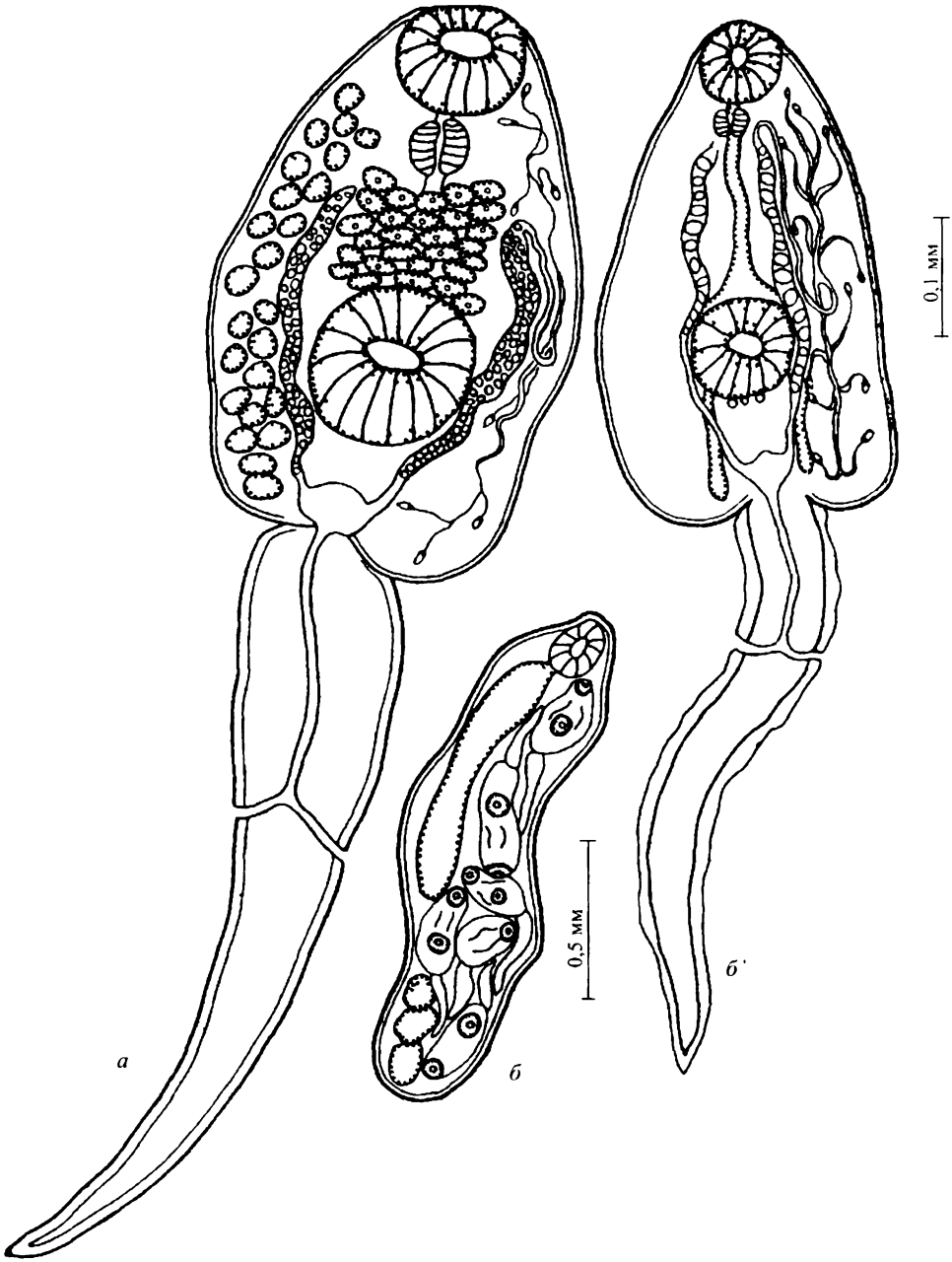


Рис 60. *Psilotrema* sp. (*а*), *Sphaeridiotrema globulus* (Rud, 1819) (*б* — церкария, *б'* — редия).

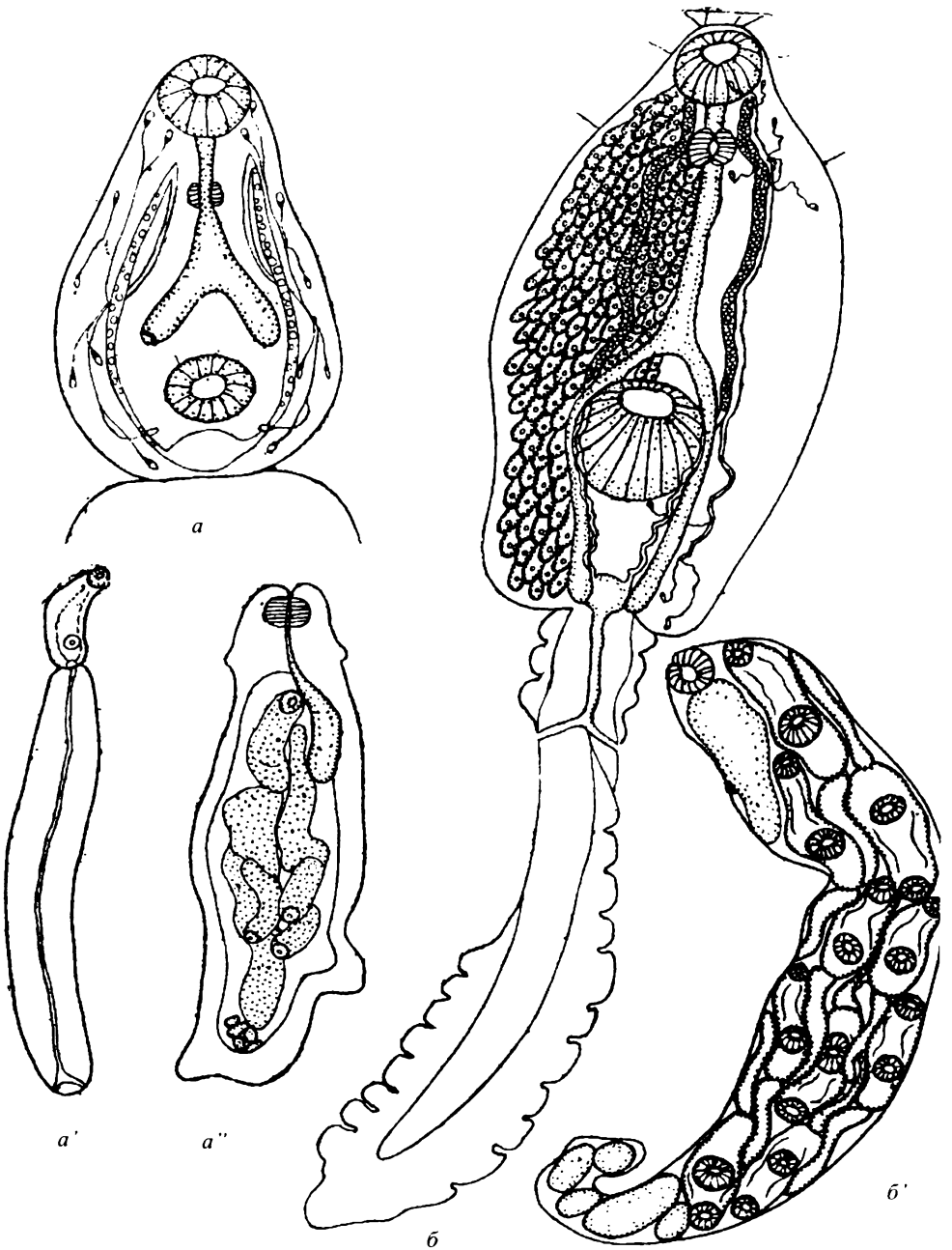


Рис. 61. *Psilostomum brevicolle* Creplin, 1829 (*а* — тело; *а'* — общий вид; *а''* — редия) (по Reimer, 1964); *Psilochasmus oxyurus* Creplin, 1825 (*б*— церкария, *б'*— редия).

1,020–1,210 мм достигает локомоторных выростов. В каждой редии развивается одновременно до 20 церкарий. Личинки инцистируются во внешней среде.

СЕМЕЙСТВО LECITHODENDRIIDAE ODHNER, 1910 (рис. 62; 63; 65)

Стилетные церкарий с овально-вытянутым телом. Хвост простой, без мембраны, равный по длине телу или чуть больше него. Присоски хорошо развиты, ротовая в 2 раза больше брюшной. Железы проникновения (3–4 пары) расположены по бокам брюшной присоски В области ротовой присоски лежит виргула — грушевидный орган, состоящий из 2 грушевидных образований — резервуар секрета

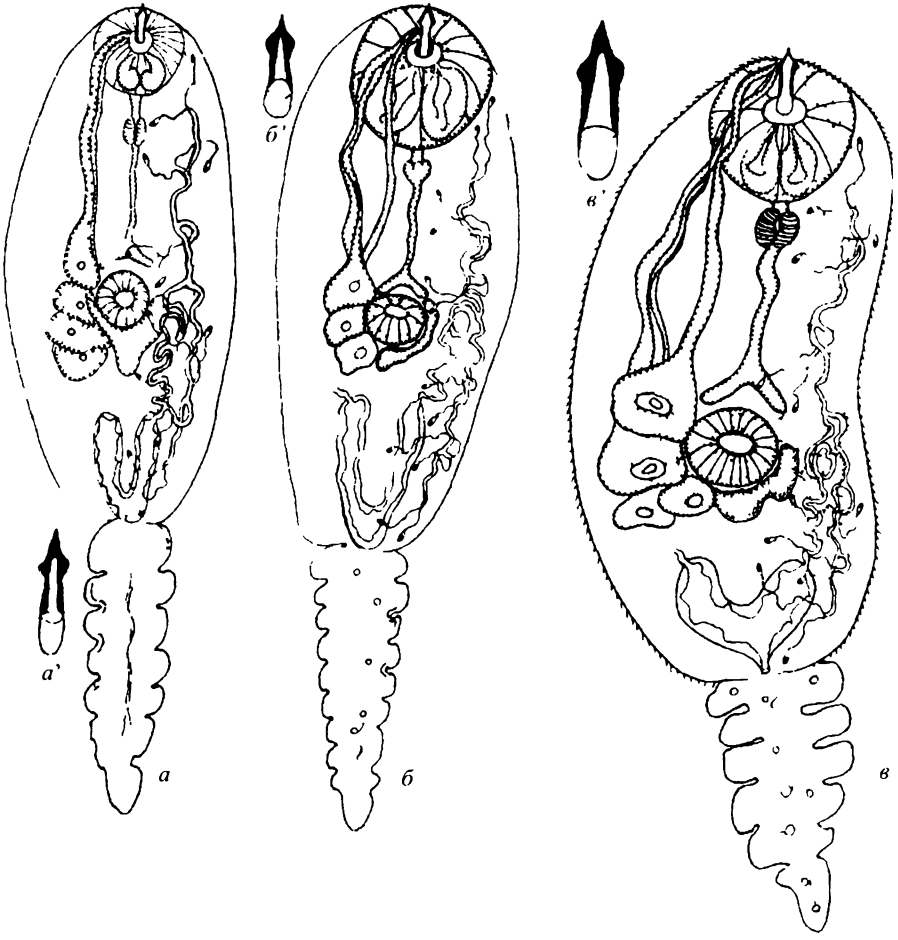


Рис. 62. *Pleurogenoides medians* Ollsson, 1876 (*а* — церкария, *а'* — стилет), *Xiphidiocercaria* sp. (*б* — церкария, *б'* — стилет), *Cercaria astrachanica* Ginetzinskaja et Dobrovolsky, 1968 (*в* — церкария, *в'* — стилет).

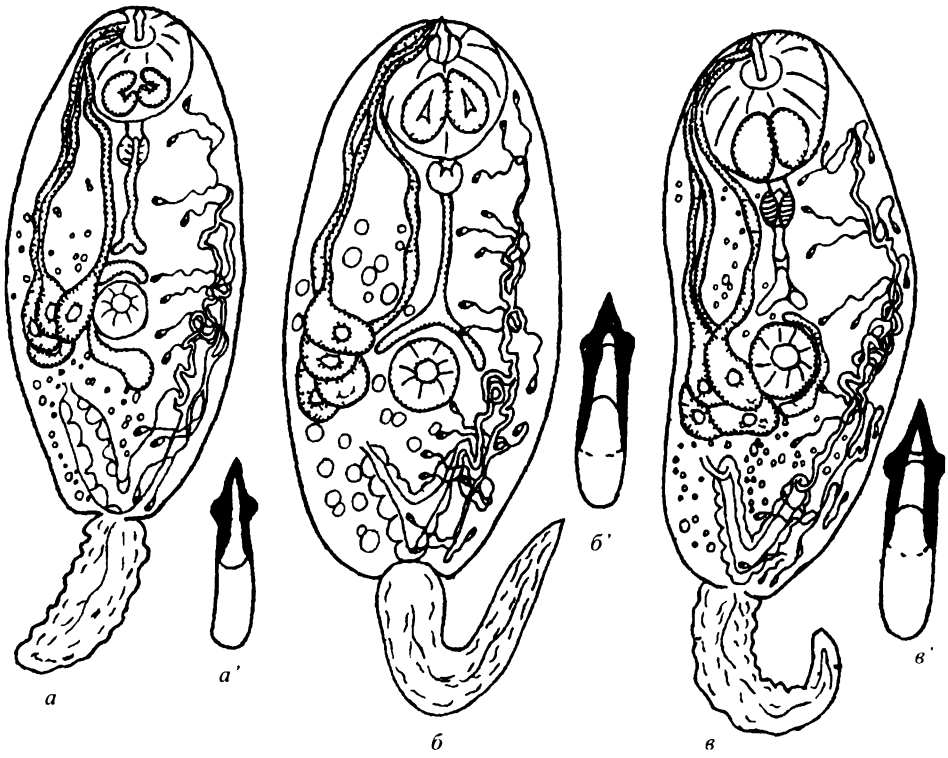


Рис. 63. *Xiphidiocercaria* sp. Odening, 1962 (*а* — церкария *а'* — стилет), *Cercaria astrachanica* Ginetzinskaja et Dobrovolsky, 1968 (*б* — церкария, *б'* — стилет), *Cercaria astrachanica* Ginetzinskaja et Dobrovolsky 1968 (*в* — церкария *в'* — стилет) (по Гинецинской и Добровольскому, 1968).

мукоидных желез. Наличие ее — один из основных признаков, характеризующих личинок семейства. Экскреторная формула: 2/(2+2+2) + (2+2+2)/ = 24. Циклы развития трематод этого семейства изучены слабо, у большинства церкарий марита не известна.

***Pleurogenoides medians* Olsson, 1876 (рис. 62 *а, а'*)**

Обычен в водоемах, где есть битинииды. Окончательные хозяева трематод — лягушки. Тело церкарий 0,220–0,242 мм длиной и 0,09–0,11 мм шириной. Тегумент с тонкими шипиками. Хвост сильно сократимый, в расправленном состоянии почти такой же длины, как и тело. Ротовая присоска диаметром 0,06 мм вооружена стилетом и несет грушевидную виргулу. Брюшная присоска в 2 раза меньше ротовой (0,03 мм), находится в середине тела. По бокам ее расположены в ряд 4 дары

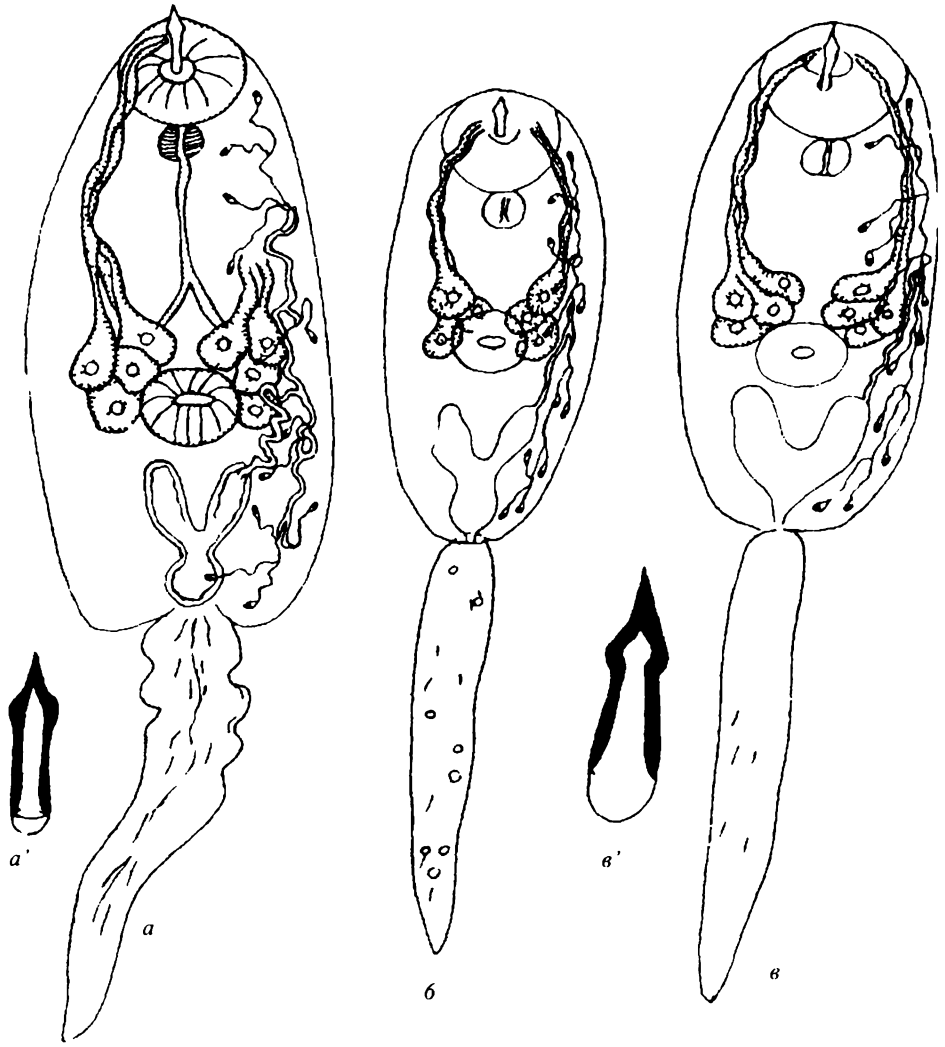


Рис. 64. *Prosthogonimus cuneatus* (Rud, 1809) (*а* — церкария, *а'*— стилет), *Prosthogonimus ovatus* (Rud, 1803) (*б*), *Schisthogonimus rarus* (Braun, 1803) (*в* — церкария, *в'*— стилет) (по Филимоновой Шаляпиной, 1980).

желез проникновения. Пищеварительная система включает префаринкс, фаринкс и длинный пищевод, раздваивающийся на 2 короткие ветви Экскреторный пузырь V-образной формы. Экскреторная формула характерна для представителей семейства. Сзади к брюшной присоске примыкает половой зачаток. Церкарий инцистируются в личинках стрекоз и ручейников.

СЕМЕЙСТВО PROSTHOGONIMIDAE NICOLl, 1924 (рис. 64)

Церкарии мелкие, с простым хвостом равной с телом длины. Плавательная мембрана отсутствует. Ротовая присоска почти в 2 раза крупнее брюшной. На переднем конце тела имеется стилет с хорошо развитой бульбой; экскреторный пузырь V-образный. Экскреторная формула: 2/(2+2+2) + (2+2+2)/ = 24. Железы проникновения (2–4 пары) расположены по бокам верхнего края брюшной присоски. Церкарии развиваются в коротких овальных спороцистах.

***Prosthogonimus cuneatus* (Rud., 1809) (рис. 64 *а, а'*)**

Церкарии обычны в водоемах, где встречаются битинииды. Тело овальное (0,124–0,172×0.061–0,040 мм). Хвост почти такой же длины, как и тело (0,066–0,169 мм), способен сильно сокращаться.

Тегумент тела и хвоста без шипиков. Ротовая присоска значительно крупнее брюшной. Их размеры соответственно 0,024–0,033 и 0,017–0,023 мм. На переднем конце тела, в просвете ротовой присоски, имеется развитой подвижный стилет длиной 0,017 мм. В пищеварительной системе хорошо просматривается глотка, ветви кишечника отсутствуют. Четыре пары желез проникновения лежат по бокам тела, охватывая верхний край брюшной присоски.

Экскреторная система представлена крупным толстостенным мочевым пузырем V-образной формы и впадающими в него латеральными каналами, которые, извиваясь, на уровне брюшной присоски разделяются на 2 протока. Один из них направлен вперед и принимает капилляры от шести мерцательных клеток, собранных в пучки по 2. Другой канал тянется к заднему концу тела, принимая капилляры также от шести клеток. Экскреторная формула. 2/(2+2+2) + (2+2+2)/ = 24. В полости тела вокруг брюшной присоски и глотки находится скопление жировых капель.

Церкарии развиваются в мелких овальных спороцистах длиной 0,232—0,262 мм, содержащих 4–5 сформированных церкарий.

СЕМЕЙСТВО MONORCHIDAE ODHNER, 1911 (рис. 66)

Личинки лишены хвоста и называются церкариеумами. Обе присоски и кишечник хорошо выражены. Развиваются в крупных редиях.

***Palaeorchis sp.* (рис. 66, *а, а'*)**

Синоним: *Cercariaeum helveticum* I, Dubois, 1929

Экскреторный пузырь крупный, колбасовидный. Имеется рудиментарный стилет, 2 семенника и яичник. Личинки относятся к группе бесхвостых Cercariaea. Длина тела 0,605–0,612, ширина — 0,270–0,140, брюшная — 0,132–0,136 мм. Тегумент тела и присоски несут крупные шипики, расположенные правильными рядами. На теле сильно выступают крупные папиллы с сенсорными волосками. Ротовая присоска вооружена маленьким рудиментарным стилетом (0,007 мм). Пищеварительная система представлена длинным префаринксом, фаринксом диаметром 0,05–0,06 мм и ветвями кишечника, не достигающими задней стенки тела. По бокам тела между ротовой и брюшной присосками располагается 25–30 пар мелких желез проникновения. Экскреторный пузырь длинный, колбасообразный, с толстыми стенками. Экск-

реторная формула:2/(3+3+3) + (3+3+3)/= 36. Половая система состоит из округлого зачатка яичника и 2 семенников в задней половине тела, за брюшной присоской.

Церкариеумы развиваются в крупных мешковидных редиях размером 2,38×0,76 мм. Диаметр глотки 0,17 мм. Кишечник короткий, с темноокрашенным содержимым. Одновременно в редии развивается 5–6 церкариеумов и столько же зародышевых шаров. Мариты паразитируют у рыб.

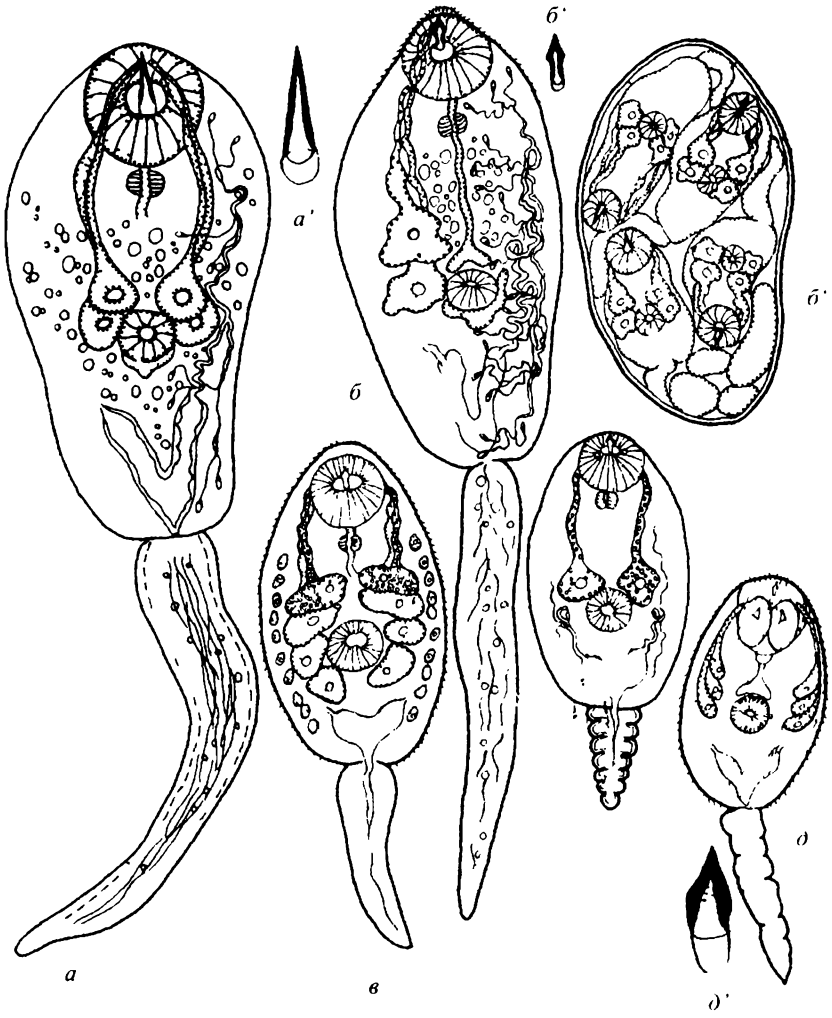


Рис. 65. *а* — *Cercaria subulo* Pag.: *а'*— стилет; *б* — *Cercaria pusilla* Lac.: *б'* — ститет *б''* — спороциста; *в* — *Cercaria vesiculosa* Dies (по Быховской-Павловской, Кулаковой, 1971), *г* — *Cercaria fennica* II Wikgr (по Быховской-Павловской, Кулаковой, 1971), *д* — *Cercaria papiliogona* Hall., 1963 *д'*— стилет (по Филимоновой, Шаляпиной, 1971).

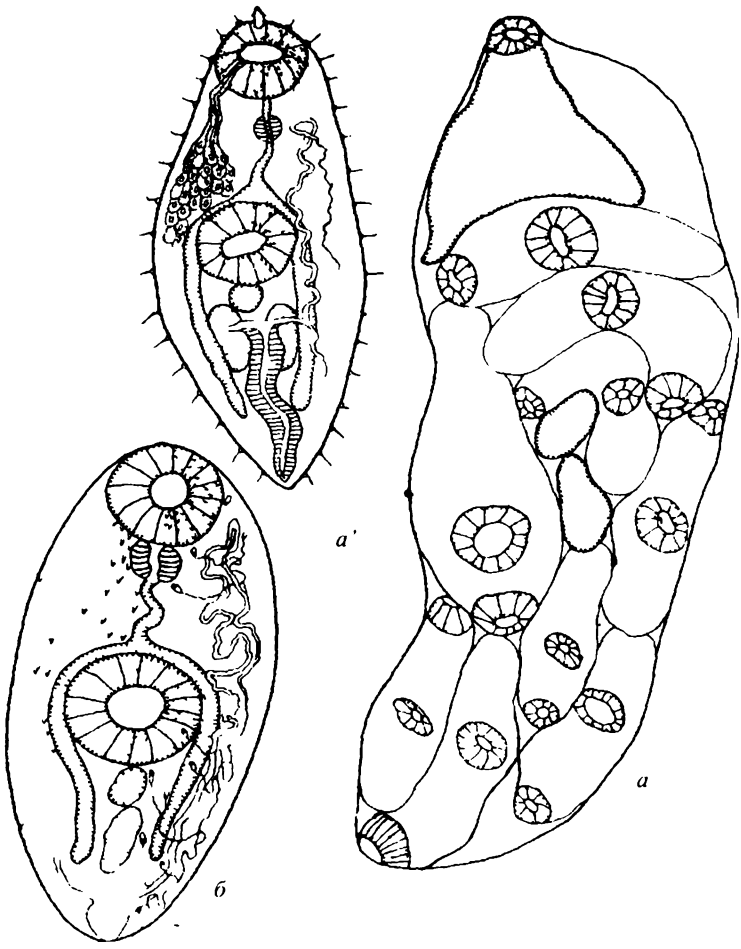


Рис. 66. *Paleorchis* sp. (*а* — церкария, *а'* — редия), *Asymphylodora* sp. (tincae?) (*б*).

***Asymphylodora* sp. (*tincae*) (рис. 66 *б*)**

Синоним: *Cercariaeum squamosum* Dubois, 1929

Тело крупное, прозрачное, (передний конец расширен, задний несколько сужен. Длина тела 0,330–0,424, ширина — 0,180–0,210 мм. Тегумент и обе присоски покрыты правильными рядами шипиков. Брюшная присоска диаметром 0,088–0,112 мм крупнее ротовой — 0,075–0,082 мм. Префаринкс короткий. Бифуркация кишечника над брюшной присоской. Кишечные ветви достигают заднего края семенников. Формула экскреторной системы: 2/(4+ +4+4+4) + (4+4+4+4)/=64. Выделительный пузырь маленький, пузыревидный. В задней половине тела расположен зачаток яичника и семенника. Церкариеумы развиваются в крупных мешковидных редиях.

11.3. Моделирование "опасных зон" контактов церкарий со вторыми промежуточными хозяевами

Одной из задач моделирования процессов, протекающих в паразитарных системах, является расшифровка механизмов, которые определяют реализацию риска заражения очередных (первых и вторых промежуточных, окончательных; специфических и не специфических) хозяев паразитов.

Мы считаем важным подчеркнуть простую мысль, заключающуюся в том, что для этого, как правило, не требуется создание громоздких обобщающих моделей паразитозов. Достаточно иметь разновариантные вероятностные модели "стыковочных узлов" жизненных циклов паразитов. При этом, с одной стороны, желательно обходиться без излишних частностей, затушевывающих основной смысл явления, а с другой — опираться при моделировании на реальные ситуации (данные полевых исследований, результаты тщательно продуманных и проведенных экспериментов и т.д.).

Следует учитывать, что диапазон действия модели всегда ограничен первоначальными допущениями, в пределах которых (посылок, уравнений, вариантов экспериментов) мы и получает определенные ответы. В этом смысле математичяеская модель имеет много общего с любой научной гипотезой и, как всякая гипотеза, может приниматься, опровергаться, уточняться, иметь варианты и т.д.

Для заражения хозяев (дополнительных, окончательных) трематод необходим их контакт с некими **"опасными зонами"** ("зонами риска", "зонами заражения"), которые создаются в водоемах в результате сложного распределения церкарий в толще воды после их выхода из инвазированных моллюсков. По сути дела, на сцене выступают три группы действующих лиц со "своим набором сложных движений": **церкарии,** которые, выйдя из инвазированных моллюсков, определенным образом распределяются в толще воды; **моллюски,** перемещающиеся в том же водоеме; **последующие хозяева** (в данном случае, вторые промежуточные хозяева — рыбы), которые перемещаются в том же водоеме.

Моделирование параметров **"опасных зон контактов"**, помогает прогнозировать риск заражения хозяев в разных водных биоценозах и объясняет разновероятностные варианты их заражения в зависимости от большой группы абиотических и биотических факторов (гидрологических, фитоценотических, этологических, как у церкарий, так и у их хозяев и т.д.).

Следует заметить, что мы моделируем именно **контакты** церкарий с последующими хозяевами, но при этом пока не знаем, реализуется риск заражения или нет. Мы только предполагаем, что это происходит. На самом же деле, на процесс реализации риска заражения влияют уже совершенно другие, гораздо более сложные, факторы (инвазивность паразита, физиологическое состояние церкарий, восприимчивость или резистентность хозяина, состояние окружающей среды и др.), не описывающиеся представленной моделью.

На характер распределения церкарий в объеме воды (т.е. образование опасных для хозяев зон) влияет ряд факторов: наличие присущих церкариям таксисов; экстенсивность и интенсивность инвазированности первых промежуточных хозяев; характер активных и пассивных перемещений церкарий (чередование всех типов движений); продолжительность жизни церкарий и моллюсков; наличие течения, создающего векторность в пассивном перемещении церкарий; характер и скорость перемещений инвазированных моллюсков.

Некоторые из перечисленных факторов — явления случайные, и прогнозировать их заранее трудно, но, тем не менее, можно определить основные общие принципы образования "опасных зон контактов", а затем конкретизировать модель, включая в нее показатели, присущие конкретным подсистемам: "моллюск–церкарии–последующий хозяин".

Мы моделировали **"опасные зоны контактов"** для описторхид (на примере *O. felineus*) и шистосоматид (а примере *Trichobilharzia*, группы *ocellata*). Эти модели имеют много принципиальных различий (Беэр, 1996). Здесь, в этой книге, мы, по понятным причинам, касаемся только *O. felineus* (рис. 67).

В общем виде, "опасные зоны контактов" для *O. felineus* можно представить следующим образом:

1. Обозначим общую акваторию модельного водоема (группы сообщающихся водоемов; серии водоемов, находящихся под толщей весеннего разлива реки и т.д.), как: $V_{max.}$ Если геометрическая мера, находящейся внутри акватории, контакт с которой благоприятен для заражения очередного хозяина — V_b, то, очевидно, элементарная вероятность контакта P, будет:

$$P = \frac{V_b}{V_{max}};$$

при этом, если величина V_b ничтожно мала (например, мы *a priori* допускаем, что для заражения необходим контакт ***непосредственно*** с самим инвазированным моллюском), то ничтожно малой оказывается и вероятность контакта.

2. На самом деле, однако, существенно важен контакт не с самим инвазированным моллюском, а именно с **опасной зоной** создающейся вокруг него. Можно приближенно оценить параметры таких зон.

2.1. Допустим вначале, что моллюск неподвижен и находится внутри трехмерного пространства. Тогда церкарий, выходящие из моллюска, распределятся внутри цилиндра (обозначим его как "цилиндр 1-го порядка") с параметрами

$$V_1 = sh = (p\ ^1/_2\ D^2\ h\ ), \qquad (1)$$

где: D — диаметр круга, описанного вокруг моллюска, он же основание цилиндра 1-го порядка, с объемом V_1; h — высота от начального положения моллюска до дна (или до поверхности водоема, в зависимости от того, какие таксисы преобладают у церкарий). Последнее принципиально важно и устанавливается индивидуально для каждого конктерного вида. Также индивидуально определяется и "диаметр цилин-

дра 1-го порядка", в зависимости от характера движений церкарий в толще воды и, прежде всего, от их возможности совершать горизонтальные активные миграции.

2.2. Моллюск не неподвижен, он перемещается в трехмерном пространстве (например, по стеблям водных растений).

Предположим, из своей первоначальной точки M_1 он переместился в M_2, M_3 .... M_n, тогда за время t общий объем опасной зоны контакта V_2 с движущимся моллюском будет:

$$V_2 = \frac{t\,u}{D} (p\,{}^1\!/_2\, D^2\, h)\, n, \qquad (2)$$

где: u — скорость движения моллюска; t — время его движения, которое можно ограничить сроком жизни церкарий конкретного рассматриваемого вида.

Уравнение (2) является общим выражением объема опасной зоны контакта, создающейся вокруг движущегося инвазированного моллюска. Одним из частных вариантов (часто, тем не менее, встречающимся в природе) является "вертикальное" перемещение моллюсков по растительному субстрату. При этом, опасная зона контакта, будет очевидно, приближаться к цилиндру 1-го порядка.

2.3. В анализируемом водоеме — не один инвазированный моллюск, а несколько. При условии, что имеется "n" зараженных моллюсков — общая суммарная опасная зона контакта (V_3) будет:

$$V_3 = Y\,(V_2), \qquad (3)$$

Заметим, что "опасные зоны контактов", создающиеся вокруг отдельных перемещающихся моллюсков, суммируясь могут приводить к тому, что значительная часть водоема (или даже весь водоем), будет представлять собой зону, опасную для следующих хозяев, перемещаясь в которой, они подвергаются риску заражения.

2.4. При наличии течения (в реке, в сообщающихся пойменных водоемах, весной при освобождении поймы реки от паводковых вод и т.д.), церкарии, выходящие из инвазированных моллюсков, могут как бы "вымываться" из постоянных биотопов, дополнительно увеличивая вероятность их контактов с очередными хозяевами. Такой процесс может быть аппроксимирован уравнением линейной регрессии:

$$C = a + \frac{b}{L_2}, \qquad (4)$$

где: C — число церкарий в такой-то точке, удаленной (ниже по течению) от места их максимального распределения (например, от постоянного водоема); a — свободный член пересечения с нулем в уравнении линейной регрессии; b — коэффициент регрессии (тангенс угла наклона к абсциссе); L — длина (в метрах) от начальной точки.

С помощью локальной предельной теоремы Лапласа, можно рассчитать необходимое число перемещений хозяев, для достижения контакта с церкариями (т.е. для за-

ражения хозяина, если мы принимаем, что контакт с хозяином равнозначен его заражению) с высокой степенью вероятности (например "четыре девятки" после запятой).

Рассмотрим работу модели.

Понятие **"опасные зоны контакта"** мы впервые ввели в науку, моделируя вероятность контактов рыб семейства Cyprinidae с церкариями *O. felineus*, выходящими из инвазированных моллюсков *Codiella в* водоемах Среднего Приобья (Беэр, 1974). Необходимые параметры модели, позволяющие рассчитывать объемы и конфигурации "опасных зон контактов" карповых рыб с *Codiella*, мы получали экспериментально и при проведении полевых исследований в пойменных водоемах Средней Оби (Томская область).

Отметим, что учитывались реальные для Среднего Приобья показатели: локальное распределение водоемов, содержащих в своих биоценозах моллюсков рода *Codiella*, достаточно высокая численность в пойменных водоемах моллюсков, инвазированных партенитами О. *felineus* (при низкой экстенсивности инвазии, но высокой общей численности *Codiella)*, высокая интенсивность инвазии моллюсков (расчитываемая по числу церкарий, выходящих из инвазированных моллюсков в сутки); образование многометровых "шлейфов" церкарий, при их пассивной (под влиянием течения) векторной миграции из "подводных" постоянных водоемов, во время освобождения поймы от паводковых вод.

Учитывались и этолого-физиологические показатели, характерные для церкарий *O. felineus* и моллюсков: наличие у церкарий положительных фото- и геотаксисов, позволяющих церкариям выходить в светлое время суток и опускаться в придонные слои водоема (сложное поведение церкарий в толще воды будет описано нами в последующих разделах); сравнительно непродолжительный срок жизни (не более 48 часов) церкарий; ограниченная способность церкарий *O. felineus* к горизонтальным перемещениям; малая скорость активных перемещений *Codiella*, выявленная нами при проведении многолетних исследований их миграционных способностей с помощью радиомаркировки (Беэр, Лурье, 1980; Лурье, Беэр, 1980).

В результате было найдено, что:

1. "Опасные зоны контактов" церкарий описторхиса со вторыми промежуточными хозяевами – карповыми рыбами в постоянных водоемах имеет вид, показанный на рис. 67. Образно их можно представить себе в виде "сеточки душа на гибком шланге", где "сеточка" — инвазированный моллюск, перемещающийся в трехмерном пространстве, а "струи воды" — церкарии, выходящие из инвазированного моллюска и, под влиянием положительного геотаксиса, опускающиеся в придонные слои водоема.

2. Суммарные "опасные зоны контактов" (при большом числе инвазированных моллюсков) практически соответствуют параметрам типичных малых пойменных водоемов, содержащих в своих биоценозах *Codiella.*

3. В период окончания паводка, когда массовый выход церкарий приходится на тот период, когда пойма еще не освободилась от паводковых вод, и пойменные водоемы не отшнуровались от русла реки и не изолированы, церкарии как бы "вы-

мываются" из своих постоянных биотопов током отступающей воды. Такие "шлейфы" церкарий расширяют объемы опасных зон контактов и увеличивают вероятность заражения дополнительного хозяина.

Таким образом, введя в экологическую характеристку паразитарной системы *O. felineus* понятие "опасных зон контактов", мы нашли объяснение противоречивому (на первый взгляд) и долго не понимаемому исследователями явлению: высокой экстенсивности инвазии дополнительного хозяина метацеркариями *O. felineus*, при локальном распределении популяций моллюсков и малой численности инвазированных особей в популяциях. Вероятность встреч рыб с "опасными зонами контактов" достаточно высока и, следовательно, высок риск заражения второго промежуточного хозяина.

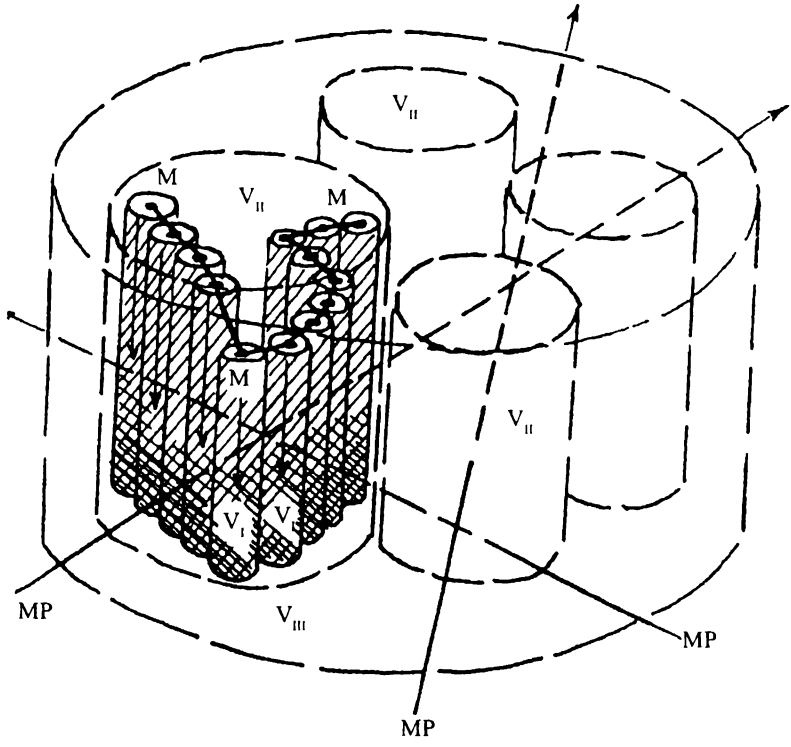


Рис. 67. Схема "опасных зон контактов" рыб семейства Cyprinidae с церкариями *Opisthorchis felineus*. V_I, V_{II}, V_{III} — цилиндры 1-го, 2-го, 3-го порядков; M — перемещающийся инвазированный моллюск; MP — маршруты рыб сквозь "опасные зоны"; стрелками внутри цилиндров 1-го порядка показаны направления движения церкарий.

11.4. Поведение свободноплавающих церкарий *O. felineus*

При построении вероятностной модели контактов карповых рыб с церкариями *O. felineus*, мы столкнулись с необходимостью оценки распределения свободноплавающих церкарий в толще воды после их выхода из инвазированных моллюсков. Это необходимо при моделировании отдельных звеньев в цепи развития *O. felineus*, в частности, при определении опасных зон в водоемах, прохождение сквозь которые карповыми рыбами приводит к их заражению. Контакт именно с такими зонами, создающимися вокруг перемещающегося инвазированного моллюска (а не непосредственно с самим моллюском, что делало бы вероятность такого контакта ничтожной!), опасен для рыб.

Известно, что вышедшие из моллюсков церкарии затем, под влиянием положительного геотаксиса, опускаются в придонные слои водоема, где контакт со вторыми промежуточными хозяевами наиболее вероятен. Но как именно это происходит и за какой отрезок времени — паразитологам не было известно.

Мы исследовали некоторые особенности поведения свободноплавающих церкарий О. *felineus*, а именно: их способность совершать вертикальные и горизонтальные миграции в толще воды. Работа была проведена в полевой лаборатории, организованной нами в пос. Тымск Каргасокского р-на Томской обл.

Вертикальные перемещения церкарий

За перемещениями церкарий следили в вертикально подвешенной стеклянной трубке высотой 60 см и диаметром 2,5 см, заполненной водой. Активную, только что вышедшую из инвазированного моллюска, церкарию пипеткой помещали в поверхностный слой воды. Наблюдение за ее погружением велось непрерывно через вертикально перемещающуюся (синхронно с погружающейся церкарией) лупу. Опыты повторяли 5-кратно. Высота трубки (60 см) примерно соответствовала средней глубине пойменных водоемов в период массового выхода церкарий из зараженных моллюсков.

Воду, заливаемую в трубку, брали из пойменного водоема, содержащего *Codiella*, где процент инвазированных моллюсков в это время составлял 4,8. Предварительно воду процеживали через мелкоячеистый газ для удаления посторонних планктонных организмов. Одновременно определяли химизм и температуру воды. За время проведения эксперимента, т.е. за 2–2,5 ч, химические параметры воды практически не изменялись, что устанавливалось повторными анализами. Опыты проводились при температуре воды +21 °С, pH= 6,8; содержание в воде растворенного кислорода, составляло 5,64 мг/л.

Было установлено, что для церкарий *O. felineus* характерны два способа движений в толще воды (рис. 68). В начале погружения (падения) их движение плавное, относительно быстрое под действием собственной силы тяжести. При этом церка-

рии неподвижны, форма тела их типична — в виде "курительной трубки". В таком положении они погружаются на 7–10 мм за 15–25 сек.

После этого, характер их движения резко изменяется. Церкарии начинают совершать активные резкие движения (как бы "дрыгаться"). При этом они заметно замедляют погружение, могут держаться на одном уровне или даже слегка "подскакивать". В этот период они погружаются на 10–15 мм уже за 40–62 сек. Такое активное замедление движения позволяет церкариям сравнительно долго находиться в толще воды. Например, среднее время погружения церкария на 12 см составляет 8 мин 16 сек ± 32 сек. В нижних слоях цилиндра погружение немного замедляется. Путь между активными участками становятся короче. Церкарии почти все время находятся в движении. Весь путь 60 см церкарии проходят в среднем за 1 ч 10 мин 24 сек ±1 мин 12 сек.

Мы сравнили это время с тем, которое понадобилось бы неподвижному церкарию для прохождения того же пути. Мгновенное обездвиживание церкариев достигалось при помощи сильнодействующего церкарицида (натриевой соли никлозамида). Неподвижная церкария погружалась на глубину 60 см в среднем за 16 мин. Это почти впятеро быстрее, чем в первом случае.

Описанный механизм погружения (рис. 68Б, *а*), позволяет церкариям сравнительно долго держаться в водной толще, увеличивая тем самым вероятность контакта со вторыми промежуточными хозяевами.

Горизонтальные перемещения церкарий

Под бинокуляром церкарию в кристаллизаторе помещали точно над центральной клеткой клетчатого шаблона (рис. 68Б, *б*). Глубина слоя воды составляла 12 мм. Наблюдения за перемещениями церкарий велись непрерывно в течение первых 30 мин и затем через каждые 30 мин в течение 7 ч, начиная с 10 ч утра. На диаграмме (рис. 68Б, *б*), общая продолжительность нахождения церкарии в пределах одной клетки обозначена различной штриховкой. На ней приведены результаты 6 опытов. В результате можно видеть, что горизонтальные перемещения церкарий ограничены. Некоторые из них за 7 ч эксперимента практически не вышли за пределы площади 1 см^2 (рис. 68Б, *в*). Максимальная площадь, исчерченная движущимися церкариями при их горизонтальных перемещениях, не превышает 15 см^2. В среднем же она составляет 8,5 см^2.

Заражение сеголеток рыб на разном удалении от церкарий

Выполняя эксперименты по вертикальному и горизонтальному перемещению церкарий, мы провели экспериментальное заражение сеголеток карповых рыб (средний вес мальков — 98,5 мг) церкариями *O. felineus* на разном удалении от зараженных моллюсков.

Прямоугольный кристаллизатор был разделен на 3 изолированных отсека. В каждый отсек помещали зараженных битиний (по 10 экз.) в крупноячеистой сетке

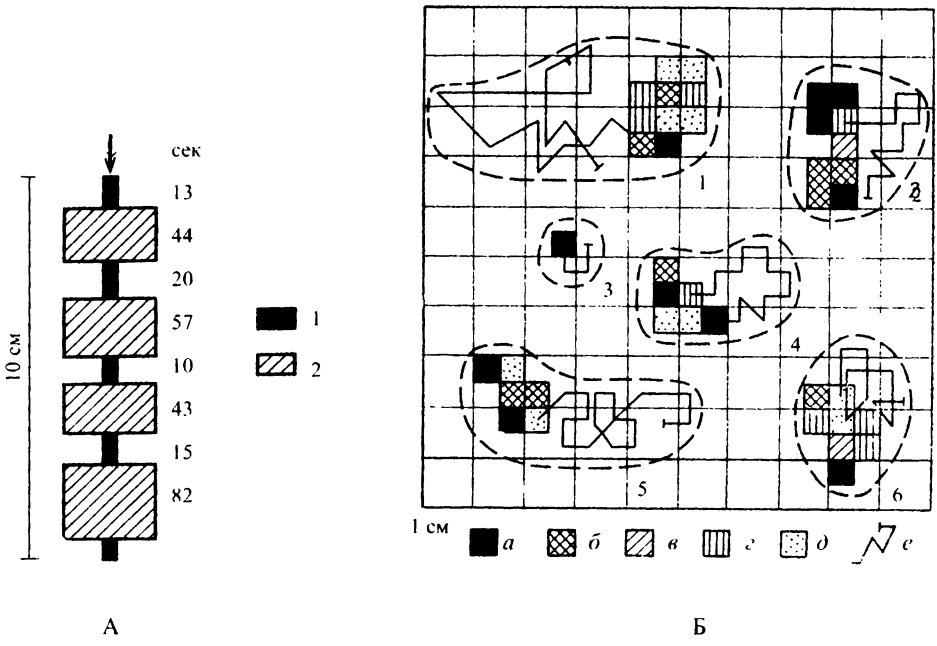


Рис. 68. А — скорость вертикального погружения свободноплавающих церкариев *O. felineus* (фрагмент): 1 — путь, проходимый церкарием быстро при плавном погружении; церкария пассивна, неподвижна; 2 — путь,. проходимый медленно; церкария активна, совершает "подскакивающие" движения. Б — Горизонтальные движения церкариев *O. felineus*: *а–д* — длительность нахождения церкариев в клетке (0,25 см^2) в течение первых 30 мин опыта: (в минутах): *а* — более 5, *б* — 2–4, *в* — 1, *г* — 0,5, *д* — 0,25; *е* — перемещения церкарий за последние 7 ч (наблюдения через 30 мин); 1– 6 — номера опытов.

для удержания их на одном месте и по 2 малька, тоже в крупноячеистых сетках, справа и слева от моллюсков на строго определенном расстоянии от них (1,5; 5 и 10 см). Крупные ячейки удерживающих сеток не позволяли моллюскам и рыбам менять моста их первоначальных положений, но не препятствовали церкариям перемещаться на разное расстояние.

После 2-часовой световой экспозиции в отсеках находились сотни вышедших из моллюсков церкариев. Спустя сутки мальков рыб вскрывали и подсчитывали количество внедрившихся в них церкарий. Результаты показаны в табл. 18. Заражение происходило в основном в первом отсеке, где церкариям *O. felineus* надо было преодолеть не более 1,5 см, чтобы достичь малька. На расстоянии свыше 5 см заражение практически не происходит.

Суммируя изложенное в предыдущих разделах, можно представить себе путь, проходимый церкариями *O. felineus* в толще воды, следующим образом. Вначале происходит вертикальное погружение церкарии от инвазированного моллюска до дна водоема, которое он совершает, чередуя пассивное (сравнительно быстрое) погружение с участками активного "подскакивающего" движения, во время которого скорость его погружения заметно замедляется. Горизонтальные перемещения

Таблица.18. Заражение мальков карповых рыб на различном удалении от источника инвазии — зараженных моллюсков (результаты четырех экспериментов).

Расстояние от зараженных моллюсков до мальков рыб (см.)	Количество внедрившихся в мальков церкарий *O.felineus*				
	1	2	3	4	M±m
1.5	34	52	56	48	47 ± 4,5
5	2	3	0	9	4 ± 1,6
10	0	0	1	0	1

церкарии у дна водоема весьма незначительны и хаотичны. В силу этого церкарии способны заражать вторых промежуточных хозяев — рыб, находясь лишь в непосредственной близости от них. Вероятнее всего, при этом включаются химические стимуляторы, присутствующие в поверхностном слое слизи на теле рыбы.

11.5. Возможности воздействия на церкарий *O. felineus*

Во многих странах мира накоплен большой опыт использования различных моллюскицидных соединений, применяемых в борьбе с моллюсками родов: *Biomphalaria, Bulinus, Planorbis, Oncomelania, Lymnaea, Bithynia, Codiella* и др., являющихся первыми промежуточными хозяевами опасных для человека и хозяйственно полезных животных трематод: шистсом (трех видов), фасциол, описторхисов (двух видов). Надо признать, что это направление в борьбе с кишечным, мочеполовым, японским шистосомозами, фасциолёзом, описторхозами отнюдь не является позитивным по целому ряду экономических, а главное — экологических и соображений. В настоящее время экологи мира всё больше осознают ошибочность подобного направления воздействия на компоненты паразитарных систем.

В период с 1966 по 1980 гг. мы, под влиянием распространенных в мире "борьбистских настроений", испытывали моллюскицидную активность многих соединений по отношению к моллюскам — промежуточным хозяевам *O. felineus*. Среди этих соединений были и высокоэффективные по отношению к моллюскам рода *Codiella*, например, различные салициланилиды. В общей сложности по этому направлению нами в соавторстве с химиками и эпидемиологами ИМПиТМ им. Е.И. Марциновского было опубликовано более 30 работ и получено 2 авторских свидетельства на изобретения. Однако постепенно формировалось убеждение о нецелесообразности включения моллюскицидных мероприятий в арсенал мер, направленных на профилактику описторхоза на громадной территории ареала возбудителя и нозоареала паразитоза.

Мы уверены в том, что в этот арсенал нельзя включать моллюскицидные обработки пресноводных водоемов разных типов. Никаких рекомендаций в этом направлении (например, относительно сравнительной эффективности и экономической целесообразности применения различных моллюскицидных соединений, производящихся в настоящее время в разных странах мира) мы принципиально здесь не приводим по соображениям охраны и без того хрупкой окружающей среды от дополнительных пестицидных загрязнителей. Практически все моллюскициды, не обладая достаточной избирательностью действия по отношению к гидробионтам, могут наносить серьезный вред водным биоценозам.

Вместе с тем, некоторые направления и результаты исследований заслуживают того, чтобы о них не забывали. Это касается церкарицидной (партенитоцидной) активности ряда соединений и препаратов. Приведем два примера.

1. В ходе поисков препаратов и соединений, эффективных по отношению к моллюскам р. *Codiella (Bithynia)*, были отмечены некоторые особенности, заставившие более детально проследить механизм избирательного действия моллюскицидов на моллюсков, интенсивно зараженных *O. felineus*.

Испытывая соединения из группы салициланилидов (препарат: Байер-73, фенасал), мы неоднократно отмечали неожиданно высокую гибель моллюсков в концентрациях значительно ниже летальных доз $_{50}$ (LD_{50}). Для Байера-73 и 2,5-дих-

лор-4-нитросалициланилида (фенасала), LD_{50} приблизительно одинаковы и колеблются в пределах 0,1–0,5 мг/л (при 24-часовой экспозиции). Гибель моллюсков при концентрации 0,001 мг/л составляла в среднем 3–5%, а при концентрации 0,01 мг/л — 10–12%. При вскрытии моллюсков, погибших в концентрациях 0,001 и 0,01 мг/л, 90% особей оказались инвазированными, содержащими партенит и церкарий *O. felineus*. Вскрытие погибших моллюсков проводилось не через 24, а через 10 часов после начала опыта.

Это наблюдение послужило началом серии прямых экспериментов по действию микродоз препаратов на зараженных моллюсков. Во всех случаях, при концентрациях 0,01, 0,001, 0,0001 мг/л, кодиеллы, зараженные описторхидами, нотокотилидами, погибали через 10–15 часов после помещения их в раствор препарата. В контроле с незараженными моллюсками гибели моллюсков (за то же время в тех же концентрациях) не отмечалось. Таким образом было установлено, что концентрации препаратов, слаботоксичные для незараженных моллюсков, оказались абсолютно летальными для зараженных.

Объяснить это явление можно следующим образом. Экстенсивность инвазии кодиелл была чрезвычайно высокой (при заражении описторхидами до 5000–7000 церкарий в гепатопанкреасе каждого моллюска). Даже без вскрытия можно было судить о высокой степени инвазии: моллюски, помещенные в микроаквариумах под яркий свет на 20–30 мин., оказываются буквально "в каше" из вышедших церкарий.

Объяснить гибель зараженных моллюсков от низких доз моллюскицидов можно прежде всего ослабленностью организма гиперинвазированных особей. Простой подсчет общего объема церкарий *O. felineus* (при условии, что их в моллюске с высотой раковины 6–7 мм содержится примерно 5 тысяч экземпляров) показывает, что он вполне соизмерим с объемом всего гепатопанкреаса моллюска. Понятно, что функция печени при этом значительно нарушается, а это, в свою очередь, может вести к нарушению механизма нейтрализации яда, в котором печень играет существенную роль.

Далее было установлено, что фенасал, помимо моллюскицидных, обладает и высокими церкарицидными свойствами. Из литературы известно, что церкарицидность Байера-73 проявляется в концентрациях несколько ниже моллюскицидной. Церкарицидность фенасала мы испытывали в концентрациях 0,1, 0,01, 0,001, 0,0001 и 0,00001 мг/л с экспозициями 1, 5, 10, 24 и 48 часов. Гибель церкарий в опытах отмечалась как среди свободноплавающих, вышедших из зараженных моллюсков паразитов, так и в печени моллюсков при вскрытии их через заданные промежутки времени. Церкарицидное действие обнаруживается у фенасала даже в концентрации 0,00001 мг/л. В этой ничтожно малой концентрации через 24 часа погибали все свободноплавающие церкарии, однако церкарии в печени моллюсков оставались живыми. При концентрации препарата 0,001 мг/л через 5 часов погибали церкарии, как свободноплавающие, так и находящиеся в печени моллюсков.

Таким образом, другая возможная причина гибели зараженных кодиелл — резкая интоксикация от одновременно погибших церкарий, которые начинают тут же разлагаться и уже через несколько часов превращаются в общую слизистую массу. Возмож-

но, гибель моллюсков наступает в результате накапливания церкариями препарата и создания повышенной его концентрации в печени после гибели церкарий.

Добавим к изложенному, что испытывая моллюскицидную и церкарицидную активность впервые синтезированного в ИМПиТМ им. Е.И. Марциновского в 1979 г. соединения: натриевой соли 2,3,5-трихлор-4,-нитросали-циланилида [кодовое название: "МБ-30"] (Авторское свидетельство 677286 (СССР) 2558912 /23-04. Михайлицин Ф.С., Беэр С.А., Бехли А.Ф., опубл. в Б.И. 1979, № 28), мы получили еще более обнадеживающие данные. Церкарицидный эффект МБ-30 проявлялся даже в концентрации 0,0001 мг/л, в конбцентрации же 0,1 мг/л, гибель свободноплавающих церкарий наступала за несколько секунд. Редии и церкарии в гепатопанкреасе моллюсков погибали при концентрации 0,01 мг/л.

Отметим, что факт гибели в популяции моллюсков прежде всего зараженных особей и, тем самым, как бы "оздоровление популяции моллюсков" микродозами моллюскицидных (церкарицидных) препаратов, на наш взгляд, интересен и важен. Формулируя понятие "оздоровление популяции моллюсков" (Беэр, 1982), мы подразумевали при этом, во-первых, выклинивание из популяций гиперинвазированных особей и, во-вторых, "излечивание моллюсков" под воздействием сублетальных доз моллюскицидов, (применяемых в церкарицидных концентрациях). Можно добавить, что при этом гарантированно сохраняется подавляющее большинство видов гидробионтов.

2. Многих исследователей, занимающихся проблемой борьбы с моллюсками — промежуточными хозяевами трематод, привлекала идея использования антибиотиков в качестве моллюскицидных и церкарицидных препаратов.

Отечественный антибиотик из группы стрептотрицина фитобактериомицин (ФБМ) является продуктом метаболизма актиномицета *Act. lauendulae* (штамм № 696). А.М. Гольбергом, К.П. Чагиным, Л.А. Ганушкиной (1975) было установлено высокое токсическое действие антибиотиков стрептотрициновой группы, в частности ФБМ, на личинок комаров *Culex pipiens molestus*.

Мы испытали в лабораторных условиях ФБМ (активностью 3200 ед/мг) на моллюсках рода *Codiella* — первых промежуточных хозяевах *O. felineus*, их кладках, а также свободноплавающих (вышедших из моллюсков) церкариях и некоторых видах гидробионтов, постоянно сопутствующих кодиеллам в биоценозах (Беэр, Чагин, 1976).

Общая методика испытания ФБМ практически не отличалась от описанных нами методик испытания моллюскицидов. Помимо испытания ФБМ в виде водных растворов различных концентраций, мы испытывали ФБМ, адсорбированный гидрогелью силикагеля (ФБМС) — продукта коагуляции ортокремниевой кислоты с последующим совместным высушиванием при комнатной температуре. Методика приготовления специфически сформированных силикагелей описана В.В. Патрикеевым и др. (1962).

Церкарицидность ФБМ испытывали в микроаквариумах емкостью 2 мл. В каждый из аквариумов пипеткой вводили примерно равное количество (100–130) церкарий *O. felineus*. Под бинокуляром наблюдали за церкариями до момента их гибели (отбрасывание хвоста, обездвиживание).

В концентрации 50 мг/л (160 ед/мл) полная гибель моллюсков наступает при 48-часовой экспозиции, и уже через сутки погибает более 55% кодиелл. Концентрация 10 мг/л (32 ед/мл) в 100% губительна для кодиелл при экспозиции 96 ч.

Специфически сформированный силикагель (ФБМС) сохраняет моллюскоцидную активность при многократной (до 10) смене воды в аквариуме. Смену воды и моллюсков (взамен погибших) производили через каждые 48 ч, ФБМС сохранял активность 20 сут.

Заслуживают внимания церкарицидные свойства ФБМ. Даже в концентрации 0,1 мг/л (0,32 ед/мл) ФБМ через 60 мин убивал всех церкарий описторхиса. В растворе ФБМ 25 мг/л (80 ед/мл) церкарии погибали через 12–15 мин. В контроле церкарии жили 30–40 ч.

Чтобы составить представление о токсичности ФБМ для гидробионтов, мы испытали его на 7 видах водных беспозвоночных и мальках карповых рыб. При 48-часовой экспозиции прудовики (*Lymnaea*) полностью погибали, живородки (*Viviparus*) гладыши, плавунцы оставались живыми в растворе ФБМ в концентрации 25 мг/л (80 ед/мл). Следует отметить, что концентрации ФБМ и время экспозиции, через которое наступает гибель беспозвоночных и мальков карповых рыб, значительно выше тех, при которых отмечена полная гибель церкарий. Мальки карповых рыб весом 200 мг полностью погибали в растворе ФБМ в концентрации 50 мг/л (160 ед/мл).

Гибель зародышей в 3-дневных кладках моллюсков (*Codiella*) наблюдалась через 3 сут. в растворе ФБМ в концентрации 100 мг/л. Через сутки с момента начала опыта происходит резкое утоньшение и частичное разрушение внешней слизистой оболочки кладки. Через 2 сут. яйцевые оболочки разрушаются, зародыши прекращают движение. Через 3 сут. наблюдается деформация зародышей.

Итак, было установлено, что церкарицидность ФБМ активностью 3200 ед/мг проявляется при концентрации 0,1 мг/л (0,32 ед/мл); 100%-ная гибель церкарий в растворе этой концентрации наступает через 60 мин; ФБМ оказывает избирательное токсическое действие на многих гидробионтов в концентрациях, значительно превышающих церкарицидные. Было также установлено длительное токсическое действие ФБМ, адсорбированного гидрогелью силикагеля (ФБМС).

12. Полиморфизм геномной ДНК *O. felineus* в разных фазах развития

Полимеразная цепная реакция (PCR), примененная в конце 1980-х гг. для исследования конкретных генетических локусов, оказалась в модифицированном виде (с использованием универсальных и случайных праймеров) пригодной для детального анализа геномов любых организмов (Булат и др., 1989;1992а, б, в; Булат, Мироненко, 1990; Булат, Мироненко, 1996; Welsh, McClelland, 1990; Williams et al., 1990; Strelkova, Bulat, 1995). Была подтверждена эффективность PCR для генетической дифференциации гельминтов разных таксонов, а также географических изолятов эхинококков (Gottstein et al.,1991; Scott, McManus, 1994; Романова, 1995; Семенова и др., 1995, 1996; Романова и др., 1997; и многие другие).

С помощью PCR с универсальнми праймерами исследовали полиморфизм геномной ДНК разных фаз развития трематод. На модели экспериментально воспроизведенного цикла развития *O. felineus* были выявлены существенные отличия (по PCR-паттернам) геномной ДНК церкарий от других фаз развития этого вида трематод, что, в частности, может свидетельствовать о генетических перестройках в геномной ДНК, происходящих на стадиях партенит.

В наши задачи входила оценка полиморфизма геномной ДНК методом полимеразной цепной реакции с применением универсальных праймеров — УП-ПЦР (Булат и др.,1990) для характеристики различий фаз *O. felineus* (Беэр, Булат, 1997, 1998).

Для установления различий (по ПЦР паттернам) между фазами развития *O. felineus* исследовались: мирацидии, церкарии, метацеркарии, мариты. Источником различных фаз развития паразита служили экспериментально зараженные 2-летние моллюски *Codiella*, рыбы–верховки, золотистые хомяки.

Заражение моллюсков проводили 15 мирацидиями, вышедшими из яиц от марит *O. felineus*, полученных из экспериментально зараженных золотистых хомяков. Методка экспериментального заражения моллюсков была разработана ранее (Герман, Беэр,1986; Беэр, Герман,1987) и описана в нашей книге в разделе 9.7. Церкарии *O. felineus* были получены от экспериментально зараженных моллюсков; церкариями заражались рыбы–верховки и уже затем, полученными метацеркариями, золотистые хомяки, от которых затем исследовались мариты. За воспроизведение по нашей просьбе жизненного цикла *O. felineus* мы выражаем глубокую благодарность А.С. Струговой (Тюмень). Таким образом, при исследовании фаз развития паразита, мы имели материал для PCR-анализа от двух линий: "стартовые" мирацидии (первая линия); церкарии, метацеркарии, мариты (вторая линия).

Генотипирование биологического материала проводилось методом электрофоретического разделения продуктов амплификации, полученных в УП-ПЦР (Булат и др., 1989, 1990, 1992а) с использованием универсальных праймеров: 1 — L45 (17 mer): 5'- GTAAAACGACGGCCAGT (Мокроусов, Булат, 1992; праймер идентн-

чен праймеру No 5 — Романова, 1995); 2 — AA2 M2 (16 mer): 5' — GAGCGACCCAGAGCGG - 3' (Lubeck P.S. et al., 1996).

Получение клеточных лизатов биологического материала, а также амплификацию геномной ДНК осуществляли по описанной методике (Булат и др., 1992б). Агарозный гель-электрофорез проводили по Sambrook et al. (1989). Окрашенные бромистым этидием гелифотографировали в УФ-свете.

Исследование генотипических различий *O.felineus* в различных фазах развития выявило, что "стартовые" мирацидии (первой линии) имеют некоторые отличия по ПЦР паттернам (в мажорных фракциях) от метацеркарий и марит второй линии. В то же время, продукты партеногенетического развития редий в моллюсках — церкарии, отличаются от других фаз развития весьма существенно, что наиболее отчетливо видно при использовании наиболее чувствительного найденного нами праймера — AA2 M2 (рис. 69).

Результаты ПЦР-анализа могут свидетельствовать о достаточно серьезных генетических перестройках в геномной ДНК, происходящих на стадиях партенит, механизм которых еще предстоит исследовать. Это явление до сих пор не было известно в паразитологи (Беэр, Булат, 1998; Беэр, Воронин, 2004).

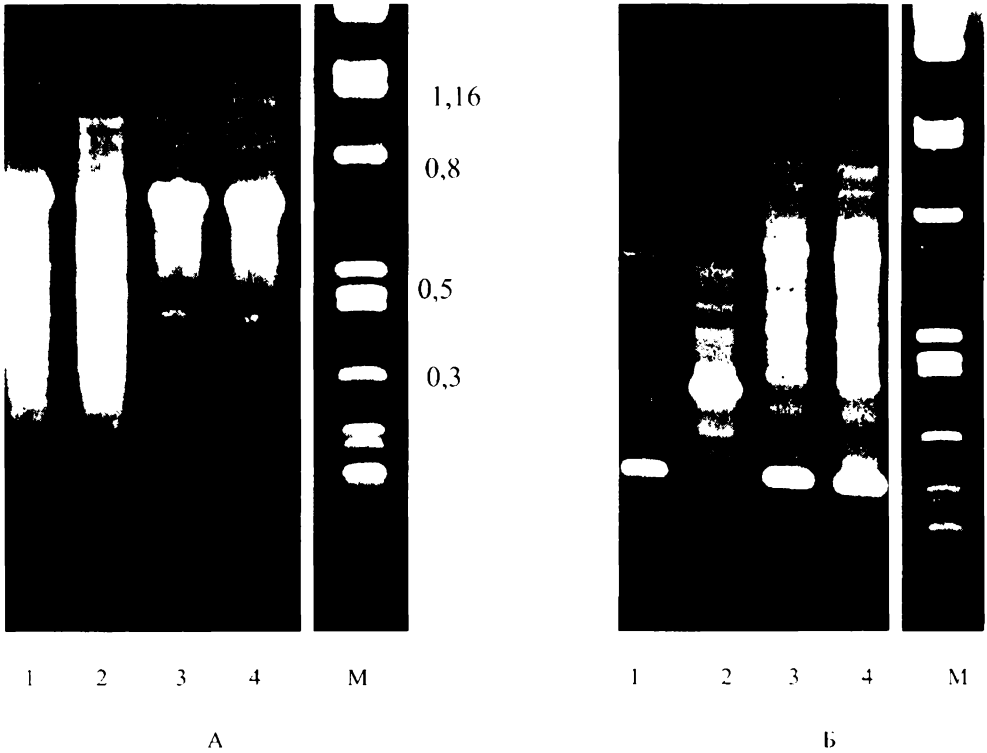


Рис. 69. PCR-паттерны различных фаз развития *Opisthorchis felineus*. 1 — мирацидии; 2 — церкарии; 3 — метацеркарии; 4 — мариты. А — праймер L45; Б — праймер AA2M2; M — маркеры молекулярных весов "лямбда" ДНК.

Между тем, в литературе постепенно накапливаются данные относительно неоднородности (гетерогенности) конечных стадий развития партенит: метацеркарий микрофаллид (Халтурин, 1999), церкарий шистосоматид (Semyenova et.al. 2004). Выявляемые неоднородности — не случайность (не следствие методических ошибок), однако их причины пока не вполне ясны. Степень значимости "доводок" в геноме на стадиях партенит, по сравнению с изменениями, происходящими при двуполом размножении на стадии марит, не установлена, однако, мы полагаем, что они способны в известном смысле корректировать информацию, например, по поведенческим аспектам, фактору совместимости с популяциями промежуточных хозяев и др., что для трематод имеет большое значение. Возможно в этом заключается один из основных биологических смыслов такой "многоступенчатости" формирования генома, проявляющийся в дополнительных генетических изменениях по ходу партеногенетических циклов трематод (Беэр, Воронин, 2004).

Пока нет доказательных сведений относительно того, какие именно изменения могут происходить в геноме трематод во время партеногенетической перестройки их организма и как эти изменения закрепляются затем в последующих поколениях.

13. Второй промежуточный хозяин *O. felineus*

Обязательным звеном в цикле развития возбудителя описторхоза служит рыба — второй промежуточный (дополнительный) хозяин, в котором развиваются метацеркарии паразита. В этом качестве на всей площади ареала *O. felineus* отмечено 23 вида рыб семейства карповых (Cyprinidae):

Язь	*Leuciscus idus* (L.)
Голавль	*Leuciscus cephalus* (L.)
Елец	*Leuciscus leuciscus* (L.)
Плотва	*Rutilus rutilus* (L.)
Карась золотой	*Carassius carassius* (L.)
Густера	*Blicca bjorkna* (Linne)
Карась серебряный	*Carassius auratus* (L.)
Лещ	*Abramis brama* (L.)
Синец	*Abramis ballerus* (L.)
Белоглазка	*Abramis sapa* (Pall.)
Подуст	*Chondrostoma nasus* (L.)
Красноперка	*Scardinius erythrophthalmus* (L.)
Чехонь	*Pelecus cultratus* (L.)
Сазан, карп	*Cyprinus carpio* (L.)
Линь	*Tinca tinea* (L.)
Пескарь	*Gobio gobio* (L.)
Уклея	*Alburnus alburnus* (L.)
Гольян	*Phoxinus phoxinus* (L.)
Гольян Чекановского	*Phoxinus czecanowskii* Gub.
Жерех	*Aspius aspius* (L.)
Усач	*Barbus barbus* (L.)
Верховка	*Leucaspius delineatus* (Heck.)
Щиповка	*Cobitis taenia* L.

13.1. Вопросы биологии метацеркарий *O. felineus*

Метацеркария *O. felineus* является его личиночной стадией и одновременно – тканевым паразитом рыб семейства Cyprinidae (рис.70).

Относительно проникновения церкарий в ткани второго промежуточного хозяина существовал ряд мнений: В.С. Мясоедов (1960), В.Н. Дроздов (1965) полагали, что "входом для церкарий" являются отверстия каналов боковой линии. Существовало мнение о пероральном проникновении церкарий в рыбу (Дроздов, 1965;

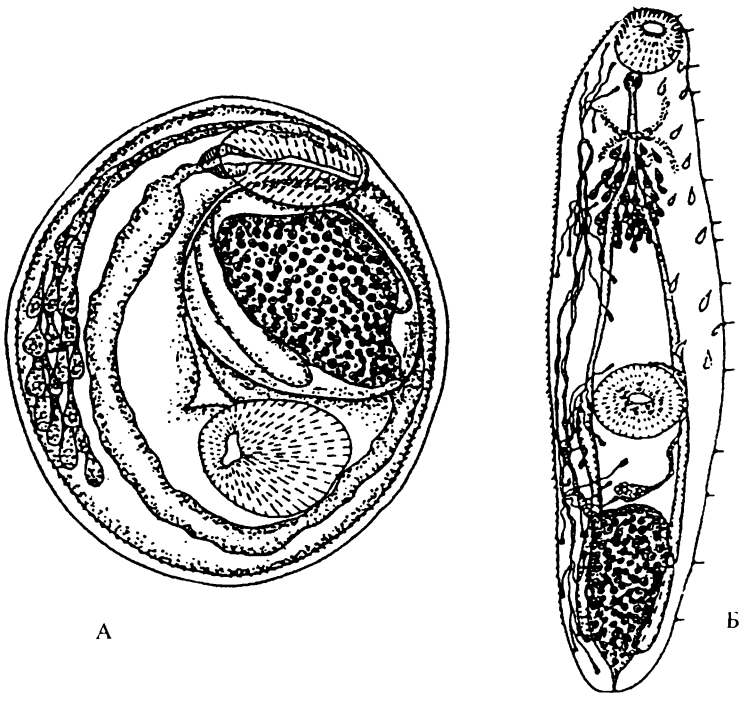


Рис. 70. Метацеркария *Opisthorchis felineus* в цисте (А), извлеченная из цисты (Б) (по Л.В. Филимоновой, Б.В. Ромашову, 1987).

Шустов, 1977). Шустов, Середина (1977), а также Е.Г. Сидоров (1983) считают, что церкарии способны проникать через покровы тела, частично перфорируя чешую. Скорее всего, в принципе, правы все, однако проникновение церкарий через каналы боковой линии, или перорально — это редкое исключение, а основной путь проникновения, лежит всё же, через покровы тела.

В тканях второго промежуточного хозяина продолжается морфогенез паразита (если говорить точнее — головной его части, т.к. хвост, локомоторный орган и "депо питательных веществ" церкарии, уже не нужен и отбрасывается. Процесс проникновения в рыбу, завершается формированием метацеркарии, основные морфологические структуры которой уже близки к таковым у мариты. Длительность морфогенеза метацеркарий *O. felineus* по П.П. Горячеву (1955) — три недели, по H.Vogel (1863) — четыре недели, по Н.К. Плотникову (1953) — шесть недель, по Е.Г. Сидорову (1983) — немногим менее двух месяцев. Здесь, опять таки, по видимому, "все правы" и причины различий кроются в биологии возбудителя (субвидовых различий для изолятов *O. felineus*) и условиях экспериментов.

В самом начальном этапе морфогенеза наблюдается изчезновение пигментации, разрушение глазков церкарий, изменения в содержимом экскреторного пузыря; в 5–7-дневном возрасте личинка неподвижна, в это время обнаружива-

ется брюшная присоска и шипики на переднем конце тела, на 26-й день уже частично сформирован кишечник. У некоторых особей остатки глазных пятен зафиксированы в двухмесячном возрасте. Мы можем сравнить эти этапы морфогенеза у различных трематод. Были проведены углубленные исследования морфогенеза метацеркарий *Cotylurus hebraicus* (Strigeidida) (Зазорнова, 1987). Автор показала что часть органов — первичная экскреторная система, нервная и половая системы — развиваются из церкарных систем без предварительной перестройки, путем дальнейшего усложнения. Присоски и компоненты пищеварительного аппарата формируются из гистолитически измененной гомогенной ядерной массы. Таким образом, развитие метацеркарий стригеид носит сложный характер, а не является простым "доразвитием" церкарных структур. По видимому таким же сложным является и развитие метацеркарий *O. felineus,* однако подробные сведения на этот счет пока отсутствуют.

Морфология метацеркарий описторхиса приведена в работах J.Ciurea (1915, 1916, 1917), H.Vogel (1934), Е.И. Колмогоровой (1959), Е.Г. Сидорова (1983), С.А. Беэра и др. (1987). Наиболее полное описание личинки дано Л.В. Филимоновой, П.В. Ромашовым (1987). В этом исследовании, авторами приводятся: расположения и размеры шипов на тегументе, расположения присосок, фарингса, пищевода, ветвей кишечника и их бифуркаций, относительные величины основных органов метацеркарий и относительные расстояния между ними. Детально описано место нахождения семенников, зачатка женского полового комплекса, матки, мозгового ганглия, железистых клеток и их протоков, а также экскреторной системы. В работе сравниваются метацеркарии *O. felineus* и *Pseudamphistomum truncatum.*

Было найдено, что в результате взаимодействия гельминта с тканями хозяина возникает реакция капсулообразования (Березанцев, Добровольский, 1968; Березанцев, 1975, 1981; Березанцев и др., 1985)

У метацеркарий *O. felineus* отмечается наличие двух оболочек. Внутренняя — продукт деятельности цистогенных желез церкарий и наружняя, соединительнотканная капсула, — результат взаимодействия с тканями рыбы. Ю.А. Березанцев и др., 1989 полагают, что соединительно-тканная капсула гельминтов представляет собой результат измененной защитной реакции соединительной ткани хозяина. Капсула функционирует как биологический барьер, аналогично гистогематическому барьеру с избирательной проницаемостью. Капсула физиологически активна, через нее идет интенсивный транспорт питательных веществ к паразиту против градиента концентрации" следовательно с участием ферментов и затратой энергии. Структура капсул трематод имеет типичный план строения, заключающийся в наличие двух слоев: внутреннего фиброзного, бедного клеточными элементами и наружного, состоящего из метаболически активных клеток соединительной ткани.

Основное количество личинок *O. felineus* обитает в подкожно-жировой клетчатке и поверхностных слоях мышц инвазированной рыбы (Шумилова, 1954). Р.Г. Фаттахов (1990) обнаружил метацеркарий у язей в жабрах и грудных плавниках, у ельцов — в стенке кишечника и в жаберных лепесгках.

Инкапсуляция в "нетипичных" для личинок местах, видимо, является следствием массовой атаки церкарий, при которой вследствие ограниченности энерге-

тических ресурсов у церкарий и случайности соприкосновения личинок с теми или иными частями тела рыбы, некоторые церкарий попадают в необычное место обитания.

Относительно топографии метацеркарий в теле второго промежуточ-ного хозяина имеются разноречивые сведения. С.Д. Титова (1952), В.С. Мясоедов (1953, 1960) выявили, что метацеркарии концентрируются в хвостовой части рыбы, В.Ф. Мартынов (1957) указывает на мышцы спины. Е.Г. Сидоров (1983) специально изучал топографию метацеркарий и показал, что 32% личинок находится в срединном участке спины, несколько меньше в мышцах ближе к голове и 14% — в хвостовой части. Результаты подтверждены исследованиями Л.И. Виноградова (1970), Д.М. Шустова (1973, 1977). Как показали исследования Р.Г. Фаттахова, а затем Л.П. Коряковцева и др. (1991), возможна локализация метацеркарий в нетрадиционных местах: жаберных крышках, жабрах, чешуе и др. Подробнее о топографии метацеркарий в теле рыбы см. раздел 13.2.

Вопрос о круге вторых промежуточных хозяев метацеркарий *O. felineus* в настоящее время по видимому решен. Еще J.Ciurea (1915, 1916, 1917); H.Vogel (1929, 1933), Н.Н. Плотников, Л.К. Зерчанинов (1932) и др. пришли к выводу, что вторыми промежуточными хозяевами возбудителя описторхоза являются пресноводные рыбы семейства Cyprinidae. Сейчас известно, по меньшей мере, 23 вида карповых рыб, являющиеся вторым промежуточным хозяином *O. felineus* в разных речных бассейнах на территории широкого ареала паразита (Сидоров, 1983; Беэр и др., 1987).

Взаимоотношения в системе метацеркарии *O. felineus* — рыба сем. карповые на тканевом и органном уровне исследованы плохо. Считается, что личинки описторхиса даже при интенсивных инвазиях не причиняют особого вреда рыбе, хотя известны и немногочисленные обратные примеры. П.П. Горячев (1964) наблюдал болезненную реакцию мальков на массовое заражение через 4–5 дней, но уже через 13–15 дней они приходили в норму и не отличались от контрольных. По данным Е.Г. Сидорова (1966), язи годовалого возраста, имеющие в мышцах до 400 личинок не отличались по темпам роста от язей того же возраста с 20–30 метацеркариями в мышцах, им не замечена разница в упитанности интенсивно и слабо зараженных 3–5-летних язей. Однако В.Ф. Ванятинский и др. (1979) отмечают наличие изменений химического состава мышц рыб, пораженных метацеркариями *O. felineus*: увеличение количества воды, уменьшение количества внутриклеточного жира, белка, незаменимых аминокислот, ухудшение органолептических свойств мяса рыбы, а также нарушение двигательной функции мышц при интенсивном поражении мышечной ткани. По нашим данным (С.А. Беэр, неопубликованные сведения), зараженные в эксперименте мальки карповых рыб (ельцы?) в которых внедрилось не менее 50 церкарий в каждую рыбу, прожили после инвазирования не менее полутора месяцев.

Относительно длительности паразитирования метацеркарий в организме хозяина сведений мало. Личинки могут оставаться живыми в теле рыбы 7–8 лет и более (Близнюк, 1969). Л.И. Виноградов 1970) считает, что этот срок не превышает 12–16 месяцев. Е.Г. Сидоров (1972) экспериментально установил, что метацерка-

рии остаются живыми 24–26 месяцев. Р.Г. Фаттахов (1990) в лабораторных условиях наблюдал сохранение жизнеспособности и инвазионности личинок в рыбах не менее 46–48 месяцев. Известны результаты наблюдений Е.С. Шульмана и др. (1963), согласно которым сроки жизнеспособности личинок составляют от одного месяца до трех в зависимости от состава среды, в которой находятся метацеркарии. Кроме того, ими обнаружено отрицательное воздействие 10%-ного раствора соляной кислоты на цисты метацеркарии и губительное воздействие на эксцистированных личинок. Прямых исследований возрастных изменений морфологии метацеркарий *O. felineus* не существует.

Процесс эксцистирования метацеркарий *O. felineus* происходит под влиянием двух эксцистирующих агентов — желчи натуральной или искусственной и раствора трипсина (Глазков, 1977, 1979; Беэр и др., 1987, 1990).

Исследования механизма эксцистирования, проведенные с метацеркариями трематод других семейств: Notocotcylidae, Plagiorchidae, Clinostomatidae и др., позволили выявить характера эксцистирования, охарактеризовать ряд факторов, определяющих возможность и скорость выхода личинок из цист, изучить влияния ферментов на эксцистирование личинок (Le-Flore et al., 1982; Irwin et al., 1984 1989; Bock Dieter, 1986, 1989; Fried et al. 1986). Для метацеркарии *O. felineus* такие исследования были проведены В.В. Звягиной (1995).

Электронномикроскопические и гистохимические исследования метацеркарий

Известны многочисленные исследования ультраструктуры трематод с применением сканирующей и трансмиссивной электронной микроскопии (Беэр, 1992). Их анализ позволяет констатировать:

— неравнозначность изучения разных стадий развития; лучше изучены мариты, хуже партеногенетические стадии и церкарии, единичные работы по микроморфологии яиц и мирацидиев;

— преобладание исследований сравнительной морфологии внешних покровов трематод; менее исследованы пищеварительная, экскреторная, половая, нервная, лимфатическая системы;

— большое число исследований по изучению характера воздействия антигельминтных препаратов на тегумент и внутренние органы марит проведены, в основном, с шистосоматидами, парагонимидами, фасциолидами, эхиностоматидами. По описторхидам аналогичных работ с применением электронной микроскопии крайне мало;

— несмотря на возрастание работ, выполненных с помощью комплекса гистологических, биохимических, радиоизотопных и электронномикроскопических методов, мало исследований, в которых исследование ультраструктуры трематод увязывалось бы с изучением функциональных особенностей органов или их систем.

Стадия метацеркарии трематод рассматривается в литературе чаще всего в качестве промежуточной между маритами и церкариями, как в функциональном, так и в морфологическом плане; в связи с этим, сведения о специфических осо-

бенностях метацеркарии немногочисленны. Несомненный интерес в связи с этим, вызывают исследования продукта деятельности цистогенных желез — внутренней оболочки цисты (Березанцев, 1975; Palmiere et al., 1976; Taft, 1990; Irvin et al., 1991 и др.).

Электронномикроскопические в сочетании с гистохимическими методами исследования показали, что эта оболочка имеет сложное многослойное строение. Например, у метацеркарий *Fasciola hepatica* циста состоит из 4 слоев, все они имеют разный состав и резко отличаются друг от друга особенностями ультраструктуры (Dixon, Mercer, 1964; Dowa, 1986). У *Plagiorchis sp., Echinostoma echinatum* и некоторых других видов она состоит из двух или трех слоев (Palmiere et al., 1976; Higgins et al., 1977; Gulke, Fried, 1979; Irvin et al., 1984, 1989).

Во внутренней оболочке выявлено присутствие белков, полисахаридов, нейтральных и кислых гликопротеинов. При этом наличие тех или иных соединений в слоях цисты зависит от вида гельминтов. Например, стенка цисты *Eurytrema* состоит из 3 слоев: наружный слой тонкий (0,047–0,061 мкм), электронно-плотный, мелкозернистой структуры, содержит кислые мукополисахариды и небольшое количество тирозина и цистина. Средний слой имеет толщину 1,44–1,52 мкм. Он умеренной электронной плотности и состоит из рыхло расположенных гранулоподобных образований. Гистохимическими реакциями выявлено наличие нейтральных мукополисахаридов, тирозина, протеинов. Внутренний слой цисты — 0,25–0,29 мкм толщины, тонкофибриллярной структуры, по плотности превосходит предыдущие слои. Проксимальная поверхность его образует различной формы инвагинации в полость цисты.

Данные биохимического анализа внутренней оболочки метацеркарий немногочисленны. Например, стенка цисты *Postodiplostomum minimum* состоит, в основном, из углеводно-протеиновых комплексов, в ней обнаружено 16 различных аминокислот. По химическому составу циста трематод, по-видимому, близка базальным мембранам и межклеточному веществу тканей позвоночных (Burton, 1962; Erasmus, Pike, 1967; Lynch, Burton, 1985)

Методом сканирующей электронной микроскопии исследованы стенки цисты метацеркарии *O. felineus* (Иванских, 1991, 1993). Выявлено, что поверхность стенки цисты не гладкая, а покрыта многочисленными углублениями, ребристыми складками, опоясывающими цисту в самых разных направлениях. Форма цисты и выраженность складок непостоянны и зависят от положения личинки и ее активного давления на оболочку в момент фиксации. На поверхности цисты обнаружены шаровидные образования и поры округлой или полулунной формы (1–6 мкм в диаметре). Автор описывает треугольный "лоскут", имеющийся на поверхности цисты, который, предположительно, является местом выхода личинки при эксцистировании. Округлые отверстия диаметром 15 мкм автор также дифференцировал как место выхода личинок из цист.

Заслуживают внимания исследования строения, состава и проницаемости стенок цист метацеркарии *Clinostomum marginatum* (Larson et al., 1988). В эксперименте цисты инкубировали в растворе глюкозы с последующим определением степени ее поглощения. Установлена избирательная проницаемость цисты для глюкозы и

ингибиторов. Оригинальные материалы по функциональной морфологии, ультраструктуре и гистохимии различных стадий трематод представлены в работах Zdarska, (1988, 1990), к сожалению, с метацеркариями *O. felineus* таких исследований не проводилось.

В результате использования методов сканирующей электронной микроскопии для исследований метацеркарий описторхиса, выявлены особенности строения поверхности тегумента *O. felineus* в эксцистированном состоянии (Иванских и др., 1989). Поверхность тела личинки неровная, она несет складки, разделенные бороздами. На складках тегумента и между ними располагаются многочисленные шипики. Детально описываются расположения шипиков и других структурных образований тегумента метацеркарий. Наряду с общими закономерностями в расположении шипиков, сенсил и крючьев, наблюдается значительная вариабельность этих структур. По мнению авторов, обнаруженный полиморфизм в строении поверхности цист и эксцистированных метацеркарий определяется возрастными особенностями личинки. С другой стороны, не исключается существование нескольких различных изолятов *O. felineus*, циркулирующих в пределах ареала вида и различающихся по этому признаку.

Многочисленные работы посвящены изучению энергетического запаса паразитических червей. Особое место занимают исследования относительно биологического значении гликогена и липидов на разных стадиях жизненного цикла трематод. Известно, что гликоген — это главный источник энергии у эндопаразитов, в связи с тем, что в обмене веществ у них преобладают анаэробные процессы. Липиды, обнаруживаемые в тканях паразитов, являются экскреторными и не используются как источник энергии.

Информация относительно особенностей энергетического обмена *O. felineus* скудна. Н.А. Голубева (1945), например, вообще не обнаружила гликогена у марит описторхисов. В более поздних работах, утверждается , что у марит *O. felineus* гликогена так много, что "...его зерна заполняют не только паренхиматозные ячейки, но и пространство между ними..." (Начева, 1977). Полисахарид обнаружен также в присосках и по периферии тегумента.

В литературе мало сведений о характере распределения, динамике накопления и расходования гликогена на разных стадиях жизненного цикла описторхиса. В работах о роли гликогена в биологии личиночных стадий развития трематод основное внимание авторами уделено церкариям. Относительно энергетического запаса метацеркарий установлено, что с момента внедрения в организм второго промежуточного хозяина начинается интенсивное накопление гликогена метацеркарией. При этом, чем старше метацеркария, тем больше гликогена накапливается в ее органах и тканях.

Накопление значительных запасов гликогена рассматривается как необходимая подготовка к предстоящему паразитированию в организме дефинитивного хозяина, где условия большей частью анаэробны, а также к завершению морфогенеза и началу размножения. Количество жировых компонентов и возрастная динамика жира зависят от локализации метацеркарий и обусловленного этим типа их обмена.

Морфология и функциональные особенности метацеркарии

O. felineus на стадии метацеркарии имеет приспособления, позволяющие успешно адаптироваться к паразитированию в организме второго промежуточного хозяина и резким изменениям условий среды на этапе перехода от второго промежуточного хозяина к дефинитивному. Соединительно-тканная капсула и стенка цисты защищают личинку от внешних воздействий, кроме того, наличие запаса питательных веществ у метацеркарий дает возможность длительное время поддерживать жизнеспособность и инвазионность личинок. Недостаточная изученность данной стадии развития паразита потребовала проведения некоторых гистологических и гистохимических исследований (Звягина, 1993, 1994, Звягина и др., 1991, Звягина, Начева, 1993).

Несмотря на редкие нахождение метацеркарий *O. felineus* в (и на...) жабрах рыбы, в чешуе и т.д., как правило, они локализуются в коже (2,6±0,8%), подкожно-жировой клетчатке (41,0±1,1%), в поверхностном слое мышц (56,4±1,4%) (Звягина, 1995). Глубина залегания метацеркарий в мышцах язей — обычно не более 1,5–2,0 мм. Метацеркарии *O. felineus*, как мы уже отмечали, не вызывают серьезных изменений в тканях рыбы. В слоях залегания личинок были выявлены лишь незначительные воспалительные изменения в виде слабой диффузной круглоклеточной инфильтрации или умеренной воспалительной реакции отдельных групп мышечных волокон. Иногда отмечается диффузная зернистая дистрофия мышечных волокон. На этом основании можно сделать вывод о том, что в рыбе может паразитировать одновременно большое число личинок *O. felineus*, что подтверждается многочисленными исследованиями интенсивности пораженности рыб семейства карповых в различных речных бассейнах.

Соединительно-тканная капсула метацеркарий *O. felineus* отчетливо выражена и имеет типичный для этих трематод план строения: внутренний тонкий слой равномерно окружает всю цисту, он состоит из плотно расположенных волокон и нескольких рядов зрелых фибробластов с интенсивно окрашенными веретеновидными ядрами; наружный слой сконцентрирован в большей степени на полюсах цисты, состоит из рыхлых волокон и скоплений клеток между ними, здесь выявляются юные фибробласты и отдельные лейкоциты.

Следует отметить, что для метацеркарий *O. felineus* не характерно интенсивное развитие процесса капсулообразования: капсула тонкая (по сравнению с другими тканевыми гельминтами), коллагенез тканей незначительный, глубоких реактивных изменений в окружающих тканях не наблюдается. Это свидетельствует о сбалансированности отношений в данной системе паразит – хозяин и о высоком уровне взаимной адаптации партнеров, выражающейся в высокой специфичности метацеркарий *O. felineus* к рыбам семейства Cyprinidae.

В тканях спонтанно инвазированной рыбы встречаются соединительно-тканные капсулы метацеркарий *O. felineus* с различными отклонениями, как в степени выраженности слоев, так и в клеточном составе. При истончении капсулы или ее неравномерной толщине иногда наблюдаются разрушения целостности слоев, при этом отдельные лейкоциты обнаруживаются в полости капсулы. Встречаются кап-

сулы с интенсивной лейкоцитарной инфильтрацией как наружного, так и внутреннего слоя. Иногда вокруг капсулы имеет место выраженный фиброз тканей. Каких-либо структурных особенностей капсулы в зависимости от локализации гельминта в теле рыбы мы не выявлено.

Отклонения от типичного строения соединительно-тканной капсулы обусловлены, видимо, возрастными особенностями паразита и, как следствие этого, усилением иммунореактивности хозяина в ответ на естественное старение или иное нарушение состояния гельминта. В связи с тем, что соединительная ткань разрушается в последнюю очередь в процессе посмертных изменений (Елисеев, 1961; Струков, 1967), возрастная гетерогенность структуры соединительно-тканной капсулы обусловливает разную проницаемость и устойчивость оболочки на этапе "после гибели" хозяина.

Постмортальные изменения тканей рыбы носят сложный характер и происходят в несколько этапов (Леванидов, 1959; Шендерюк, 1976; Быков, 1987; Микитюк и др., 1989; Звягина, 1995; Кузьмин, Сафронова, 1997). Исследования мышц рыб на стадии выделения слизи, посмертного окоченения и аутолиза, выявили, что на первых этапах деструктивных разрушений мышечной системы рыбы соединительно-тканная капсула гельминта сохраняет свою структуру; лишь на этапе аутолиза отмечается некоторое разрыхление наружного слоя. Внутренний плотный слой не претерпевает деструктивных изменений. Некоторое время даже на этапе бактериального разложения он сохраняет защитную функцию для цисты с жизнеспособным гельминтом.

Исследования мышц соленой рыбы показали, что деструктивные изменения капсулы идут по пути разрыхления волокон соединительной ткани, но даже на 12-й день посола у жизнеспособной личинки самый внутренний контур капсулы сохраняется, хотя более наружные волокна уже значительно разрыхлены и свою функцию защиты утратили (Звягина, 1995).

Мы уже отмечали, что морфологические особенности метацеркарии *O. felineus* хорошо описаны в работе Л.В. Филимоновой, П.В. Ромашова (1987) (рис. 71). При использовании окраски гематоксилинэозином, были выявлены некоторые особенности морфологических структур, остававшихся не исследованными. Оказалось, что интенсивную эозинофилию проявляют: тегумент, присоски, мозговой ганглий, и группа клеток, расположенных позади ротовой присоски (Звягина, 1995).

Клетки паренхимы проявляют слабую эозинофилию. Можно выделить два типа ядер паренхимных клеток: более мелкие с диаметром около 1,5 мкм, с ярко окрашенным хроматином, соответствующие ядрам α-клеток: крупные ядра в диаметре около 3,0 мкм, со слабой базофилией, соответствующие β-клеткам. Данная дифференцировка клеток паренхимы метацеркарий *O. felineus* совпадает с классификацией паренхимных клеток трематод (Корнакова, 1989). Ядра клеток паренхимы в центральной части расположены довольно разрозненно, прослеживается тенденция к локализации их по периферии тела личинки. Вероятно, центральную часть, преимущественно занимают β-клетки с многочисленными отростками, которые заполнены гранулами гликогена.

Заметен экскреторный пузырь метацеркарии *O. felineus*, который по величине превосходит экскреторный пузырь церкарий и марит гельминта и занимает значительную часть тела личинки. Размер этого органа обусловлен особенностями существования этой стадии развития паразита (необходимостью длительного (часто в течение нескольких лет) депонирования конечных продуктов обмена).

Стенка экскреторного пузыря тонкая, состоит из плотно расположенных клеток с крупными ядрами. В полости органа содержатся сферические тела разной величины, расположенные обычно гроздьями в большом количестве по периферии вдоль стенок. Эти сферические образования окрашиваются гематоксилин-эозином, причем центральная часть базофильная, а периферическая — эозинофильная.

Интенсивно эозинофильные клетки, расположенные позади ротовой присоски, (так называемые "головные железы") представляют собой крупные одноклеточные образования, полость которых заполнена гомогенным веществом с интенсивно ацидофильной реакцией. Ядро мелкое круглое с ярко окрашенным хроматином, смещенное к периферии. В настоящее время назначение "головных желез" метацеркарий трематод не совсем ясно. Щелочной характер секрета клеток позволяет предположить участие их в процессе активного эксцистирования личинок, в ходе которого происходит нарушение целостности стенки цисты путем механического давления и химического воздействия секрета "головных желез".

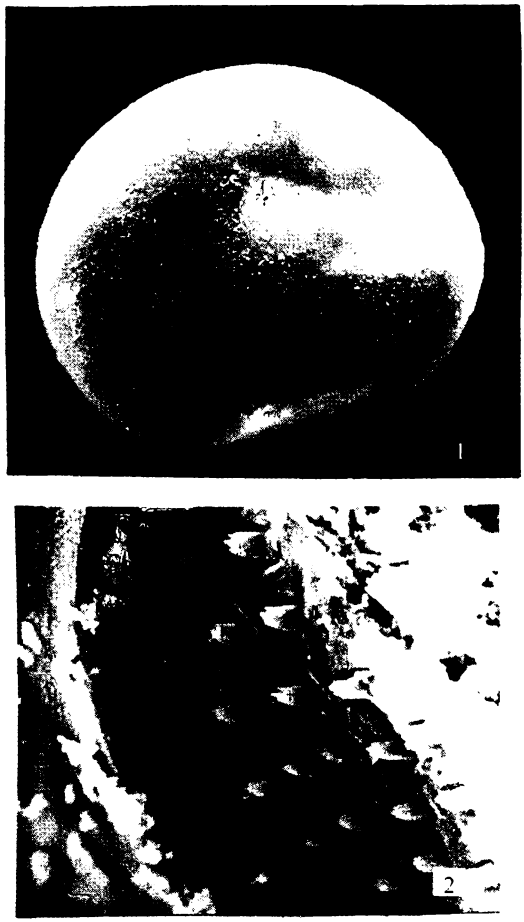


Рис. 71. Метацеркария *O. felineus* 1 — общий вид цисты. Скан. 510×; 2 — метацеркария в момент эксцистирования; разрушенная оболочка цисты, тегумент метацеркарии. Скан. 7100×.

На рис. 71 и 72 (микрофотографии выполнены С.А. Беэром в Институте паразитологии Чешской академии наук (Чешские Будейовице), показаны инцистированная и эксцистированная метацеркарии *O. felineus*, а также полуразрушенная циста в момент выхода личинки. Данные сканирующей электронной микроскопии, свидетельствуют о сложной специфической структуре стенки цисты и тегумента метацеркарии описторхиса.

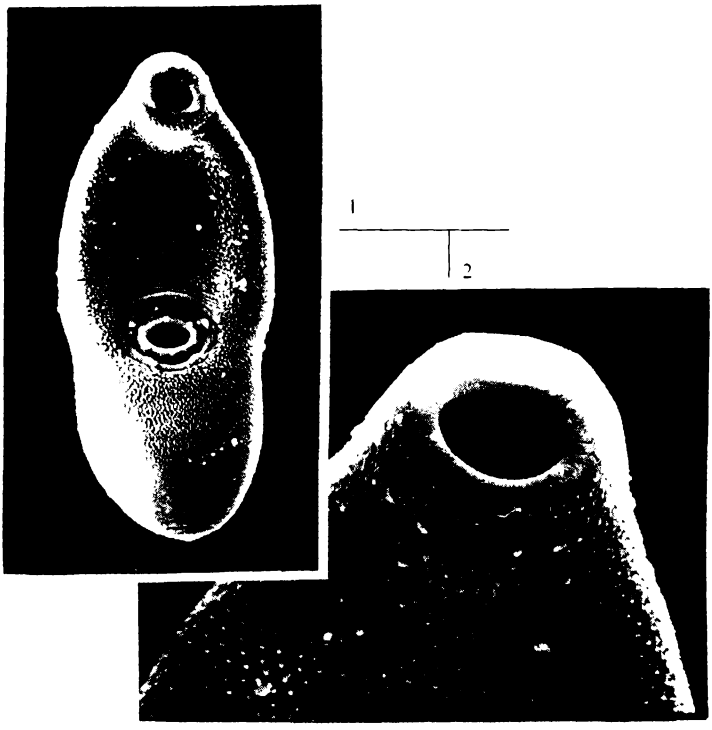


Рис. 72. Эксцистированная метацеркария *O. felineus*: 1 — общий вид, скан: 520×; 2 — вооружение (шипики) на переднем конце тела, скан: 1520×.

Изучение гистологических препаратов показало разную степень реакции с суданом черным различных органов и тканей эксцистированных метацеркарий. В тегументе наиболее сильно окрашены шипы по контуру и основанию; внутренняя часть окрашена слабее. Гомогенную реакцию проявляют клетки паренхимы вблизи тегумента, в то время как, в центральной части она окрашена слабее. Пищеварительная система гельминтов имеет положительную суданофилию. Максимальный эффект окраски суданом выражен в ротовой присоске и эпителии кишечника, причем более ярко окрашена базальная мембрана. Брюшная присоска окращена слабее. Обе присоски снаружи и изнутри ограничены тонкой мембраной, которая активно взаимодействует с суданом черным, проявляясь в виде темного, четко выраженного контура, ярче обозначенного в ротовой присоске и несколько слабее в брюшной.

Гранулы в полости экскреторного пузыря проявляют также положительную суданофилию. При наблюдении инцистированных метацеркарий непосредственно в мышцах рыбы не обнаружено выраженной суданофилии в теле и присосках. Можно полагать, что липопротеины, выявленные у метацеркарий описторхиса, имеют экскреторное происхождение. Более выраженная суданофилия эксцистированных особей в сравнении с инкапсулированными, обусловлена активизацией обменных процессов при выходе из цист и в дальнейшем в процессе двигательной активности.

Интенсивная суданофилия в ротовой присоске и пищеварительной системе у активных личинок объясняется активизацией системы пищеварения после эксцистирования, проявляющейся даже при отсутствии специфического питательного материала (в условиях лабораторного содержания).

При окраске альциановым-синим эксцистированных метацеркарий *O. felineus*, положительная реакция выявлена в дистальной части тегумента; во внутренней части альцианофилия не просматривается. По периферии тела в субтегументальной зоне обнаруживается цепочка из крупных округлых образований ярко-голубого цвета, которые можно дифференцировать как железистые клетки с секретом, обеспечивающим присутствие кислых гликопротеинов в наружной части тегумента. В брюшной присоске равномерно по всему диску встечается небольшое количество секреторных клеток несколько меньших размеров, чем в субтегументальной зоне. В ротовой присоске эти клетки представлены еще меньшим количеством. В ветвях кишечника альцианофилии не отмечено.

При исследовании инкапсулированных личинок в мышцах рыбы окраска альциановым синим по локализации не отличается от таковой у эксцистированных активных особей. Однако в количественном отношении можно отметить более выраженную реакцию тегумента. Поверхность тегумента инкапсулированных личинок покрыта мощным слоем альцианофильного секрета. Присутствие большого количества кислых гликопротеинов в верхней части тегумента у инкапсулированных личинок говорит о функциональной активности тегумента, что обеспечивает личинке поступление питательного материала из тканей хозяина. Иллюстрацией к этому служит скопление альцианофильного вещества в области соприкосновения личинки со стенками цисты и соединительно-тканной капсулы (Звягина и др., 1992; Звягина, 1995).

При постановке амилорезистентной ШИК-реакции некоторые структуры метацеркарий сохраняют способность воспринимать реактив Шиффа. Наиболее яркую окраску имеют поверхностные шипики, наружная и внутренняя части тегумента. По периферии тела гельминта, в субтегументальной зоне расположены крупные, округлые секреторные клетки, содержимое которых проявляет отчетливо выраженную амилорезистентную ШИК-реакцию. Их функциональная активность, видимо, обусловливает окраску шипиков и тегумента. Содержимое экскреторного пузыря также не теряет способность воспринимать краситель. Присоски личинки по-разному реагируют на воздействие амилазы. Ротовая присоска и глотка проявляют довольно интенсивную гомогенную окраску, здесь обнаруживается большое количество клеток экскреторного характера, заполненных ШИК-положительным веществом. Брюшная присоска, напротив, очень слабо окрашена в слегка розоватый цвет, в ее диске просматривается немного секреторных клеток с ярко-малиновым содержимым.

Как мы уже отмечали, одной из важнейших функций метацеркарий является накопление значительных запасов гликогена. В окончательном хозяине происходит завершение морфогенеза и паразит приступает к половому размножению, для чего требуется большое количество гликогена. Кроме того, для достижения паразитом места обитания в окончательном хозяине также необходим гликоген, т.к. на этом этапе про-

исходят резкие изменения условий среды, требующие от гельминта не только морфофункциональных адаптации, но и достаточного количества энергетических запасов. Состояние гликогена в органах и тканях метацеркарий *O. felineus* было исследовано В.В. Звягиной и Л.В. Начевой (1992, 1993).

Важным является вопрос относительно того, каким путем попадают в организм развивающейся метацеркарии моносахариды, необходимые для синтеза гликогена. Метацеркарии *O. felineus* заключены в цисту, что исключает возможность активного питания. Остается полагать, что глюкоза и другие моносахариды свободно проникают через стенку и затем воспринимаются гельминтом через тегумент. Подтверждением этого являются результаты гистохимических исследований. Вопрос о накоплении гликогена метацеркарией, по сути дела, аналогичен вопросу о жизнеспособности личинки и проницаемости оболочек — стенки цисты и соединительно-тканной капсулы.

В ходе исследований с использованием ШИК-реакции было обнаружено, что у эксцистированных метацеркарий *O. felineus* и личинок в тканях рыбы запасной питательный материал представлен именно в виде гликогена, который выявляется в виде округлых гранул разной величины, располагающихся либо разрозненно, либо в виде конгломератов различной формы.

В органах и тканях личинки полисахарид распределен неравномерно. Наибольшее его количество содержится в паренхиме. У некоторых особей содержание гликогена в паренхиме очень велико, но различно в разных участках. По периферии вблизи тегумента гликогена встречается меньшее, зерна его невелики и иногда выстраиваются цепочкой вдоль базальной мембраны. Центральная часть паренхимы у некоторых личинок "забита" зернами и гранулами гликогена, при этом значительная часть полисахарида сосредоточена в районе брюшной присоски, несколько меньше его в переднем конце тела около ротовой присоски.

Вторым органом по степени накопления запасного питательного материала является брюшная присоска. Значительная насыщенность этого органа гликогеном не дает возможности установить в каких именно структурах сосредоточен полисахарид, предположительно он заполняет все пространство между мышечными волокнами по всей толщине присоски. В брюшной присоске при постановке ШИК-реакции определяются не только глыбки и гранулы гликогена, но и наблюдается довольно гомогенное ярко-малиновое окрашивание, которое почти полностью исчезает после обработки препарата амилазой, т.е. гомогенное окрашивание свидетельствует о концентрации энергетического материала. Ротовая присоска содержит меньшее количество гликогена, чем брюшная. Зерна его часто расположены вокруг ротового отверстия, в то время как на противоположной стороне присоски гликогена встречается меньше.

Многочисленные шипики тегумента, находящиеся на его дистальной части, проявляют положительную ШИК-реакцию, гранул гликогена определить в них не удается. Во внутренней части тегумента гликоген встречается в виде мелких отдельных гранул, которые располагаются вблизи базальной мембраны и вместе с гликогеном прилежащих мышц образуют небольшую зону, которая четко обозначена на фоне слабо окрашенной периферической паренхимы.

Стенка кишечника проявляет слабую ШИК-реакцию, эпителий кишечника иногда содержит единичные мелкие зерна гликогена, в то же время у базальной мембраны, в окружающей кишечник паренхиме, скапливается большое количество полисахарида.

В клетках экскреторного пузыря и в прилежащей к нему зоне содержится значительная масса гликогеновых структур. Сферические образования, заполняющие экскреторный пузырь, окрашиваются реактивом Шиффа в светло-малиновый цвет. Мозговой ганглий окрашивается реактивом Шиффа в ярко-малиновый цвет, гликоген присутствует здесь в виде множества мелких зерен, равномерно заполняющих весь орган. Каких-либо особенностей локализации запасного энергетического материала в районе расположения половых зачатков не обнаружено.

Анализ полученных данных говорит о том, что топография гликогена у метацеркарий описторхиса совпадает, в основном, с распределением полисахарида в органах и тканях половозрелых марит трематод (Гинецинская, 1968, Богоявленский, 1986, Богоявленский и др., 1989).

Была предпринята попытка оценки количество запасного питательного материала у метацеркарий *O. felineus* из спонтанно инвазированной рыбы и прослежена динамика расходования гликогена активными эксцистированными особями в условиях отсутствия дополнительного питания (Звягина, Начева, 1992, 1993; Звягина, 1995). Эксцистированных метацеркарий помещали в термостат при +37 °С в изотоническом растворе NaCl и фиксировали для гистохимических исследований по 100–200 особей через 3, 6, 12, 24, 48 часов и ежедневно до гибели последних особей, т.е. в течение 9 суток. Анализ препаратов показал, что в течение всего срока наблюдений, в том числе и сразу после эксцистирования, встречаются особи с разным количеством гликогена — от полного отсутствия до максимального. По количеству и качественным особенностям полисахарида метацеркарий можно разделить на 5 основных групп.

Первая группа. Метацеркарии не имеют гликогена. При постановке ШИК-реакции гельминты проявляют окраску, идентичную таковой при амилорезистентной ШИК-реакции, т.е. глыбки и гранулы гликогена не выявляются, в малиновый цвет окрашиваются только структуры, имеющие в своем составе нейтральные гликопротеины.

Вторая группа. Метацеркарии имеют "гликоген на исходе". Особи проявляют слабую ШИК-реакцию. Ячейки паренхимы практически пусты, просматриваются лишь единичные, разрозненные зерна полисахарида. В присосках гликогена также немного. Присоски и паренхима имеют одинаково слабую окраску реактивом Шиффа. Наиболее интенсивно окрашиваются стенки экскреторного пузыря и мозговой ганглий.

Третья группа. У метацеркарий, этой группы, в паренхиме центральной части тела гликоген представлен отдельными гранулами, скопления в виде глыбок наблюдаются, в основном, по периферии. Присоски проявляют более интенсивную ШИК-реакцию, чем окружающая их паренхима. На фоне слабо окрашенной паренхимы четко обозначены клетки стенки экскреторного пузыря плотно "забитые" зернами гликогена.

Четвертая группа. Характеризуется обилием гликогена в паренхиме центральной части тела. Общая топография гликогена соответствует описанию приведенному выше, т.е. значительные скопления гликогена в паренхиме вблизи брюшной присоски, экскреторного пузыря, тегумента, а также в обеих присосках. Однако примечательно, что паренхима центральной части имеет более интенсивную окраску, чем присоски и периферическая часть.

Пятая группа. Среди наблюдаемых метацеркарий изредка встречались особи, которые отличались от описанных не количеством гликогена, а иным его видом, проявляющемся в несколько иной окраске реактивом Шиффа. По количеству питательного материала этих метацеркарий можно отнести к любой из перечисленных групп, но присутствующий у них гликоген окрашивается в малиновый цвет с характерным черно-зеленым оттенком, резко отличающимся от окраски гликогена основной массы особей.

Сопоставив динамику падения жизнеспособности эксцистированных метацеркарий "in vitro" и количество гликогена у личинок в тех же условиях, предположили, что резкое падение жизнеспособности метацеркарий в течение первых двух суток происходит вследствие гибели метацеркарий с изначально малым содержанием гликогена.

Особи 3-й и 4-й групп, теряют жизнеспособность медленно, в течение 6 суток. Гибель личинок на девятые сутки обусловлена, видимо, не столько недостатком гликогена (в пробах, взятых на 8–9-е сутки можно видеть метацеркарий, относящихся по количеству гликогена к первым четырем группам), сколько нарушением обменных процессов у гельминтов в условиях "in vitro" и невозможностью использовать имеющийся энергетический потенциал. Возможно, нарушениями метаболизма объясняется нестандартная окраска гликогена у метацеркарий, проявляющих слабую жизнеспособность в поздние сроки наблюдений. Именно в эти сроки чаще обнаруживаются особи пятой группы.

Гетерогенность метацеркарий *O. felineus* по количеству гликогена обнаружена не только при исследовании динамики падения жизнеспособности в заданных условиях эксперимента, но и у эксцистированных особей непосредственно сразу после выхода из цист, полученных от спонтанно инвазированной рыбы методом пептического переваривания. Оказалось, что основную массу составляют особи третьей и четвертой группы (93,5 %), метацеркарии первой и второй групп встречаются значительно реже (6,5 %).

Основная причина этого, по-видимому, кроется в возрастных особенностях метацеркарий, хотя не исключено и то, что такой факт может объясняться некими сувидовыми различиями паразита. Метацеркарии четвертой группы — это наиболее жизнеспособные, зрелые, инвазионные личинки с мощным энергетическим потенциалом.

Итак, основная масса личинок *O. felineus* обладает развитой соединительнотканной капсулой, проницаемость которой с возрастом может снижаться в результате разрастания волокон соединительной ткани при воздействии иммунного пресса хозяина, поэтому метацеркарии третьей и четвертой групп являются наиболее устойчивыми к воздействию внешних факторов. Это важно с практической точки

зрения, т.к. именно на таких личинок, часто встречающихся в рыбе, должны рассчитываться все параметры её обеззараживания.

Гистохимические исследования позволили выявить механизм контакта активных эксцистированных особей в условиях совместного содержания "in vitro". Слияние метацеркарии по 2–3–5 особей происходит путем захвата друг друга, в основном, брюшными присосками, которые содержат более значительный запас энергетического материала, чем ротовые. Это обусловливает более высокую функциональную активность брюшной присоски, как мощного мышечного органа; ее захват столь интенсивный, что иногда сопровождается повреждением и даже отрыванием участка тела соседней особи. При этом следует заметить, что захваченный участок содержит, как правило, большое количество гликогена. Захват соседних особей ротовой присоской происходит крайне редко. Таким образом, уже на стадии метацеркарии наблюдается разная функциональная направленность присосок. Явление захвата метацеркариями *O. felineus* друг друга брюшными присосками является подтверждением предположения П.Г. Ошмарина (1981) об улучшении фиксации и питания при групповом паразитизме трематод.

13.2. Исследование рыбы на зараженность метацеркариями *O. felineus*

Методика работы с меацеркариями трематод не имеет принципиальных отличий от методики изучения их половозрелых форм — марит (Судариков и др., 2002). Сходны методы фиксации, приготовления постоянных и временных препаратов, применения витальных красителей. К специфике работы с метацеркариями можно пожалуй отнести только методы эсцистирования (выделения метацеркарий из цист). Общий порядок работ с метацеркариями, включая фиксаторы, красители, среды для эксцистирования приводятся в недавно опубликованной монографии В.Е. Сударикова и др., 2002 (с. 10–14).

Метацеркарии описторхид, как уже было отмечено, обнаруживаются только в рыбах семейства карповых. Но и для них характерна весьма различная восприимчивость к заражению. Эту особенность следует учитывать при отборе рыб для исследования. Наилучшим индикатором неблагополучия водоема относительно описторхозной инвазии служит язь. Затем по убывающей располагаются елец, линь, красноперка, плотва, лещ и др. Карп и сазан (казалось бы, наиболее "карповые из карповых") не заражаются *O. felineus*, что связано с некоторыми их биохимическими особенностями. Естественно, что для полной характеристики ситуации в отношение описторхоза необходимы сведения о пораженности всех дополнительных хозяев возбудителя описторхоза на исследуемой территории. Однако в первую очередь необходимо исследовать рыб — наиболее вероятных носителей метацеркарий *O. felineus*. Предпочтение следует отдавать рыбам старших возрастных групп, поскольку продолжительный срок жизни метацеркарий в рыбах (до 3 лет и более) приводит к их аккумуляции.

Для получения объективной характеристики водоема по фактору инвазированности второго промежуточного хозяина, необходимо исследовать не менее 50 экз. каждого вида рыб промыслового размера. При исследовании молоди эта цифра должна быть увеличена в 2–3 раза. Если обследуется небольшая речка или озеро, полученные результаты можно экстраполировать на весь водоем. Для характеристики больших озер, озерной системы или рек протяженностью в несколько сотен и более километров, исследование рыб должно быть проведено в нескольких пунктах. Опыт подобных работ на многих реках, показал, что такие пункты должны отстоять один от другого примерно на 70–100 км.

Для выявления зараженности рыбы метацеркариями описторхид применяют компрессорный метод или переваривание мышц в искусственном желудочном соке. Первый метод более удобен в полевых условиях или когда необходимо просмотреть большое количество рыбы, второй — при необходимости сбора в лабораторных условиях большого числа метацеркарий (например, для экспериментов по последующему заражению дефинитивных хозяев).

Компрессорный метод. Основным местом локализации метацеркарий описторхов служит подкожный слой мышц, в котором обычно размещается 80–95% всех имеющихся в рыбе личинок. Распределение личинок и по длине тела неравномерно (рис. 73).

У молоди рыб (до 1 года) метацеркарии концентрируются в хвостовом стебле. У старших возрастов — в передней и средней третях спины: соответственно 27 и 32%. Используя эту особенность топографии метацеркарий *O. felineus*, можно исследовать не все мышцы рыб, а лишь участки с максимальным содержанием личинок. Это даст значительную экономию времени. Просмотр таким методом большого числа рыб промыслового размера позволит получить за короткое время более точное представление о зараженности их личинками возбудителя, чем просмотр всех мышц, но меньшего числа рыб.

Подлежащую исследованию рыбу определяют до вида, измеряют ее длину от конца рыла до начала лучей хвостового плавника и устанавливают возраст по чешуе (либо берут пробу чешуи для определения возраста в лаборатории). Все данные заносят в специальный журнал, где отмечаются также дата и место добычи рыбы. Затем, освободив от чешуи среднюю часть тела рыбы, ланцетом надрезают кожу по средней линии спины, а двумя вертикальными надрезами от первого разреза до боковой линии оконтуривают участок средней трети спины. Удалив с него кожу, острым ланцетом срезают слой мышц толщиной 2–3 мм и просматривают в компрессории с помощью микроскопа "МБС" или препаровальной лупы. Вполне достаточно увеличение 15–20×. Более сильные оптические системы дают малое поле зрения, затрудняющее просмотр мышц.

Использование стандартных компрессорных стекол с винтовыми зажимами нецелесообразно, поскольку отнимает много времени и затрудняет извлечение из среза найденных метацеркарий. Наиболее удобны компрессорные стекла из обычного оконного стекла. Нижнее — размером примерно 10×15 см, верхнее — чуть больше стандартного предметного.

Приготовленный срез помещают в верхней части нижнего стекла. Углом стекла отсекают от него небольшие кусочки мышц и, плотно сдавив их между стекла-

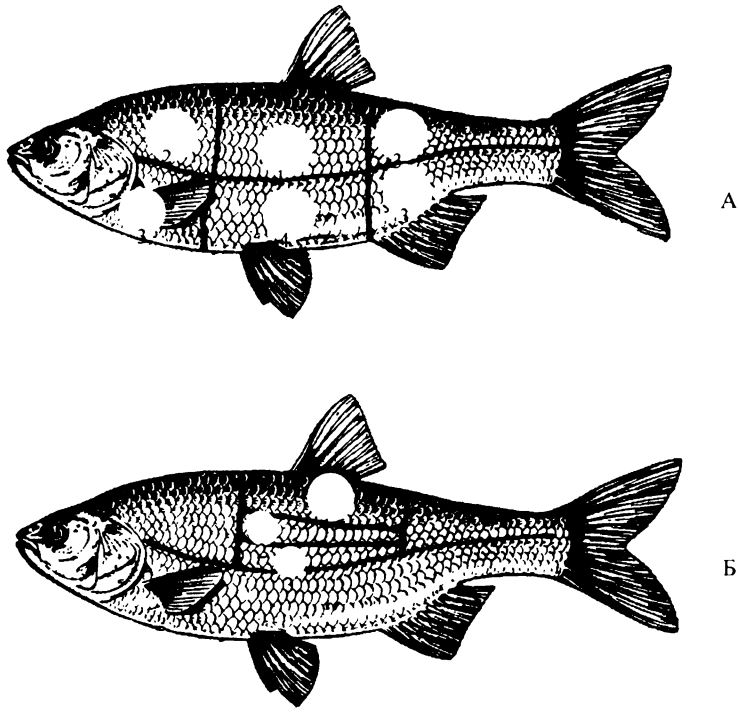


Рис. 73. Количество метацеркарий *O. felineus* в различных участках тела рыбы: А — примерное соотношение (в %) обнаруживаемых метацеркарий: 1 — 45 %; 2 — 20 %; 3 — 10 %; 4 — 5% (по С.А. Беэру, неопубликованные данные); Б — участки тела рыбы, содержащие различное число метацеркакрий, от максимального (1) до минимального (3) (по В.В. Звягиной, 1995).

ми, микроскопируют. При подсыхании их следует увлажнять водой из пипетки. В случае отсутствия личинок трематод в первом срезе следует просмотреть мышцы с аналогичною участка другой стороны тела, при отрицательном результате—подкожные мышцы спины с участка, расположенного ближе к голове.

Упрощенный способ определения интенсивности инвазии язей промысловх размеров. Способ предложен В.В. Звягиной (Звягина, Шелиханова, 1989; Звягина, 1995). Для изучения локализации метацеркарий в средней трети спины исследуемой рыбы делали вырезку толщиной 3–4 мм. Вырезку разделяли в продольном направлении на три равных участка: верхний, средний и нижний. (рис.73. Б). Определяли процентное соотношение распределения метацеркарий по выделенным участкам к количеству их в средней трети спины и к общему количеству личинок в рыбе, определяемого по общепринятой методике.

Полученные результаты показали неравномерное распределение метацеркарий по участкам средней трети спины язей промысловых размеров. Основная масса личинок сосредоточена в верхнем участке. От общего числа метацеркарий в тканях рыбы это количество составило 10,5% (табл. 19).

Итак, у язей промысловых размеров на верхнем участке средней трети спины сосредоточено 10% метацеркарий от всего их количества в рыбе. В связи с этим, для приблизительного определения показателя интенсивности инвазии, необходимо подсчитать число личинок в верхнем участке средней трети спины и найти показатель по формуле: *"И" = 10n,* где *И* — интенсивность инвазии, *n* — число метацеркарий в верхнем участке средней трети спины. Для характеристики пораженности партии рыбы используется средний показатель интенсивности инвазии:

$$"И"\ ср. = \frac{10 \sum n \quad 100}{T},$$

где: *"И" ср.* — средняя интенсивность инвазии; $\sum n$ — общее число метацеркарий в верхнем участке средней трети спины исследованных рыб; *Т* — число обследованных инвазированных рыб.

Методику исследования молоди рыб можно еще более упростить. Рыбок длиной до 20–25 мм следует компрессировать целиком. Более крупных сеголеток нужно "распластать" на две половинки и просматривать в компрессории со стороны разреза, не снимая кожи и не освобождая ее от чешуи.

Вяленую, соленую, копченую рыбу предварительно вымачивают до размягчения мышц.

Метод переваривания мышц в искусственном желудочном соке (по Глазкову и др., 1979). Мышечную ткань рыбы с подкожной жировой клетчаткой отделяют от костей и тщательно измельчают ножом или перемалывают в мясорубке. Навески по 10 г помещают в чашки с плоским дном и заливают в соотношении 1 : 10 искусственным желудочным соком (11 мл концентрированной соляной кислоты, 7 г пепсина, 9 г поваренной соли на 1 л воды). Банки с навесками помещают на 3 ч в термостат при температуре 36–37°С, после чего их содержимое фильтруют в стеклянные цилиндры через металлический фильтр с размером ячеек 1×1 мм. Через 15–20 мин. верхний слой желудочного сока с переваренной мышечной тканью сливают, а осевших личинок переносят в чашку Петри или часовое стекло, где подсчитывают под бинокуляром при увеличении 15–20×. Для лучшего подсчета личинок в чашку Петри наливают физиологический раствор, делают несколько круговых движений, в результате которых метацеркарии концентрируются в центре чашки, а излишки физиологического раствора с остатками мышечной ткани удаляют пипеткой. Этот метод позволяет извлечь из мышц до 98% метацеркарий.

При просмотре крупных рыб (массой 1 кг и более) можно исследовать часть рыбного "фарша", например, применяя методику Звягиной (см. выше) с последующим пересчетом на все мышцы рыбы выделенных из навески метацеркарий.

Метацеркарии, полученные после переваривания свежих мышц, остаются жизнеспособными и могут быть использованы для последующих экспериментов по заражению животных (кошек, хомяков и т.д.).

После приобретения необходимого опыта большую часть метацеркарий *O. felineus* удается идентифицировать непосредственно в компрессории. В случае сомне-

Таблица 19. Распределение метацеркарий описторхиса в средней трети спины язей промысловых размеров.

№ п/п	Локализация метацеркарий	Процентное соотно шение к числу личинок в средней трети спины	Процентное соотношение к общему числу метацеркарий в рыбе
1	Верхний участок	66,1±9,2	10,5±1,6
2	Средний участок	13,5±5,2	2,2±0,9
3	Нижний участок	21,2±6,4	3,4±1,0

ния их извлекают препаровальными иглами, помещают на обычное предметное стекло в каплю воды и, накрыв покровным стеклами, микроскопируют. Для манипуляций с живыми личинками нужны тонкие препаровальные иглы, которые легко изготовить из самых тонких энтомологических булавок, дополнительно заостренных на мелкозернистом бруске. Такими булавками нетрудно разорвать оболочку цисты и извлечь из нее личинку. Выбирать метацеркарий удобней не совсем изолированных, а с маленькими кусочками мышц, что облегчит дальнейшую работу с ними.

13.3. Определение метацеркарий и их описание

Состав метацеркарий, паразитирующих в мышцах рыб, довольно разнообразен. Помимо описторхид нередко, (особенно на озерах, где живет много рыбоядных птиц), встречаются представители семейств Strigeidae, Diplostomatidae, Cyathocotylidae, Clinostomatidae, Echinostomatidae, Heterophyidae. Если работа проводится с "эпидемиологическим акцентом", не лишне подчеркнуть, что метацеркарии перечисленных семейств безопасны для человека.

Все паразитирующие в мышцах рыб метацеркарии имеют шарообразную форму и окружены прозрачными или полупрозрачными оболочками. Характерным признаком метацеркарий описторхид служит наличие овального экскреторного пузыря. В компрессории, при микроскопировании в проходящих лучах света, он виден черным пятном, занимающим заднюю часть тела личинки. При пользовании искусственным источником освещения экскреторный пузырь приобретает золотистый цвет и виден хуже, чем при естественном освещении.

Метацеркария *O. felineus* (рис. 70). В компрессории личинка имеет круглую или слегка овальную форму. Ее размеры варьируют от 0,17×0,21 до 0,34×0,43 мм и зависят, видимо, как от возраста личинки, так и от интенсивности заражения рыбы. Две тонкие оболочки, окружающие метацеркарию, прозрачны, и через них личинка хорошо просматривается в компрессории. Длина самой личинки значительно больше диаметра цисты, поэтому она помещается в цисте только в изогнутом положении, которое постоянно меняется благодаря почти непрестанному движению

личинки. Активность ее резко возрастает с повышением температуры (например, при легком подогреве компрессория).

Извлеченная из цисты личинка ланцетовидной формы. Поверхность передней ее части до заднего края брюшной присоски порыта тонкими шипиками. Вероятно, они легко выпадают, поскольку увидеть их удается лишь у живой, только что извлечений из цисты личинки. Длина метацеркарии в покое 0,22–0,62, ширина 0,12–0,27 мм. В расправленном состоянии они может достигать 1 мм. Задняя часть тела почти целиком занята экскреторым пузырем. От переднего его края отходят два тонких экскреорных канальца, видимых до уровня глотки.

Ротовая присоска диаметром 0,071–0,12 мм находится на переднем конце тела и несколько направлена на брюшную сторону. К заднему краю ротовой присоски примыкает глотка (0,025×0,046 мм). Хорошо выраженный пищевод раздваивается под острым углом на две ветви кишечника на середине расстояния между присосками либо чуть ближе к ротовой присоске. Обе ветви доходят до заднего конца тела.

Брюшная присоска (0,088×0,139 мм) больше ротовой. Расположена в задней половине тела, разделяя его в соотношении 1 : 0,5 – 1 : 0,7. При окраске личинок кармином можно увидеть зачатки половых желез в виде групп клеток, примыкающих с обеих сторон экскреторного пузыря к его стенкам. Наискось один к другому лежат семенники. У передней стенки экскреторного пузыря находится еще одна группа клеток — яичник и семенник. Вперед от них идут зачатки матки и семяизвергательного канала.

Как уже отмечалось, в качестве дефинитивного хозяина *O. felineus* зарегистрировано 33 вида млекопитающих 7 отрядов. Гельминты паразитируют у них в желчном пузыре и протоках печени, реже — в поджелудочной железе.

Помимо *O. felineus* в мышцах рыб встречаются метацеркарин еще нескольких видов семейства Opisthorchidae, паразитирующих в фазе мариты у млекопитающих, хищных и водных птиц.

Metorchis bilis (= *albidus*) (рис. 74, *2*) — вид, морфологически наиболее близкий личинкам *O. felineus*. Средняя величина цист несколько меньше, чем у предыдущего вида (от 0,13×0,19 до 0,16×0,23). Но, поскольку максимальные размеры цист одного вида совпадают с минимальными размерами другого, этот признак не может считаться надежным при их дифференциации. Тонкие оболочки прозрачны, между ними часто остается промежуток, что хорошо видно в компрессории. Подвижность личинки в цисте хорошо выражена, но все же менее чем у *O. felineus*. Треугольной формы шипики, ясно различимые при микроскопировании, покрывают переднюю часть тела до заднего края брюшной присоски. Экскреторный пузырь занимает не более 1/4 объема задней части тела. Извлеченная из цисты личинка достигает в длину 0,4–0,5 мм при ширине около 0,12 мм. Ротовая присоска (0,09 мм) крупнее брюшной (0,06 мм), расположенной немного кзади от середины тела и разделяющей его в соотношении 1 : 0,6 – 1 : 0,3. Мариты живут в различных млекопитающих (хищные и околоводные грызуны) и хищных птиц (канюки, луни).

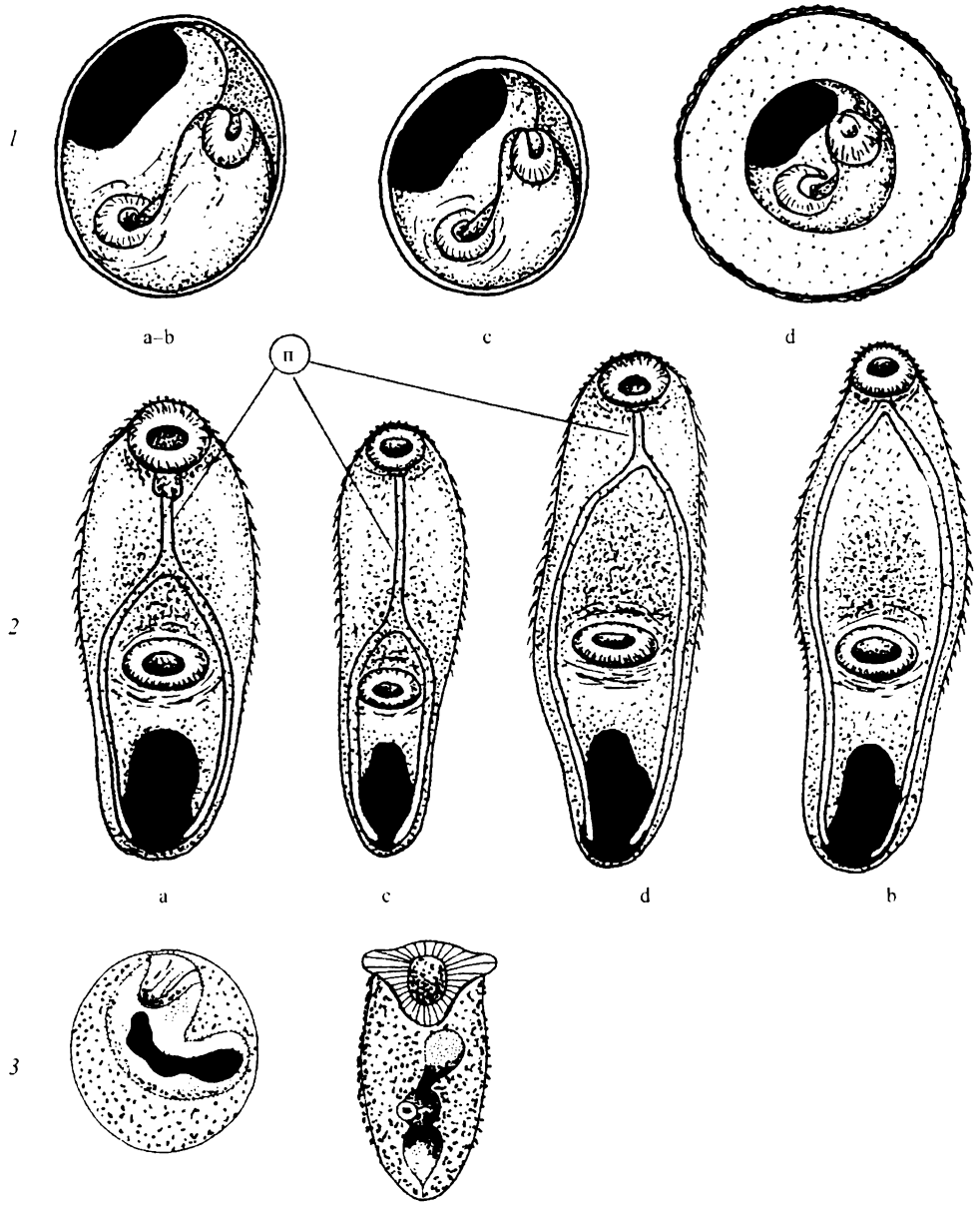


Рис. 74. Метацеркарии из подкожных мышц рыб сем. карповые:
1 — метацеркарии описторхид в цистах; *2* — метацеркарии, извлеченные из цист; *3* — метацеркария *Rhipidocotile illense* (в цисте и без цисты). a — *O. felineus, O.viverrini, C. sinensis*; b — *P. truncatum*; c — *M. bilis;* d — *M. xanthosomus;* п — пищевод.

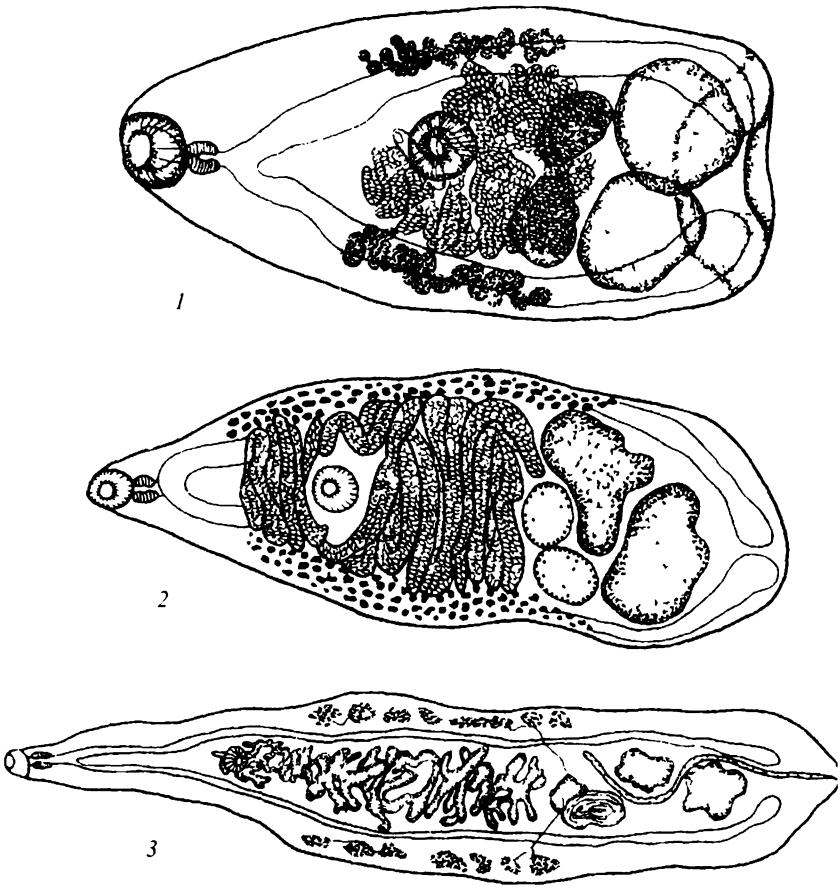


Рис. 75. Мариты некоторых описторхид: *1* — *Pseudamphistomum truncatum*, *2* — *Metorchis bilis* (= *albidus*), *3* — *Opisthorchis felineus* (по Е.Г. Сидорову (Беэр и др., 1987).

Metorchis xanthosomus (= M. intermedius) (рис. 74, 3) от предыдущих видов хорошо отличается толстой упругой прозрачной оболочкой. В компрессории она имеет вид светлого кольца, окружающего личинку. Размер цисты с толстой оболочкой 0,23–0,32 мм, без нее — 0,15–0,24 мм в диаметре. Передняя часть личинки густо покрыта шипиками, видными в компрессории даже через толстую оболочку. Ротовая и брюшная присоски равны по величине (0,037×0,07–0,067×0,071 мм). Такой же длины и пищевод. Овальный экскреторный пузырь занимает большую часть тела за брюшной присоской. Длина личинки 0,40–0,86 мм, ширина — 0,11–0,14 мм. Взрослые паразиты живут в желчном пузыре и протоках печени водных птиц (бакланы, пеликаны, утки и др.).

Pseudamphistomum truncatum в инцистированном состоянии отличить от *O. felineus* очень трудно и при экспресс анализе возможны ошибки (Заблоцкий, 1968). Несколько больший размер цист (0,30–0,44×0,24–0,38 мм) не может служить

надежным критерием, т.к. зависит от возраста личинки. То же следует сказать и о более выраженной соединительно-тканой капсуле. Длина освобожденной от оболочки личинки 0,6–0,9 мм, ширина — 0,16–0,2 мм. Присоски равны по величине (0,08–0,1 мм диаметром). Пищевод отсутствует. Последний признак позволяет отличать данный вид от *O. felineus* и *M. bilis* (= *albidus*).

Мариты паразитируют в желчном пузыре и протоках печени различных млекопитающих. Особенно широко распространены среди каспийских тюленей, интенсивность инвазии которых может достигать многих сотен тысяч трематод.

Наиболее характерные признаки метацеркарий описанных выше описторхид приведены в таблице (табл. 20), которая может помочь в предварительном определении личинок.

Помимо личинок описторхид у многих рыб в мышцах часто встречаются сходные между собой метацеркарий *Bucephalus polymorphus* и *Rhipidocotyle illense* — представители семейства Bucephalidae. Округлая форма цисты, близкие размеры (0,27–0,51×0,27–0,40), прозрачные оболочки, наличие экскреторного пузыря — все

Таблица 20. Различия между метацеркариями некоторых трематод семейства *Opisthorchiidae*.

Вид трематоды	Размер цист (мм)	Относительная величина присо сок	Длина пищевода	Оболочки цисты	Располож. зачатков семенников	Шипиковое вооружение
Opisthorchis felineus	0,17×0,21 0,34×0,43	Ротовая в 1,1–1,3 раза меньше брюшной	Короче половины расстояния междду присосками	Тонкие, прозрачные, по всему периметру плотно прилегают друг к другу	Резко на разных уровнях	До уровня заднего края брюшной присоски
Pseudamphistomum truncatum	0,32×0,55 0,40×0,75	Равны	Пищевода "нет", развилка кишечника сразу за глоткой	Прозрачные, тонкие, прилегающие друг к другу (как у *O. felineus*)	Почти на одном уровне	До заднего конца тела ("по всему телу")
Metorchis bilis (= *albidus*)	0,13×0,19 0,16×0,23	Равны или ротовая в 1,1–1,2 раза больше брюшной	Длиннее половины расстояния между присосками	Тонкие, прозрачные, часто между ними остается зазор	Один незначительно выше другого	До заднего края брюшной присоски
Metorchis xanthosomus	0,23×0,25 0,30×0,32	Равны	Равен диаметру ротовой присоски	Прозрачная, толстая. Циста кажется похожей на "колесо автомобиля"	—	—

это при беглом взгляде создает сходство с личинками описторхид. При более внимательном рассмотрении даже инцистированных метацеркарий буцефалид можно увидеть, что экскреторный пузырь у них длинный, S-образно изогнутый, чего никогда не бывает у описторхид. Еще более четкие различия можно увидеть, если рассмотреть личинку, извлеченную из цисты. На одном конце ее располагается присоска треугольной (или близкой к ней) формы, выполняющая функцию брюшной, т.е. прикрепительный орган. Ротовая же присоска находится в средней части тела и ведет в короткий пузыреобразный кишечник. Взрослые паразиты живут в кишечнике различных хищных рыб.

13.4. Советы к проведению биопробы

При обнаружении метацеркарий в рыбах, не известных ранее в роли промежуточного хозяина возбудителя описторхоза, или в водоеме, считавшемся ранее благополучным по этой инвазии, необходимо провести биопробу для получения взрослых паразитов, т.е. провести экспериментальное заражение животных.

Для этого могут быть использованы молочные котята, щенки собак, морские свинки или хомяки. Котятам и щенкам можно скормить с любой пищей фарш или кусочки мышц инвазированной рыбы. Морским свинкам выбранные метацеркарии приходится скармливать насильственным путем с помощью пипетки. Очень удобны для эксперимента золотистые хомяки. Они охотно поедают маленькие кусочки мышц рыбы, если их слегка смочить солоноватой водой. В опыте должно быть использовано не менее 3 животных, каждому из которых необходимо скормить по 15–20 личинок.

Спустя 3 недели подопытных животных вскрывают и просматривают желчный пузырь, протоки печени и поджелудочную железу на наличие трематод. Обнаруженных гельминтов выдерживают некоторое время в воде для расслабления мускулатуры и фиксируют в 70°-ном спирте, в котором они могут храниться неопределенно долгое время

Определить обнаруженных гельминтов можно после изготовления из них по общепринятой методике постоянных препаратов (окраска квасцовым кармином, обезвоживание в спиртах возрастающей крепости, просветление, заделка в канадский бальзам). Дифференцировать в фазе мариты описторхид, чьи метацеркарии морфологически очень близки, не представляет большого труда (рис.75). Описание и рисунки других представителей семейства Opisthorchidae можно найти в работе К.И. Скрябина (1950), Л.В. Филимоновой (2000).

Изучение инвазированности рыб личинками *O. felineus* по единым методикам дает возможность сопоставлять напряженность очагов описторхоза как в разных водных бассейнах, так и в разных участках одного бассейна. Степень напряженности позволяет также судить о расположении источников загрязнения водоемов инвазионным началом (яйцами возбудителя). На крупных реках основными поставщиками инвазии служат неочищенные или недостаточно обезвреженные бытовые

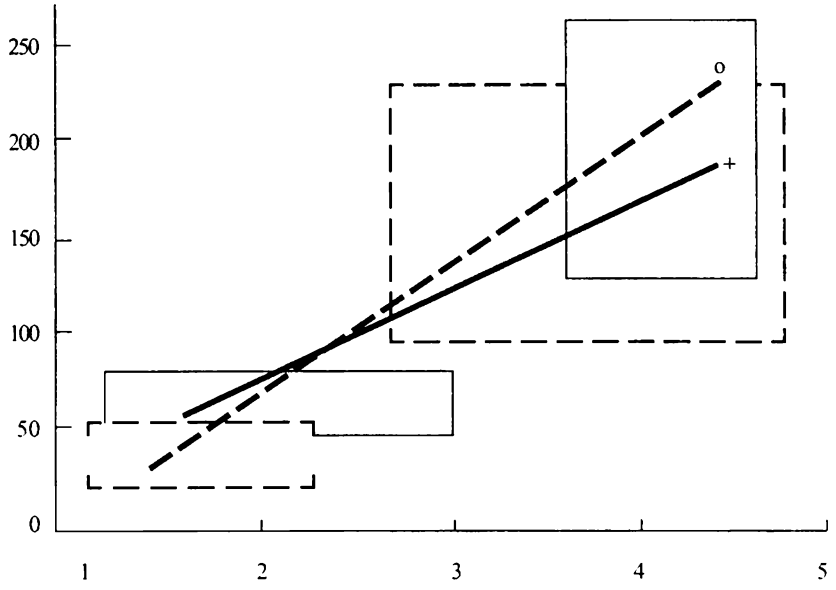


Рис. 76. Кумулирование метацеркарий *O. felineus* с возрастом у язей (o) и сельцов (+); По оси абсцисс — · число метацеркарий в 1 экз. рыбы; по оси ординат — возраст рыб в годах.

стоки городов и речных судов. В малонаселенных районах очаги описторхоза могут поддерживать дикие звери. Естественно, что чем ближе к источнику инвазионного начала, тем выше должна быть инвазированность моллюсков и, естественно — рыб. Однако перемещения рыб, особенно преднерестовые миграции, нивелируют распространение инвазированных рыб и искажают не только представление о районах их заражения, но и о границах самого очага инвазии.

Этого недостатка лишен показатель зараженности **сеголеток рыб**. Известно, что первое лето своей жизни карповые рыбы проводят вблизи места своего рождения. Эта их особенность, в совокупности со способностью инвазироваться личинками *O. felineus* с первых дней жизни, позволяет использовать моллюсков и сеголеток в качестве индикатора наличия в районе исследования источника инвазии.

В случае слабой зараженности моллюсков и рыб *O. felineus*, их малочисленности, и трудностей с отловом, надежным индикатором неблагополучия водоема по описторхозу может служить инвазированность кошек в прибрежных населенных пунктах. Продолжительный срок жизни марит *O. felineus* и высокая восприимчивость кошек к заражению определяет их способность аккумулировать паразитов в течение всей своей жизни. Поэтому даже при слабой зараженности рыбы, кошки, постоянно питающиеся ею, в конце концов заражаются.

13.5. Накапливание метацеркарий *O. felineus* у рыб с возрастом

Факт накапливания паразитов у пресноводных рыб с возрастом хорошо известен паразитологам. Эта закономерность в полной мере относится и к метацеркариям *O. felineus,* увеличение числа которых в тканях карповых рыб с возрастом отмечалось неоднократно (Плотников, 1953; Мясоедов, 1960; Титова, 1965; Беэр и др., 1971, 1974). Однако в отношении характера распределения, корреляционных связей и вероятности попадания церкарий в тело рыбы, этот вопрос довольно долго не рассматривался. Между тем он имеет прямое отношение к количественной эпидемиологии описторхоза. Мы проанализировали возрастную изменчивость интенсивности и экстенсивности инвазий у язей и ельцов из Оби в окрестностях пос. Вертикос (Томская обл.) (Беэр и др. 1974).

Прежде всего, отметим, что рыбы одного вида и возраста в силу различных причин могут быть инвазированы в разной степени и содержать от единичных метацериариев до нескольких сотен и даже тысяч экземпляров.

Вследствие этого, даже при достаточно большой выборке по каждой возрастной группе, квадратические отклонения и ошибки средних настолько существенны, что средние арифметические интенсивности заражения рыб каждого возраста часто не дают достоверных различий. На графике (рис. 76), показано плавное нарастание интенсивности инвазии с возрастом (между достоверно различающимися группами.

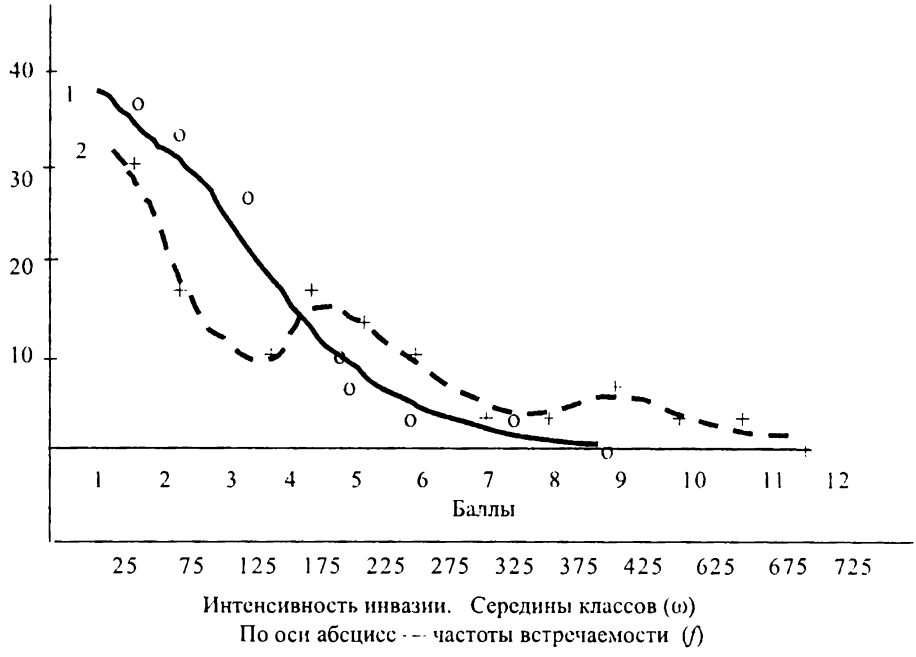


Рис. 77. Асимметрия распределения интенсивности инвазии *O. felineus* у язей (1) и ельцов (2).

Характерно, что интенсивная инвазия (500–1000 метацеркариев в 1 экземпляре рыбы) встречается редко и, следовательно, все распределение в целом является резко асимметричным (рис. 77).

Расчет степени асимметрии и ее достоверность полностью это подтверждают (табл. 21). Это означает, что в природе мы в основном встречаем рыб с относительно слабой интенсивностью инвазии (десятки метацеркариев в рыбе). Отмечаем также слабую скоррелированность признаков: "интенсивность инвазии" и "возраст рыб". Как видно из табл. 22, коэффициент корреляции в обоих случаях низкий (не превышает +0,4). Еще точнее о незначительном влиянии возраста рыб на интенсивность их инвазированности метацеркариями *O. felineus* можно судить по результатам дисперсионного анализа (табл. 23); сила влияния в обоих случаях низкая (10,14%).

Таблица 21. Асимметрия и эксцесс распределения интенсивности инвазии язей и ельцов.

Виды рыб	Асимметрия (As)	Достоверность коэффициента асимметрии (t_{As})	Эксцесс (E)	Достоверность эксцесса (t_E)
Язь	+0,83	3,85 > 3	+ 0,26	0,63 < 3
Елец	+0.92	3,65 > 3	+ 0,93	8.60 > 3

Таблица 22. Корреляция между возрастом и интенсивностью инвазии у язей и ельцов.

Вид рыбы	Коэффициент корреляции (r)	Ошибка коэффициента корреляции (m_r)	Достоверность коэффициента корреляции (t_r)
Язь	+ 0,37	± 0,08	4,6 > 3
Елец	+ 0,40	± 0.07	6,1 > 3

Таблица 23. Теснота влияния признака "возраст рыбы" на интенсивность её инвазированности метацеркариями *O. felineus* (по результатам дисперсионного анализа).

Вид рыбы	Сила влияния (η_x^2)	Ошибка $\pm m\,\eta_x^2$	Достоверность $F\,\eta_x^2$	Табличное значение критерия Фишера при заданных степенях свободы	Доверительные интервалы силы влияния
Язь	0,097 (10%)	± 0.039	3.0	2.3–3.2 -4.1	h_x^2 [0,175 (17 %) 0.018 (2 %)
Елец	0.139 (14%)	± 0.051	3,1	2.5 3.6–5.1	h_x^2 [0,266 (27 %) 0,013 (1 %)

Учитывая слабую корреляцию между возрастом рыб и степенью их инвазированности метацеркариями описторхисов, можно считать, что ежегодное накапливание инвазии происходит довольно беспорядочно. Большое значение в увеличении числа метацеркарий *O. felineus* в теле рыбы имеет элемент случайности.

Это явление может быть объяснено, во-первых, слабой экстенсивностью инвазии моллюсков — первых промежуточных хозяев и, во-вторых, локальным распределением водоемов — содержащих моллюсков в своих биоценозах.

13.6. Обеззараживание рыбы от метацеркарий *O. felineus* путем сочетанного применения уксусной кислоты и поваренной соли

В разработке системы мер профилактики описторхоза большое значение имеет создание эффективных способов обеззараживания рыбы и рыбных продуктов от метацеркарий возбудителя. К концу 1980-х гг. были в основном отработаны режимы посола рыбы, ее замораживания при разных температурах и режимы термической обработки, гарантирующие гибель личинок описторхиса (СанПиНе: 15-6/44). Разработанные способы обеззараживания нашли отражение в официальных документах МЗ России последних 7 лет: СанПиН. 3.2.569-96 (М., 1997) и СанПиН 3.2.1333-03 (М., 2003). Соразработчиком всех этих документов являлся автор этой книги.

Вместе с тем, актуальным остается создание новых и оптимизация существующих методов обеззараживания рыбы, которые при сохранении своей высокой эффективности сокращали бы сроки обеззараживания. В этой связи, как нам кажется, целесообразно привести результаты исследований В.В. Звягиной (1995), которые были направлены на оптимизацию способа обеззараживания рыбы семейства карповых от личинок возбудителя описторхоза, путем последовательного применения уксусной кислоты и поваренной соли. Мы даем оценку влияния различных по концентрации растворов уксусной кислоты на жизнеспособность инцистированных, выделенных из тканей рыб метацеркарий *O. felineus* и личинок, находящихся в мышцах рыбы, при последовательном применении растворов уксусной кислоты и поваренной соли (Звягина, Беэр, 1997).

Жизнеспособных метацеркарий *O. felineus* получили методом пептического переваривания спонтанно инвазированных язей (*Leuciscus idus* L.), выловленных в очаге описторхоза (Тура-Пышмынское междуречье Обь-Иртышского бассейна на территории Тюменской области).

Метацеркарий (по 20 особей) помещали в часовые стекла с растворами уксусной кислоты разной концентрации (0,1, 0,5, 1, 3, 6, 10, 20, 30, 40, 50%) при температуре +20...23 °С.

Наблюдения за гибелью метацеркарий проводили через 5, 15, 30 мин, 1, 2, 4, 18, 24 ч; фиксировали время полной гибели личинок в пробе. Жизнеспособность

инцистированных метацеркарий определяли морфологическим способом и методам стимуляции подвижности.

По степени воздействия на жизнеспособность инцистированных метацеркарий *O. felineus*, испытуемые растворы уксусной кислоты можно разделить на 3 группы: 1 — слабого действия (концентрации 0,1–1,0%), где личинки в цистах сохраняют жизнеспособность около 4 суток; 2 — "мгновенного" действия (20–50%), где метацеркарии гибли в течение максимум 5 мин; 3 — промежуточная группа (3–10%), где метацеркарии погибают в течение от полутора до 24 ч.

Результаты, полученные при испытании растворов 3-й группы, представляют наибольший интерес. С одной стороны, концентрации уксусной кислоты соответствуют уксусам, применяемым в пищевых целях, а с другой, они обладают быстрым гельминтоцидным эффектом. Учитывая, что 10%-ный раствор уксусной кислоты негативно сказывается на вкусовых качествах и товарном виде рыбной продукции, его исключили из дальнейших экспериментов, и проводили предварительно (перед посолом) обработку рыбы 3 и 6%-ными растворами.

Результаты иллюстрируют степень устойчивости стенки цисты метацеркарий *O. felineus* к воздействию кислой среды, что является адаптацией гельминта к реализации инвазионного процесса в организме дефинитивного хозяина на этапе пребывания возбудителя в кислой среде желудка. В этот период стенка цисты изолирует личинку от воздействия соляной кислоты. Эксцистированные метацеркарии, помещенные даже в слабокислые растворы, мгновенно погибают. Известно, что растворы уксусной кислоты вызывают повреждения оболочки цисты.

Эксперименты с "промежуточной группой" растворов уксусной кислоты показали, что инцистированные метацеркарий неоднородны по степени устойчивости к её воздействию. Около 10% жизнеспособных личинок в эксперименте погибали в первые 15 мин, независимо от концентрации уксусной кислоты. Оставшиеся 90% личинок постепенно теряют жизнеспособность, и к концу эксперимента жизнеспособных личинок не оставалось.

Следующим вариантом экспериментов было выяснение влияния уксусной кислоты на динамику просаливания рыбы и жизнеспособность метацеркарий, находящихся в тканях инвазированной рыбы. Исследования проводили с язями промысловых размеров, 4–6-летнего возраста, инвазированных *O. felineus*. Порядок проведения экспериментов был следующий: рыбу, предназначенную для засолки, погружали в раствор уксусной кислоты при комнатной температуре, затем помещали в холодильник при 4–5 °С и выдерживали 24 ч в 3, 4 и 6%-ном растворе уксусной кислоты. После этого рыбу подвергали засолке в насыщенном растворе NaCl при плотности тузлука 1,20, температуре 4–5 °С, т.е. в условиях, определяемых СанПиНом 15-6/44. Контролем служила рыба, засоленная в том же режиме, но без предварительной обработки уксусной кислотой.

Ежедневно в течение 15 дней от начала опыта оценивали 2 показателя: концентрацию (в процентах) соли в мышцах рыбы методом упрощенного аргентометрического анализа и жизнеспособность (в процентах) метацеркарий описторхиса.

В результате было найдено, что пребывание рыбы в течение 24 ч в 3%-ном растворе уксусной кислоты приводит к нарушению товарного вида рыбы: покровы

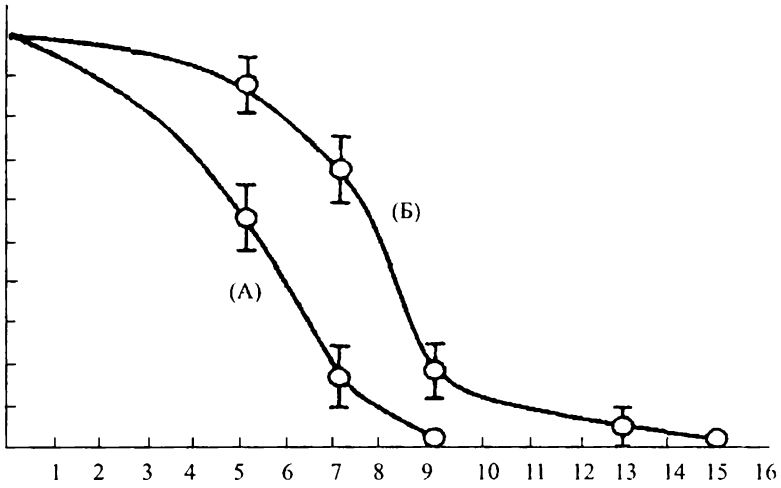


Рис. 78. Динамика падения жизнеспособности метацеркарий *O. felineus* у инвазированных язей при их посоле с предварительной обработкой 6%-ным раствором уксусной кислоты (А) и без обработки уксусной кислотой (Б). По оси абсцисс время (сутки), по оси ординат — жизнеспособность метацеркарий (от 100 до 0%).

приобретают белесый оттенок, чешуя разрыхляется, мышцы белеют. Соленая рыба, обработанная 3%-ным раствором уксусной кислоты, сохраняет слабый привкус уксуса вследствие более глубокого проникновения его в мышцы. Кратковременное (4-часовое) воздействие 6%-ным раствором уксусной кислоты не приводит к нарушению внешнего вида рыбы. Раствор проникает только в поверхностный слой мышц (зону преимущественного обитания личинок возбудителя).

По окончании засолки экспериментальная рыба, обработанная 6% раствором уксусной кислоты, практически полностью теряет привкус уксуса вследствие того, что кислота не проникала глубоко в мышцы и ее количество было незначительным по сравнению с объемом тузлука.

Анализ результатов показал (табл.24), что процесс просаливания рыбы, обработанной 6%-ным раствором уксусной кислоты, близок к процессу просаливания рыбы в контрольных партиях. По-видимому, это объясняется тем, что уже в начале засолки в поверхностный, обработанный уксусной кислотой слой мышц, соль проникает более интенсивно, а в дальнейшем просаливание внутренних слоев мышц идет аналогично просаливанию рыбы в контрольных группах. Иная картина наблюдается в процессе посола рыбы, обработанной 3%-ным раствором уксусной кислоты. В первые 7 дней происходит интенсивное проникновение соли в мышцы и соленость достигает 9,2% уже через неделю. Динамика жизнеспособности метацеркарий *O. felineus* в рыбе, предварительно обработанной 6%-ным раствором уксусной кислоты и в контроле, показана на рис. 78. Через 9 суток посола в рыбе, предварительно обработанной 6%-ным раствором уксусной кислоты в течение 4 ч, все метацеркарии *O. felineus* теряли жизнеспособность. В контроле метацеркарии погибали спустя 15 суток посола.

Таблица 24. Динамика солености рыбы при разных режимах обработки.

Режим посола	Содержание соли в мышцах рыбы (%)					
	Сутки посола					
	1	5	7	9	13	15
1. Выдерживание перед посолом в 3%-ной уксусной кислоте в течение 24 ч.	3,0±0,9	6,7±1,8	9,2±1,1	9.1±1,1	8,8±1,3	
2. Выдерживание перед посолом в 6%-ной уксусной кислоте в течение 4 ч.	2,0±0,2	3,9±0,5	5,3±0,6	5,8±0,7	8,6±1,2	
3. Посол без предварительного выдерживания в уксусной кислоте (контроль)	1,3±0,2	3,0±0,4	4,0±0,4	5,0±0.4	7,7±0,9	8,3±0,2

Итак:

1. Растворы уксусной кислоты в концентрациях 3 и 6% являются минимальными из эффективно подавляющих жизнеспособность инцистированных, изолированных от тканей рыбы метацеркарий *O. felineus*. При этом 6%-ный раствор уксусной кислоты оказывается примерно в 6 раз эффективнее.

2. Предварительная обработка рыбы в растворах уксусной кислоты приводит при дальнейшей ее посолке к повышению интенсивности проникновения соли в мышцы рыбы и ускоряет гибель метацеркарии *O. felineus*.

3. Для коррекции способа посола рыбы, инвазированной метацеркариями *O. felineus*, наиболее перспективным для практического применения является предварительное вымачивание рыбы в течение 4 ч в 6%-ном растворе уксусной кислоты, что способствует ускоренной гибели личинок и не оказывает заметного воздействия на товарный вид и вкусовые качества рыбы.

14. Методы исследования живых марит *O. felineus*

Результаты исследований Г.В. Кондинского (1986) по методам работы с живыми маритами *O. felineus*, являются интересными и важными. Однако в свое время они были опубликованы в практически недоступном для широкого круга специалистов издании. Автора уже нет в живых, и внести авторские исправления в текст невозможно.

Получение и культивирование марит *O. felineus* часто интересует исследователей, т.к. дает возможность изучать многие аспекты их биологии, морфологии, и результаты испытаний различных антгельминтиков.

Половозрелых марит *O. felineus* обычно получают из печени естественно или экспериментально инвазированных кошек или лабораторных животных (например, хомяков). Методика заключается в следующем: под глубоким эфирным наркозом вскрывают брюшную полость животного, извлекают печень, предварительно перевязав общий желчный проток. При операции следует соблюдать правила асептики. После отсечения лигатуры на общем желчном протоке печень массируют, выдавливают гельминтов из желчных ходов. Гельминтов помещают в теплый стерильный физиологический раствор и осуществляют 10-кратную их промывку с целью освобождения поверхности гельминта от различного рода загрязнений в том числе и бактериальной природы.

Для сохранения живых гельминтов вне организма дефинитивного хозяина используют различные среды переживания. По этому вопросу имеются единичные, краткие упоминания только в отечественной литературе. Так, Н.Н. Плотников и Л.К. Зерчанинов (1932) сообщили, что личинки описторхиса сохраняют жизнеспособность в физиологическом растворе в течение шести суток. А.И. Кротов (1961) считает, что оптимум pH для описторхисов лежит в пределах 5,9–6,3. В работах, касающихся клонорхисов, в качестве искусственной питательной среды использовалась среда 199 (Koeppli, Chu, 1937; Sun, 1969). Эта среда успешно использована и для культивирования других гельминтов: трихостронгилид, фасциол и эхинококков (Smith, Howkins, 1966; Eckert, 1967; Wikerhause, Cvetnik, 1967; Sun, 1969).

В исследованиях при описторхозе было испытано несколько сред для переживания половозрелых описторхов "in vitro": гидролизат лактальбумина, среда 199, гидролизат лактальбумина с культурой клеток Hela, раствор Рингера-Локка, раствор Рингера-Локка с добавлением 10% желчи, физиологический раствор при PH =7,2, физиологический раствор при pH =7,2 с добавлением 10% желчи (Кондинский, 1974).

Под наблюдением автора находилось 1440 особей половозрелых *O. felineus*. В каждую пробирку помещали 1 или 10 особей гельминта. Предварительно в пробирки после стерилизации разливали по 10 мл среды. Последующее сохранение гельминтов в средах осуществляли при температуре +37 °С (в термостате). Пробирки со средой и гельминтами закрывали пробками для предотвращения поступления атмос-

ферного воздуха и изменения pH среды. Сроки сохранения жизнеспособности гельминтов в какой-либо среде отмечали по мере отмирания отдельных особей и предельной выживаемости паразитов в отдельной среде. Смену среды не проводили.

Из испытанных сред наиболее благоприятной для содержания половозрелых *O. felineus* оказались гидролизат лактальбумина и среда 199, в которых гельминты переживали в течение месяца без смены среды.

Переживание гельминтов в искусственных средах не соответствует естественной жизнедеятельности их в организме хозяина. Поэтому для анализа данных, полученных при изучении каких-либо вопросов с использованием культивируемых паразитов, необходимы дополнительные сведения о функционировании гельминтов в искусственных средах.

Учитывая отсутствие сведений по характеристике функций половозрелых *O. felineus* при их культивировании, нами были поставлены опыты на 267 особях паразитов, полученных от кошек с естественной инвазией (в очаге описторхоза). Описторхисы были подразделены на две группы по длине тела: 1) крупные, полученные от двух кошек с интенсивностью инвазии 14 и 34 паразита, размером по длине 11–12 мм, и 2) мелкие — 6–7 мм, полученные от кошки с интенсивностью инвазии 302 паразита. Все взятые в опыт гельминты были половозрелыми с развитой маткой, наполненной яйцами. В каждую пробирку помещали 4 особи *O. felineus*.

Физиологическое состояние гельминтов оценивалось по следующим критериям: жизнеспособность, подвижность, наличие копуляции и интенсивность выделения яиц в окружающую среду. Жизнеспособность определяли по прекращению движения паразита при обычном наблюдении и прекращению моторики кишечника. Подвижность гельминта определяли по его "шевелению" (вытягиванию и подниманию передней части тела и передвижению по пробирке ("заползанию" на её стенки). Жизнеспособные *O. felineus* при благоприятных условиях существования весьма активны. При помещении их на питательный агар в центре чашки Петри при температуре +37 °С, они в течение часа концентрировались у края чашки. В условиях содержания в пробирках (при той же температуре), гельминты поднимались по стенке на 2–3 см.

Копуляцию определяли по парному соединению брюшными присосками в том случае, когда при встряхивании пробирки гельминтов нельзя было разъединить. Несмотря на то, что *O. felineus* — гермафродиты, копуляция между особями осуществляется. Аналогично этому, описана копуляция и у других гермафродитных трематод.

Подсчет количества выделившихся яиц производили "нарастающим итогом" по каждому интервалу культивирования гельминтов. С этой целью, при небольших количествах яиц (не более 200 в пробирке) производили подсчет числа яиц в камере Горяева, при большем их количестве яйца интенсивно перемешивали в 1,0 мл физиологического раствора, микропипеткой извлекали 0,1 мл, производили подсчет яиц в этом объеме и затем умножали на 10.

Оценку физиологического состояния гельминтов осуществляли в различных условиях: среда 199, физиологический раствор (pH=7,2), дистиллированная вода при температуре окружающей среды +4 и +37 °С (холодильник и термостат). Регистрацию показателей функциональной активности гельминтов про-

изводили через 1 ч, 3 ч, 12 ч, 24 ч и в последующем, на протяжении 20 суток — один раз в сутки. Дистиллированная вода использовалась как контроль среды, которая непригодна для переживания гельминтов в связи с низким осмотическим давлением,

В дистиллированной воде гибель *O. felineus* наступала примерно в течение часа (от 30 до 55 мин). Подвижность и копуляция отсутствовали при температурах +4 и +37 °С. За этот промежуток времени во внешнюю среду 4 особями паразитов было выделено (в среднем на одного паразита) при температуре +4 °С — 0,5 яйца, а при температуре +37 °С — 4,0 яйца. Мелкие гельминты погибали быстрее и выделяли во внешнюю среду меньшее число яиц.

В физиологическом растворе гельминты сохраняют свою жизнеспособность максимально до 16 суток, как при низкой, так и при высокой температуре. В течение первых 4 суток жизнеспособными было 99,5% паразитов. Активная подвижность сохранялась у гельминтов на протяжении всего срока наблюдений. Она была одинаковой при +4 и +37 °С, как у крупных, так и у мелких гельминтов. Копуляция отмечена у крупных и мелких гельминтов, содержащихся при температуре +37 °С в течение 24 ч. При +4 °С копуляция не происходила. Следует отметить следующий факт: копуляция зафиксирована при проведении эксперимента в апреле и отсутствовала в июле этого же года. Динамика выброса яиц во внешнюю среду была неодинакова в различные сроки наблюдения. Через 1 ч в среднем одна особь выделяла при температуре +4 °С — 0,2 яйца, через 3 ч — 0,5, через 12 ч — 1,0, через 24 ч — 295,5. При температуре +37 °С весь процесс осуществлялся более интенсивно: через 1 ч было выделено 6,5, через 3 ч — 10, через 12 ч — 3217 и через 24 ч — 3259 яиц.

В питательной среде 199 все показатели физиологического состояния *O. felineus* были более высокими. Жизнеспособность и активная подвижность отмечена у крупных и мелких описторхов на протяжении всего срока наблюдений (20 суток), как при низкой, так и при более высокой температуре. Копуляция также регистрировалась весной и только при температуре +37 °С, но на протяжении всего срока наблюдения. Выброс яиц во внешнюю среду в те же интервалы примерно соответствовал эксперименту в физиологическом растворе: 10,5 яиц через 1 ч, 27,0 — через 3 ч, 4375,5 — через 12 ч, и 1563,5 — через 24 ч.

Итак, можно говорить о некоторых тенденциях физиологических проявлений у половозрелых *O. felineus* при их содержании в средах: а) копуляция наблюдается в весенние месяцы, б) активизация выброса яиц во внешнюю среду происходит в промежуток времени между 3 и 12 часами.

Выявленная динамика физиологического состояния описторхов при культивировании может оказывать влияние на результаты различных экспериментальных работ с половозрелыми *O. felineus*. В частности, при изучении динамики проникновения и накопления бактерии брюшного тифа в организме половозрелых *O. felineus* при их совместном культивировании было выявлено, что интенсивное накопление бактерий осуществляется после 7 ч с начала совместного культивирования. Было показано, что культивирование *O. felineus* в пробирках, перекрытых пробками, сопровождается через 7 ч сменой аэробного типа дыхания на анаэробный.

Присутствие бактерий в культуральной жидкости, по данным разных авторов, неоднозначно (отрицательно, или положительно) действует на гельминтов.

Динамика показателей функционального состояния половозрелых описторхисов была проверена при их совместном культивировании с бактериями брюшного тифа в среде 199. Для контроля среды нами применен стерильный физиологический раствор с pH=7,2. В опыте использовано 368 особей половозрелых *O. felineus* и три культуры бактерий брюшного тифа, выделенные от хронических носителей в гиперэндемичном очаге описторхоза. Культуры были типичны для сальмонеллы тифи. Не музейные культуры относились к 46 фаготипу и 1-му биохимическому типу. Описторхисы были получены от естественно инвазированной кошки, 10-кратно отмыты физиологическим раствором и помещены по 4 особи в пробирки с 5 мл питательной среды или физиологического раствора. В каждую пробирку внесли 0,1 мл микробной взвеси бактерий брюшного тифа (18-часовая культура). Доза составила 50000 микробных тел на каждую пробирку.

В физиологическом растворе жизнеспособность *O. felineus* сохранялась в течение 9 суток (срок наблюдения) при температуре +4 °С, вне зависимости от культуры бактерии брюшного тифа, Однако при совместном культивировании со штаммом 17к2 через 3 суток жизнеспособными оказались лишь 30% от исходного количества гельминтов. С остальными культурами все гельминты были жизнеспособны. Повышение температуры до +37 °С усилило процесс отмирания *O. felineus*. Через 48 ч стала регистрироваться гибель гельминтов при совместном культивировании со штаммами 17к2 и 2к2, а через 4 суток и с культурой Ty_2 4446. На девятые сутки от исходного количества описторхисов при культивировании со штаммом 17к2 осталась одна треть, а с другими штаммами отмечалась полная гибель гельминтов. Активная подвижность всех *O. felineus* отмечена при +4 °С, вне зависимости от культуры бактерий. При +37 °С подвижность перестали регистрировать через 2 суток во всех вариантах. Копуляцию отмечали только в момент наблюдения 3-часовой экспозиции при +37 °С. Уже через 17 ч это явление не регистрировали. При температуре +4 °С, копуляция отсутствовала во все сроки наблюдений.

В среде 199 (более благоприятной для размножения бактерий брюшного тифа), копуляция гельминтов также была отмечена в момент наблюдения через 3 часа экспозиции при +37 °С и отсутствовала весь период наблюдения при +4 °С. Жизнеспособность и подвижность гельминтов сохранялись в течение всего эксперимента (9 суток) в условиях холодильника (+4 °С), при культивировании со всеми культурами бактерий брюшного тифа. Жизнеспособность сохранили и все гельминты. При температуре +37 °С, которая в большей степени способствует размножению бактерий, гибель гельминтов наступала уже через 17 ч совместного культивирования со всеми культурами бактерий.

Таким образом, присутствие бактерии брюшного тифа и продуктов их жизнедеятельности в среде 199 при температуре, приближающейся к температуре тела человека (+37 °С), заметно подавляло жизненные функции половозрелых *O. felineus*. Понижение температуры среды способствовало более длительному выживанию гельминтов. Очевидно, что наличие бактерий брюшного тифа в среде обитания половозрелых *O. felineus* далеко для них не безразлично.

Более близкие к естественным условия обитания половозрелых описторхисов можно воспроизвести при использовании желчных пузырей, извлеченных из кошек. С этой целью вскрытие кошек проводят также под эфирным (или тиопенталовым) наркозом. Проток желчного пузыря перевязывают, пузырь отсепаровывают и извлекают из брюшной полости. Изолированный пузырь на 5 сек помещают в раствор карболовой кислоты, затем извлекают и помещают в сосуд с питательной средой 199. Последующие испытания различных веществ (или бактерий на гельминтах) проводят при введении их шприцем в желчный проток (Кондинский, Звонарева, 1977).

Введение различных веществ и бактерий в желчный пузырь можно производить по методике Г.В. Кондинского и Г.Н. Звонаревой (1977), которая состоит в следующем.

С соблюдением правил асептики, у кошек под эфирным наркозом делают разрез кожи живота по средней линии от мечевидного отростка вниз длиной 6 см. Затем послойно проводят разрез до брюшины. Если через брюшину хорошо виден наполненный желчный пузырь, стерильным шприцем делают прокол брюшины и дна желчного пузыря (иглой для внутрикожных инъекций). Отсасывают 2–3 мл желчи и через эту же иглу (не вынимая её из желчного пузыря) вводят взвесь бактерий или испытуемого веществ объемом 0,5 мл. Если желчный пузырь не виден через брюшину, её рассекают, желчный пузырь извлекают, фиксируют и через его дно производят аналогичную манипуляцию. Затем разрез орошают раствором пенициллина в физиологическом растворе и послойно зашивают (кетгутом, шелком), Кожный шов обрабатывают йодом.

С помощью такой методики, в частности, было выявлено, что: а) желчь с клеточными элементами и слизью способствует удержанию бактерии брюшного тифа в желчном пузыре кошек и, возможно, является благоприятной средой для их размножения; б) при наличии *O. felineus* в измененной желчи бактерии брюшного тифа высеваются из гельминтов; в) при экспериментальном введении бактерий брюшного тифа в желчный пузырь кошек они не проникают в желчные протоки печени и в гельминтов, обитающих в них.

15. Паразитарные системы в условиях антропопрессии

Не включить эту главу в монографию было невозможно. Далее (в других разделах), на конкретных примерах, будет показано влияние факторов, связанных с деятельностью человека, на условия циркуляции *O. felineus* в различных очагах описторхоза, однако в этой главе хотелось бы поделиться некоторыми соображениями, относительно функционирования паразитарных систем в условиях антропопресии, так сказать, "посмотреть на проблему сверху".

15.1. Антропопрессия как составляющая экологии

Жизнь на Земле вступила в эпоху, которая характеризуется тесной взаимосвязью биосферы и человеческого социума. Для неё характерны активные воздействия человека на природные процессы и отрицательные последствия таких воздействий для окружающей среды.

Наиболее неблагоприятное воздействие на биосферу оказывают разнообразные типы загрязнений. В общем виде, причиной загрязнений служит увеличение уровня содержания в биосфере вредных веществ, неблагоприятное повышение температурного, радиационного, шумового фонов, напряженности электрических, магнитных полей, а также нарушения структурной организации биоценозов вследствие вселения несвойственных чужеродных организмов животного и растительного происхождения или нарушения природных связей организмов под воздействием небиологических агентов.

Все эти процессы являются следствием интенсификации хозяйственной деятельности человека (расширения промышленного и сельскохозяйственного производств, урбанизации, социально-демографической политики и т.п.). В результате техногенной деятельности образуются массы различных отходов, которые человечество, к сожалению, пока не способно полностью превращать в полезные формы энергии. Характер производимых загрязнений определяет разная природа их источников: физическое (тепловое, шумовое, электрическое, магнитное и пр.), химическое (токсические вещества), радионуклидное (облучение), биологическое.

Биологический тип загрязнений распознается труднее, различные его варианты обнаруживаются реже, а оценка их как факторов отрицательного воздействия на окружающую среду не столь однозначна, как при других типах загрязнений.

Агенты биологического загрязнения на суше, в стоячих и проточных водоемах чаще всего представлены свободноживущими одно- или многоклеточными

организмами: бактериями, грибами, водорослями и др. Состав их фауны (флоры) и численность отдельных видов, напрямую, как правило, связаны с поступлением в среду других поллютантов, особенно химический и органической природы. Убедительные примеры этого детально рассматриваются в монографии Ф. Рамада (1981).

Без всяких преувеличений можно сказать, что биологическое загрязнение свойственно средам всех основных сфер жизни. При этом, в одних случаях в роли "загрязнителей" выступают особи или популяции биологических объектов, в других — животные и растения — переносчики или распространители агентов других типов загрязнений.

Под собственно биологическим загрязнением среды следует понимать проникновение в естественный или искусственный биоценоз бионтов, способных в биоценозе необратимо трансформировать или подвергнуть полной деструкции состав, экологические и информационные связи исторически сложившихся сообществ организмов. Такие виды (представители местной фауны или вселенцы) способны быстро приспосабливаться к новым условиям обитания, обладают высоким темпом размножения, расселения или какими-либо иными экологическими преимуществами. Они подавляют или вытесняют из состава сообществ биоценоза отдельные компоненты. Сложность системных свойств биоценозов обусловливает и объясняет комплексность причины их загрязнений биологическими объектами.

Среди патогенных бактерий, грибов, отмеченных в качестве агентов биологического загрязнения, немало паразитических организмов, вызывающих опасные болезни человека, животных и растений на урбанизированных территориях. При этом в таких условиях многие эпизоотические и клинические параметры вызываемых ими паразитозов значительно меняются и отличаются (иногда очень значительно) от показателей численности естественных популяций возбудителей, состава их хозяев, природных путей циркуляции инвазии и прочее в естественных или подверженных незначительной антропогенной нагрузке биоценозах.

Дестабилизирующее воздействие человека на окружающую среду, особенно проявившееся во второй половине XX столетия, столь мощно и многогранно, что без учета его составляющей уже невозможно впредь оценивать фундаментальные изменения, происходящие в структурах и функционировании любых водных и наземных экосистем, а стало быть, и паразитарных систем, как их составляющих.

Антропопрессия может иметь большее или меньшее влияние на те или иные экосистемы, но она присутствует всегда, в особенности, если учитывать такие всеобъемлющие её факторы, как: кислотные дожди, антропогенное загрязнение морских и пресноводных, равнинных и высокогорных ландшафтов, воздуха, миграции населения, вынужденные изменения в миграции животных, интродукции видов животных и растений, опустынивание территорий, изменение водных режимов рек и т.д.

Иными словами, **антропопрессия стала составляющей экологии**. Собственно говоря, сейчас этого, пожалуй, никто и не отрицает. Всё дело в пропорциях и в нашем умении (точнее, пока в неумении) их количественно оценивать, в особенности, если мы пытаемся рассматривать антропопрессию как некий комплекс факторов, влияющих на ход эволюционных процессов.

В паразитарных системах изменения, происходящие под влиянием антропопрессии, касаются как характера взаимоотношений партнёров в паразитарных цепях (т.е., паразитических организмов и их хозяев всех категорий), так и паразитарных систем с элементами окружающей среды (Беэр, 2000, 2002, 2004).

15.2. Роль человеческого фактора в эволюции паразитарных систем

Роль человека (здесь лучше уточнить: человеческого фактора) в эволюции паразитарных систем следует рассматривать в двух временных аспектах. 1 — в *эволюционном*, оценивающем продолжительность периода коэволюции человека и того или иного вида паразита. При этом мы пытаемся получить ответы на вопросы: насколько длительным был период коадаптации паразита с человеком и насколько она (эта самая "взаимная адаптация"), при этом стала тесной. 2 — в *микроэволюционном*, определяющем темпы и глубину эволюционных изменений во взаимоотношениях (на популяционном уровне) паразит – хозяин, в исторический отрезок времени, под влиянием усиливающих своё влияние на окружающую среду факторов антропопрессии.

При таком подходе мы оцениваем роль человека как бы в двух ипостасях: как биологического хозяина паразитов и как "преобразователя природы", который может и не быть хозяином тех или и иных видов паразитов, но своей деятельностью опосредованно влияет на самые разные элементы паразитарных систем (Беэр, 1993).

Внутри этих двух позиций формируется круг весьма важных вопросов, связанных с пониманием роли человека в эволюции паразитарных систем:

1. На каком этапе эволюции конкретной паразитарной системы человек "подключился" к кругу окончательных (промежуточных) хозяев?

2. Какова была "стартовая позиция паразита", т.е. степень его "предрасположенности" к восприятию человека как хозяина на ранних этапах их совместной жизни?

3. Какова была продолжительность периода их коэволюции, и как глубоко при этом человек "проник в паразитарную систему" (успел стать основным, "несущим основной поток" инфекции (инвазии), хозяином и как широко в пределах ареала паразита это качество проявляется)?

4. В какой степени человек, становясь мощным фактором панмиктичности, способен стирать сформировавшиеся в геологическом прошлом изоляционные барьеры между популяциями паразитов (соответственно и между очагами паразитозов)?

5. Как (негативно, позитивно, неоднозначно для различных фаз развития паразитов) и с какой скоростью факторы нарастающей антропопрессии влияют на ход микроэволюционных процессов в популяциях паразитов и их хозяев всех рангов?

6. Можно ли говорить о существовании неких "противодействий" со стороны паразитов факторам деятельности человека, и если да, то каковы их направленность и эффективность?

7. И, наконец, в состоянии ли мы с достаточной надежностью прогнозировать изменения в паразитарных системах, происходящие под воздействием факторов антропопрессии, и как эти изменения способны повлиять на паразитарный фон территорий?

15.3. "Стартовый рейтинг" человека в начале совместной эволюции с паразитами

Можно уверенно утверждать, что "стартовый рейтинг" человека в начале его совместной эволюции не со всеми, но с большим числом видов паразитических организмов был достаточно высок, и подключаясь к их жизненным циклам (там, естественно, где такое подключение было "подготовлено" длительной коэволюцией паразитов и млекопитающих!), человек, в самом начале формирования паразитарных систем с его участием, начинал играть в них самую активную роль.

Скорее всего, сроки (этапы) таких подключений были различны. В одних системах человек включился в жизненный цикл паразита на ранних этапах своей эволюции, и его последующая коэволюция с паразитом успела достаточно далеко зайти.

К жизненным же циклам других паразитов он подключился сравнительно недавно, например, в голоцене, или даже в историческое время, и никакой тесной взаимной адаптации у паразита и хозяина (т.е. в данном случае — человека) еще не сформировалось.

Рассмотрим примеры паразитарных систем двух паразитов — гельминтов из класса трематод: живущего у нас в России **описторхиса** (*Opisthorchis felineus* Rivolta, 1884) — главного героя этой книги, и обитателей тропиков — **шистосом** (*Schistosoma haematobium* Bilharz, 1852, или *S. mansoni* Sambon, 1907).

Нет сомнений в том, что предрасположенность к паразитированию описторхиса в организме человека была обусловлена рядом факторов, среди которых особое значение имела полигостальность паразита в звеньях второго промежуточного и, что особенно важно, специфического дефинитивного хозяина с широким диапазоном возможностей (грызуны, насекомоядные, хищники, парнокопытные, ластоногие).

Человек, подключаясь к жизненному циклу паразита, предоставлял ему (по сравнению с грызунами, насекомоядными и мелкими хищниками, несшими "основной поток инвазии") существенные преимущества: надежную защиту; возможность существенно увеличить численность паразитов в организме одного хозяина и продолжительность жизни, прежде всего — репродуктивный период имагинальной жизненной формы (...сопоставим продолжительность жизни, например грызунов или насекомоядных, которые, находясь в основании трофической пира-

миды и обладая высокой численностью, по-видимому, несли "основной поток инвазии"... и человека).

Но с другой стороны, активную роль в циркуляции описторхиса человек стал играть сравнительно недавно, скорее всего в начале голоцена (около 15–20 тыс. лет назад). Поскольку человек медленно осваивал труднодоступные ландшафты Сибири, реальная продолжительность его массовых (*эволюционно значимых!*) контактов с возбудителем (по крайней мере, для этого региона) скорее всего, была еще меньше и не превышает 10–12 тыс. лет.

Если с этих же позиций и по этим же критериям оценивать шистосом, то, прежде всего, мы должны признать, что продолжительность периода коадаптации паразита и человека была где-то в 100 раз более длительной, т.е. на протяжении всего плейстоцена (около одного-полутора миллионов лет).

Причина, по-видимому, здесь проста: человеку гораздо легче и естественнее было вступить в массовый контакт с паразитом, пользуясь водой (личинки шистосом активно заражают человека в тех водоемах, где есть зараженные моллюски — промежуточные хозяева) на территориях с тропическим климатом, где удержаться от контактов с водой невозможно, чем включая в пищевые рационы рыбу определенных видов в труднодоступных и малонаселенных регионах палеарктики.

Попутно отметим еще одно существенное биологическое преимущество, предоставляемое человеком паразитам (для шистосом это имеет особое значение), — голые кожные покровы и относительную легкость проникновения через них церкарий возбудителя.

Вполне вероятно, что следствием более длительного (примерно на два порядка) периода коэволюции с человеком шистосом (по сравнению с *O. felineus*) явилось то обстоятельство, что окончательным хозяином шистосомы стал почти исключительно человек (хотя паразит и не утратил способности заражать некоторых животных). За сравнительно длительный период коэволюции произошла тесная адаптация шистосом к человеку. Однако, этого периода оказалось недостаточно для столь же полной адаптации человека к паразиту, поэтому паразитарную систему "шистосома – человек" всё же трудно назвать равновесной.

Аналогичную ситуацию можно наблюдать и во многих других паразитарных системах, например у мышечных паразитов — трихинелл (род *Trichinella*). У них в процессе сравнительно короткой совместной эволюции с человеком произошла (благодаря биохимическому сходству мышц свиньи, крысы и человека) адаптация паразита к человеку, но не успела сформироваться ответная адаптация. Поэтому трихинеллы для свиней сравнительно малопатогенны, а для человека могут быть смертельны.

Что касается *O. felineus*, то, как адаптация его к человеку, так и ответная, находятся в начальной стадии из-за слишком непродолжительного периода их совместной эволюции. При этом возможны разные варианты развития микроэволюционных процессов, например нельзя исключить, что адаптация хозяина к паразиту (в данном случае имеется в виду — человека в его популяциях, постоянно и длительно употребляющих рыбу, скажем у коренных жителей Европейского Севера и Западной Сибири, (т.е. в пределах ареала *O. felineus*), обгонит адаптацию паразита к хозяину, что выразится в уменьшении патогенности паразита к человеку в таких популяциях.

Было показано (Крылов, 1991), что в процессе эволюции у описторхид выработалось свойство, способствующее поддержанию вида: стимуляция пролиферации выстилки билиарного дерева, а для реализации этого феномена — ускоренное обновление коллагена. Выводы были получены в экспериментах на животных (мышах, кроликах, ондатрах и др.), однако, по мнению автора, это явление способствует формированию холангиоцеллюлярного рака печени у человека.

Казалось бы, для паразита это "минус", поскольку увеличивает вероятность гибели хозяина, однако здесь нет противоречий, и такой факт лишь подтверждает эволюционно более тесную связь паразита и грызунов. В системе "описторхис — грызун" это свойство "полезно" для паразита, но практически нейтрально для хозяина, т.к. у грызунов за короткий отрезок жизни не успевает развиться рак печени, вызываемый этим фактором. Другое дело — человек, для которого этот процесс имеет высокую степень патогенности (значительно более высокую, чем для исторически гораздо более древних хозяев описторхиса — грызунов).

Причина медленно развивающейся адаптации описторхиса к человеку, как впрочем и к любому окончательному хозяину, кроется в сложном трехчленном жизненном цикле паразита и полигостальности на стадиях дополнительного и окончательного хозяев. Это затрудняет стабилизацию любых признаков паразита, связанных с каким-либо одним хозяином, и расширяет генетическую комбинативность вида.

Итак, напрашивается важный вывод: *человек, ввиду своей относительной эволюционной молодости* (разумеется, при условии, что продолжительность эволюции человека на планете рассматривается с классических позиций...), *просто не успел образовать ни с одним из паразитических организмов равновесной системы, и все паразиты (разумеется, в разной степени) для него патогенны.*

Для многих млекопитающих, которые наряду с человеком и сейчас продолжают выполнять роль окончательных хозяев для своих паразитов, но эволюционировали совместно с паразитами гораздо дольше, те же самые возбудители менее патогенны, а паразитарные системы — более равновесны.

15.4. Факторы антропопрессии могут оказывать однотипное или же различное воздействие на паразитарные системы

Паразитологами мира накоплена большая информация относительно изменений паразитарной обстановки под влиянием разнообразных факторов антропопрессии, однако работ по анализу воздействия факторов, связанных с деятельностью человека, на процессы микроэволюции сочленов паразитарных систем (и микроэволюции систем в целом) крайне мало. Например, было показано (Икрамов, 1992), что в условиях антропопрессии в горных экосистемах Узбекистана, при ин-

тенсивном многолетнем развитии орошаемого земледелия, происходят заметные изменения в тех паразитарных системах, где хозяевами ряда цестод, скребней и нематод являются жуки чернотелки и навозники. Эти изменения касаются обеднения фауны гельминтов и паразитарной сукцессии. С точки зрения автора, этот пример позволяет считать, что микроэволюция гельминтов гетероксенного типа развития в условиях даже сравнительно умеренной антропопрессии сопровождается жестким отбором видов, идущих по пути адаптации к экстремальным условиям, связанным с хозяйственной деятельностью человека.

Увы, но такие наблюдения лишь с натяжкой можно считать примерами микроэволюционных изменений сочленов паразитарных систем на популяционном уровне, происходящих под влиянием антропопрессии. По-видимому, доказательных фактов, свидетельствующих о темпах микроэволюции паразитарных систем под влиянием антропопрессии, вообще пока нет, и мы вынуждены размышлять об этих процессах, полагая, что фактический материал появится в будущем и скорректирует наши прогнозы.

Можно уверенно полагать, что особенно мощное, а главное — разностороннее, влияние факторов антропогенного воздействия испытывают на себе паразиты со сложными циклами развития, проходящими со сменой нескольких (часто принципиально различных) фаз развития, среди которых есть и свободноживущие фазы, например многие биогельминты, в том числе *O. felineus*.

Для паразитов со сходным характером взаимоотношений их облигатных специфических хозяев с элементами внешней среды, влияние факторов антропопрессии будет более или менее однотипным (например, для многих трематод, и их паразитарных систем), однако воздействие одних и тех же факторов среды на разные паразитарные системы может быть принципиально различным или даже прямо противоположным. Например, прогрессирующая деструктивная сукцессия фитоценозов и дистрофизация мелководных зон водохранилищ (как следствие нарушения гидрологического режима рек) может, с одной стороны, способствовать развитию возбудителя малярии, а с другой — тормозить развитие возбудителя описторхоза. Здесь сказывается различное влияние заболачивания на популяции переносчиков малярии (комаров, для которых загнивающие мелководья — "плюс") и промежуточных хозяев описторхиса (переднежаберных моллюсков, для которых такие мелководья — "минус").

На отдельные звенья паразитарных систем оказывают влияние многочисленные и самые разнообразные факторы антропопрессии. Среди этого разнообразия хотелось бы выделить следующие группы:

— миграционные потоки населения, стирающие изоляционные барьеры между популяциями паразитов и способствующие панмиктичности генофондов таких популяций;

— широкомасштабное гидротехническое строительство с его колоссальным дестабилизирующим влиянием на экосистемы;

— комплекс факторов, связанных с интенсификацией производства и потребления разнообразных продуктов питания и питьевой воды;

— урбанизация и формирование мегаполисов, где тесно и в самых причудливых формах переплетаются негативные сочетания экологических и социальных деформаций.

15.5. Факторы антропопрессии — нарушители устойчивости паразитарных систем

Количественные изменения в каждой из составляющих устойчивости паразитарных систем (а, тем более, одновременно в нескольких) ведут к колебаниям уровней, нарушающим устойчивость паразитарных систем, которые в природных нетрансформированных биоценозах, в принципе, должны восстанавливаться за счет процессов саморегуляции. Однако *кардинальные* изменения в биоценозах могут приводить к постоянной или временной утрате устойчивости, т.е. к разбалансированности систем.

В этой связи важно понимать, что биологические механизмы регуляции протекают в окружающей среде, которая, в свою очередь (особенно со второй половины XX столетия), подвержена мощным факторам антропопрессии. Под воздействием этих сил, механизмы регуляции, поддерживающие устойчивость паразитарных систем, сами могут претерпевать глубинные изменения.

Из всего этого следует важный вывод о том, что в урбанизированных экосистемах практически любая паразитарная система, вне зависимости от того, участвует в ней человек как специфический (факультативный) хозяин паразита или нет, *должна рассматриваться и оцениваться в комплексе с социальными факторами и техногенными загрязнениями, т.е. "вместе с человеком"*. Мы это уже отмечали и считаем не лишним здесь повторить.

Человек не только как биологический хозяин паразитов, выступающий таковым в большом числе паразитарных систем, но и как "преобразователь природы", своей хозяйственной деятельностью нарушает многие функциональные связи, сложившиеся внутри контуров ещё большего числа паразитарных систем, например, способствуя принципиальным изменениям численности хозяев паразитов в биоценозах или влияя на другие составляющие устойчивости, скажем, препятствуя процессам передачи возбудителя. Под воздействием факторов антропопрессии колебания уровней могут оказываться настолько существенными, что реально способны приводить к разбалансированности эволюционно сложившихся взаимоотношений паразитов со своими хозяевами.

В терминах системного анализа, (Черкасский, 1986; Беэр, 1998; Ройтман, Беэр, 2004) "шумами" (помехами) могут являться сигналы от вмешательства в функционирование экосистем социальных факторов, возникающие при активизации любых форм антропопрессии.

В этой связи, можно допустить, что на экосистемном уровне социальные факторы в урбанизированных экосистемах выступают почти исключительно как "шумы", способные искажать информацию, циркулирующую в экосистемах, находящихся как внутри "ядер урбанизации" (в первую очередь), так и в промежутках между ними.

Некоторые из составляющих устойчивости (рис. 79, цифры соответствуют приведенным выше в тексте) в трансформированных под влиянием антропопрессии экосистемах (например, в условиях мегаполисов, зонах военных конфликтов, зонах влияния крупных гидросооружений и др.) испытывают особенно резкие количественные колебания (1, 4, 5, 6), одним из вариантов которых может явиться

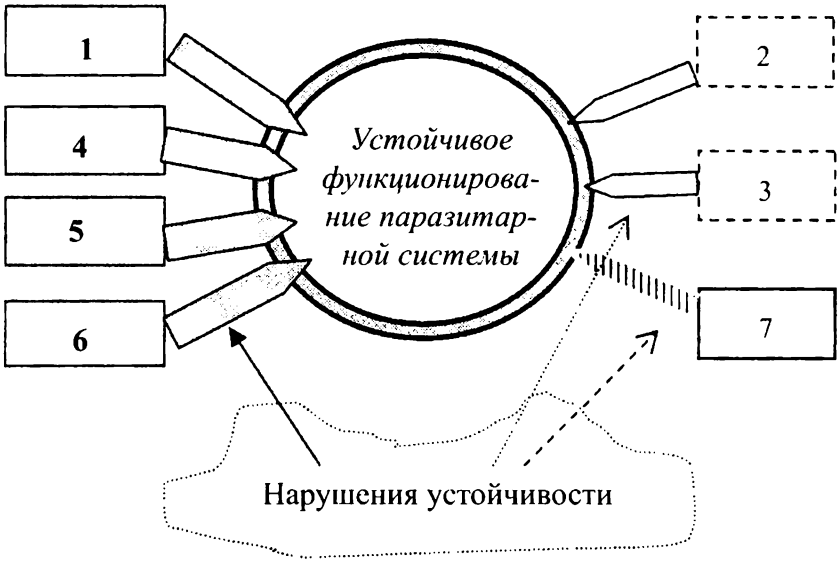


Рис. 79. Составляющие устойчивости паразитарных систем.
Составляющие (1, 4, 5, 6) устойчивости паразитарных систем, прежде всего определяемые изменениями условий окружающей среды и в наибольшей степени испытывающие резкие количественные колебания ("сравнительно легко улавливаемые" специалистами) в экосистемах мегаполисов; составляющие (2, 3), связаны прежде всего с изменениями внутренней среды организмов паразитов и их хозяев; составляющая "7" — связана с комплексными структурными изменениями в биоценозах.

прекращение поддержания устойчивости паразитарной системы. Именно в этих составляющих, с наибольшей вероятностью (и в эволюционном смысле — "ранее остальных"), могут происходить изменения, проявляющиеся в нарушении устойчивости. Такие изменения могут сравнительно легко улавливаться специалистами.

Составляющие "2" и "3" прежде всего связаны с изменениями внутренней среды паразитов и их хозяев на различных уровнях организации (прежде всего на молекулярно-генетическом, клеточном, тканево-органном, организменном), и для нарушений устойчивости паразитарных систем, обусловливаемых изменениями этих составляющих, требуется в эволюционном смысле длительное время, значительно превосходящее по продолжительности период непрерывного дестабилизирующего воздействия факторов антропопрессии. Наличие таких изменений можно предполагать, но трудно доказывать (за исключением, скажем, популяционных изменений, улавливаемых с помощью современных генетических методов, например PCR-анализа).

Составляющая "7" обусловлена комплексными структурными изменениями в урбанизированных биоценозах. Связанные с воздействием этой составляющей нарушения устойчивости, вероятнее всего, могут проявиться в историческом масштабе времени (в пределах нескольких десятилетий) дестабилизирующего влияния факторов антропопрессии. Образно говоря, специалисты "в состоянии их заметить и оценить".

По-видимому, не будет большим преувеличением отметить, что на современном историческом этапе (скажем, с конца XIX столетия), темпы эволюционных процессов, протекающих в паразитарных системах, ускорились. Более того, меняется характер их *энтропии*, что обусловливается мощным и, в то же время, *разновекторным* (!) воздействием на компоненты паразитарных систем антропогенных факторов. Из более или менее упорядоченных (сбалансированных), что было достигнуто длительной коэволюцией биологических сочленов паразитарных систем, они превращаются в хаотичные (разбалансированные), что способствует торможению процессов естественной коадаптации паразитов и их хозяев (Беэр, 1993, 1998, 2004).

При устойчивом функционировании паразитарной системы, как и любой биологической системы вообще (если использовать в характеристике устойчивости термодинамический подход), имеет место постоянное понижение энтропии (в противовес постоянно увеличивающему энтропию действию среды). Отклонение от этого процесса можно трактовать как уменьшение упорядоченности системы, ведущему к распаду её структуры, т.е. к потере устойчивости.

В заключение этого раздела хотелось бы подчеркнуть три момента:

1. Рассуждая об эволюции паразитов, мы обязательно должны иметь в виду процессы, протекающие в популяциях не только самих паразитов, но и их хозяев всех категорий (иными словами, процессы, определяющие эволюцию всех биотических составляющих паразитарной системы). Изменения в характере популяций хозяев, особенно когда ведущая роль дефинитивного хозяина переходит к человеку, или же он, не являясь биологическим хозяином, своей хозяйственной деятельностью дестабилизирует профиль популяций других хозяев, способны вести к изменениям в популяциях паразитов.

2. Паразиты, опережая в темпах эволюцию хозяев, в состоянии как бы *"мостить себе эволюционную тропу"*, часто существенно меняя в свою пользу основные биологические параметры популяций хозяев. Здесь достаточно много примеров, мы приведем только один. Резистентность к трематодным инвазиям некоторых моллюсков — промежуточных хозяев шистосом — послужила отправной точкой больших надежд на создание генетического метода борьбы с трематодозами. Полагали (Rollinson, Anderson, 1984), что внесенные в популяции резистентные особи вытеснят восприимчивых и коренным образом изменят профиль популяций. Однако, всё произошло как раз наоборот. Гораздо большую жизнеспособность проявили именно инвазированные моллюски. Они как бы "задавали тон" в популяциях и, получая ряд биологических преимуществ от паразитов (например, стимуляторы роста), выживали сами и "программировали" общевосприимчивость популяций к трематодам.

3. Среди всех возможных хозяев паразитов только человек способен целенаправленно бороться с ними и вызывать их активное ответное сопротивление, что сказывается на ходе микроэволюции паразитов в их популяциях (например, на формировании лекарственноустойчивых демов). Другое дело, что продолжительность периода активной борьбы с паразитами в эволюционном смысле ничтожна. Тем важнее отметить тот факт, что даже за такой короткий период времени некоторые паразиты (например, малярийные плазмодии) "научились" противостоять агрессии человека. Это может свидетельствовать о высоких темпах микроэволюционных процессов в популяциях паразитов.

16. Влияние антропогенной трансформации водной среды на условия циркуляции *O. felineus*

Возрастающее влияние деятельности человека на природные ландшафты сказывается на напряженности эпизоотического процесса при описторхозе. Прежде всего, это касается изменений в условиях обитания и инвазированности моллюсков. Популяции моллюсков первых промежуточных хозяев *O. felineus* в большинстве случаев приурочены к пойменно-речным системам, которые в настоящее время интенсивно осваиваются человеком. При этом проводятся широкие мелиоративные работы, ведется распашка пойменных лугов, происходит увеличение площадей выпаса скота, создание агропромышленных комплексов, строительство различного рода гидротехнических сооружений. Характер и степень влияния деятельности человека на изменение условий мест обитания моллюсков разнообразны и неоднозначны по своему эффекту (Беэр, 1982; Поцелуев, 1985, 1987, 1991; Ожерельев, Поцелуев, 1987).

На многочисленных примерах, полученных в разных ландшафтных зонах Западной Сибири, Южного Зауралья, Украины и Казахстана, были исследованы особенности экологии первых промежуточных хозяев *O. felineus*.

Долгое время считалось, что моллюски рода *Codiella* в природных водоёмах Среднего Приобья становятся активными при температуре воды +10...15 °С, т.е. где-то в конце мая – начале июня. Таким образом, активный период жизнедеятельности моллюсков (т.е. период, когда они "эпизоотически значимы"), оценивался приблизительно в 2,5–3 месяца (вторая половина июня – август). Прекращение их активности в летне-осенний период, определяет, прежде всего, не температурный режим, а пересыхание пойменных биотопов и изменения их гидрорежима. Затем было доказано, что моллюски в редких случаях могут выходить из состояния анабиоза значительно раньше ранее предполагаемого срока, где-то в конце марта – начале апреля. При этом увеличивается и продолжительность их участия в эпидпроцессе, причём, что особенно существенно, в принципиально важный период формирования церкарий в моллюсках, которые заразились летом предыдущего года и перезимовали с возбудителем на стадии спороцисты.

Существенной для прогнозирования сроков массового заражения дополнительного хозяина (рыб семейства карповых), является связь сроков выхода церкарий (в весенний и летний период) со сроками отшнуровывания пойменных водоёмов от рек. Эти сроки различны в разных широтных зонах Западной Сибири, Южного Зауралья и Казахстана.

Существование в популяциях моллюсков особей, обладающих ранней активностью (при условии их инвазирования в предыдущем году), способствует раннему выходу церкарий и, таким образом, "гарантированному" (высоковероятному) заражению рыбы, что особенно существенно в южных регионах Приобья и на левых притоках Днепра.

На характер распространения моллюсков и их численность существенное влияние оказывает ширина речной поймы, а также высота и продолжительность паводка. С одной стороны, это в известной степени объясняет причины увеличения напряженности эпидпроцесса при описторхозе в Обь-Иртышском бассейне в направлении — "к низовьям притоков" (т.е. к руслу Оби) и даёт возможность выделять территории максимально благоприятные для циркуляции возбудителя. С другой стороны, это свидетельствует о цикличности процессов, обеспечивающих оптимальные условия существования популяций моллюсков. Далеко не ежегодно в пойменных коридорах рек создаются условия благоприятные для развития моллюсков и наиболее благоприятными в этом отношении являются многоводные годы.

Фактор обновления воды в пойменных водоёмах, нивилирующий процессы заболачивания и отвечающий общеэкологическим требованиям моллюсков, позволяет оценивать равнинные территории Западной Сибири, Южного Зауралья и Казахстана о точки зрения их пригодности для обитания *Codiella* не только по отдельным составляющим гидрорежима (кислород, жесткость, ионы трехвалентного железа, хлориды, сульфаты, нитраты, гуминовые кислоты, и т.д.), которые трудно оперативно получать, но и по интегральному критерию — "характер паводка", имея в виду, его объём и продолжительность.

Было показано, что между признаками "плотность популяций" моллюсков и "степень их инвазированности" существует положительная корреляция (Поцелуев, 1991). Не удалось установить минимальный предел плотности популяций моллюсков, ниже которого их заражение не происходило бы вследствие малой вероятности контактов с инвазионным материалам. Однако очевиден тот факт, что большая плотность популяций способствует большей вероятности заражения моллюсков. В популяциях с высокой плотностью (свыше 100 экз./м^2) инвазированных особей больше, нежели в популяциях с низкой плотностью (например, до 10 экз./м^2).

Мы не обнаружили (в Приобье и Приднепровье) какие-либо виды растений, которые могли бы служить индикатором присутствия или отсутствия популяций моллюсков в биоценозах. Наличие *Codiella* в биотопах и плотность их популяций, по всей видимости, не зависит от видового состава водных растений, разумеется за исключением синезелёных водорослей, отрицательно влияющих на многих животных в водных биоценозах. Положительным фактором, свидетельствующим о "благополучии" популяции *Codiella,* является малая плотность зарастания водоёма макрофитами и наличие определенных типов растительных ассоциаций, например, мелколиственные виды (элодея, некоторые виды рдестов и др.) в сочетании с осоками и умеренным зарастанием крупными макрофитами (тростник, рогоз, камыш и др.). Такие условия являются признаком пригодности водного биотопа к обитанию многих гидробионтов, сходных по экологическому спектру с *Codiella.* "Разнотравие", богатство видового состава водных растений, умеренность зарастания и богатство сопутствующей фауны гидробионтов, отсутствие биологических загрязнителейй — вот, пожалуй, интегральный показатель, свидетельствующий о пригодности водоёма для длительного существования популяции *Codiella.*

16.1. Факторы деятельности человека, влияющие на изменение условий обитания моллюсков

Как правило, влияние деятельности человека на изменение условий обитания моллюсков не может быть оценено исключительно как "негативное" или как "позитивное". Один и тот же фактор выступает в большей или меньшей степени как негативный или как позитивный в зависимости от целого ряда причин (рис. 80).

Серьёзное влияние на изменение условий мест обитания первых промежуточных хозяев *O. felineus* и передачу возбудителя оказывают малые и средние гидротехнические сооружения (малые и средние одиночные или каскадные водохранилища, рыборазводные пруды, каналы, ирригационные и дренажные системы). Некоторые из них способствуют формированию условий, пригодных для обитания моллюсков (например, некоторые типы водохранилищ и каналов), другие, напротив, создают неблагоприятные условия для их жизнедеятельности (рыборазводные пруды, ирригационные и дренажные системы и др.), в них, как правило, не формируются популяции моллюсков высокой плотности.

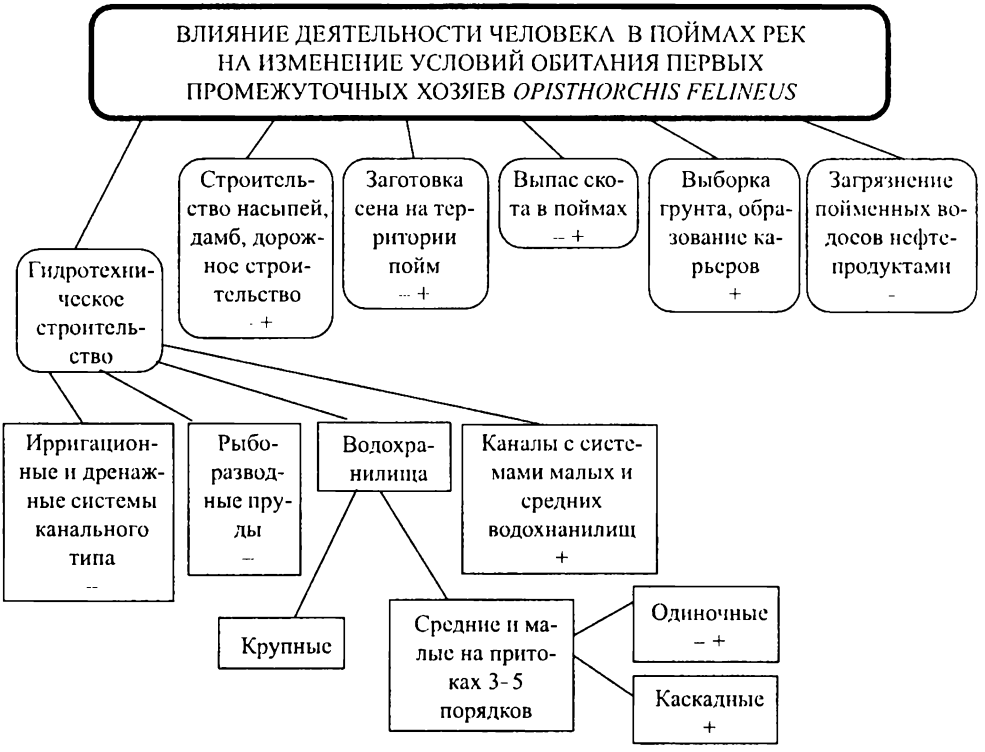


Рис. 80. Факторы деятельности человека, отрицательно (-) или положительно (+) влияющие на изменения условий обитания моллюсков — первых промежуточных хозяев возбудителя описторхоза.

Каскадные водохранилища, имеющие систему пропусков. К ним относятся небольшие равнинные реки, зарегулированные системами плотин, в которых могут существовать популяции моллюсков малой плотности прибрежно-ленточного типа. Постройка плотин с системами пропусков резко меняет гидрорежим рек, которые могут распадаться на отдельные плесы и существовать в виде малых водохранилищ. Течение заметно ослабевает, но обновление воды все же происходит, что препятствует процессам заболачивания и создает относительно благоприятные условия для формирования соответствующих фитоценозов (элодея, роголистник, рдесты, стрелолист, сусак зонтичный и др.). Здесь же могут формироваться и длительное время существовать популяции первого промежуточного хозяина *O. felineus* высокой плотности. *Пример:* река Ик в Белозерском р-не Курганской области. Плотность популяций *Codiella* в русловых участках колеблется от 9 до 20 экз./м^2, в акваториях же малых водохранилищ, она доходит до 500 экз./м^2.

Каналы с системами малых водохранилищ. В них происходит постоянное обновление воды. Однако в первые годы после заполнения накопительных водохранилищ, популяции моллюсков могут подавляться вследствие серьезных экологических изменений. В последующие годы на мелководных участках вдоль береговой линии формируются фитоценозы с умеренной степенью зарастания макрофитами (камыш, рогоз, тростник) и с преобладанием мелколиственной водной растительности (элодея, рдесты, уруть и др.). Таким образом, создаются благоприятные условия для существования популяций моллюсков. В то же время, в результате пуска и эксплуатации таких гидросооружений, может происходить резкое изменение гидрорежима. Падает уровень воды, уменьшается продолжительность и высота паводков и т.д., что способствует, в конечном итоге, созданию условий для уменьшения плотности популяций моллюсков и их расселению в руслах рек. *Пример:* гидросооружения в бассейне р. Тобол (Курганская и Тюменская области); канал Иртыш-Караганда (на территории Павлодарской и Карагандинской области). Интересен факт обнаружения моллюсков на галечном дне, на камнях и отвесных скалах, где нет высшей водной растительности, но имеется налет низших водорослей, служащих питанием моллюсков.

Основным фактором, регулирующим изменения фауны и флоры в районах функционирования гидротехнических объектов, является плотина. При затоплении искусственных водоемов выше плотины, уничтожаются пойменные биоценозы, ниже — они существенно трансформируются. На прилегающих территориях почвы могут засоляться, вдоль крупных каналов и водохранилищ могут появляться фильтрационные озера со своеобразным комплексом околоводных растений и животных. В таких искусственных водоемах возникают новые условия для обитания водных животных.

В литературе слабо отражены вопросы влияния последствий создания малых гидротехнических сооружений на распространение и пораженность первого промежуточного хозяина *O. felineus*, тем более, что малые водохранилища наиболее многочисленны и трудно поддаются учёту. Подробно роль гидротехнических сооружений на изменение мест обитания моллюсков, их численность и степень инвазированности, была описана А.Н. Поцелуевым (1991). По малым гидротехничес-

ким сооружениям, как правило, нет разработанных и утвержденных ТЭО, не проводится регулярный учет численности моллюсков и других гидробионтов. Вместе с тем, их роль в изменении ситуации по описторхозу (прежде всего в отношении первых промежуточных хозяев — моллюсков), несомненно, велика.

Неоднозначное влияние на жизнедеятельность моллюсков в пойменных водоёмах оказывает такая деятельность человека, как регулярное скашивание травы на пойменных лугах. С одной стороны, это ведёт к осушению территории поймы, изменению почвенного покрова и постепенной сукцессии фитоценозов в сторону увеличения видов луговой растительности, что препятствует заболачиванию пойменных водоёмов и способствует созданию условий, благоприятных для *Codiella*. Этому же способствует оставление "бордюров" из нетронутой растительности вокруг пойменных водоёмов.

Если же скашивание происходит полностью (без "бордюров"), это способствует быстрейшему пересыханию пойменных водоёмов и сокращению численности моллюсков, вплоть до полного исчезновения популяций. Пойменные луга являются источником обильного корма для скота, и объём заготовок травы на их территориях нарастает. Полное выкашивание береговой растительности способствует снижению численности моллюсков в близ расположенных водоемах.

Росту численности моллюсков в пойменных водоёмах способствует также выпас скота на территории поймы (вследствие изменений характера растительности, вытаптывания береговой зоны и фекального загрязнения водоёма). Этот фактор, также как и влияние сенокосов, имеет свою положительную и отрицательную стороны. Чрезмерное загрязнение пойменных водоёмов фекалиями и мочой скота (например, в местах водопоя), т.е. увеличение концентрации нитритов и нитратов, ведут к резкому сокращению численности моллюсков.

В результате интенсивной деятельности человека в пойме может происходить как бы её "окультуривание". Это способствует не только увеличению численности моллюсков (в целом, несмотря на некоторые контрпримеры, это так), но и общей интенсификации эпизоотического процесса при описторхозе в пойменных террасах, например, вследствие большей доступности рыбы (при пересыхании биотопов) для диких плотоядных животных и гидрофильных грызунов.

Строительство насыпей, дамб, земляных плотин в сочетании с загрязнением биотопов бытовыми и хозяйственными отходами, как правило, приводит к созданию неблагоприятных условий для обитания моллюсков и их полному исчезновению. В то же время, в ряде случаев, в каскадных водохранилищах, разделённых дамбами и плотинами, снабженными системами пропусков, препятствующими процессам заболачивания, создаются условия, благоприятные для *Codiella*.

Часто созданию биотопов, пригодных для обитания моллюсков, способствует выборка грунта на территории поймы для нужд строительных работ. Образующиеся карьеры во время весенних разливов заполняются водой, зарастают и в течение 5–7 лет превращаются в водоёмы отвечающие условиям обитания *Codiella*. Численность моллюсков там быстро растет.

Такие формы деятельности человека на пойменных территориях, как строительство дорог, мостов, промышленных объектов, не могут не сказаться на существующих природных ландшафтах. Ошибки в строительстве, неправильная эксплуатация гидротехнических объектов могут приводить к расчленению водоемов на неравнозначные по экологическим условиям участки и созданию отдельных акваторий, где не происходит обновления воды. В результате этого, в них проявляется ярко выраженная дистрофность, характеризующаяся разложением взвешенного и донного детрита, наличием обильного черного ила, малой прозрачностью и темной окраской воды, наличием запаха сероводорода и зарастанием болотной растительностью. Часто эти водоемы, находящиеся в непосредственной близости от населенных пунктов, становятся местами свалок промышленных и бытовых отходов. Такие водоемы, как правило, становятся непригодными для обитания первого промежуточного хозяина *O. felineus*.

Загрязнение водоёмов нефтепродуктами оказывает заметное отрицательное воздействие на распространение и численность популяций моллюсков. Здесь нет исключений, и нет вариантов, при которых это воздействие имело бы положительный эффект.

Таким образом, мы постоянно сталкиваемся с примерами изменений показателей плотности популяций моллюсков и инвазированности их трематодами (в очагах описторхоза эти показатели тесно связаны), вследствие нарушения экологического равновесия в природных водоёмах, вызванного деятельностью человека. Сейчас уже практически невозможно рассматривать вопросы экологии моллюсков "в чистом виде". Сравнивая показатели численности моллюсков, их поведения, инвазированности и т.д., неизбежно приходится учитывать ту или иную степень давления факторов антропопрессии.

16.2. Пример влияния антропогенной трансформации на условия циркуляции *O. felineus*

Односезонные наблюдения в очагах описторхоза не дают необходимой информации, относительно динамики циркуляции возбудителя. Только при многолетних мониторинговых исследованиях можно понять причины трансформации водных биоценозов, влияющие на изменения в популяциях первых промежуточных хозяев *O. felineus*.

В период 1982–1988 гг., мы исследовали динамику численности популяций моллюсков рода *Codiella* и их инвазированности *O. felineus* на фоне изменений общей экологической обстановки в пойменно-русловых биоценозах р. Ворсклы (левый приток Днепра), в одном из наиболее напряженных очагов описторхоза в Украине (пос. Добрянское, Великописаревского района, Сумской области) (Беэр и др., 1990).

Обследовали пойменно-русловую территорию площадью примерно 17 км^2. Русловая зона и территория первой пойменной террасы Ворсклы были разбиты на 170 участков. В каждом из них проводили поиск моллюсков, регистрировали характер высшей водной растительности (видовой состав и степень зарастания), за-

болоченность, заиленность грунтов, скорость течения. При обнаружении популяций *Codiella,* определяли плотность, возрастной состав моллюсков и их инвазированность личинками трематод, в том числе *O. felineus.*

Популяции моллюсков относились к типам "1": сплошные, равномерные по всей площади малых пойменных водоемов и "3": русловые прибрежные и сплошные, с выраженными популяционными группировками (см. раздел 9.9).

В 1982 г. (в начале мониторинга) на обследованной территории было выявлено 13 популяций *Codiella* (4 — русловых и 9 — пойменных), с максимальной плотностью до 40 экз./м^2 в русловых и до 120 экз./м^2 в пойменных популяциях. Моллюски, инвазированные О. *felineus* с экстенсивностью инвазии 5,6±1,3%, были обнаружены в популяциях высокой плотности (рис.81).

В последующие годы закономерно снижалось число популяций и инвазированность в них моллюсков. В конце мониторинга (1988 г.), было выявлено только 3 популя-

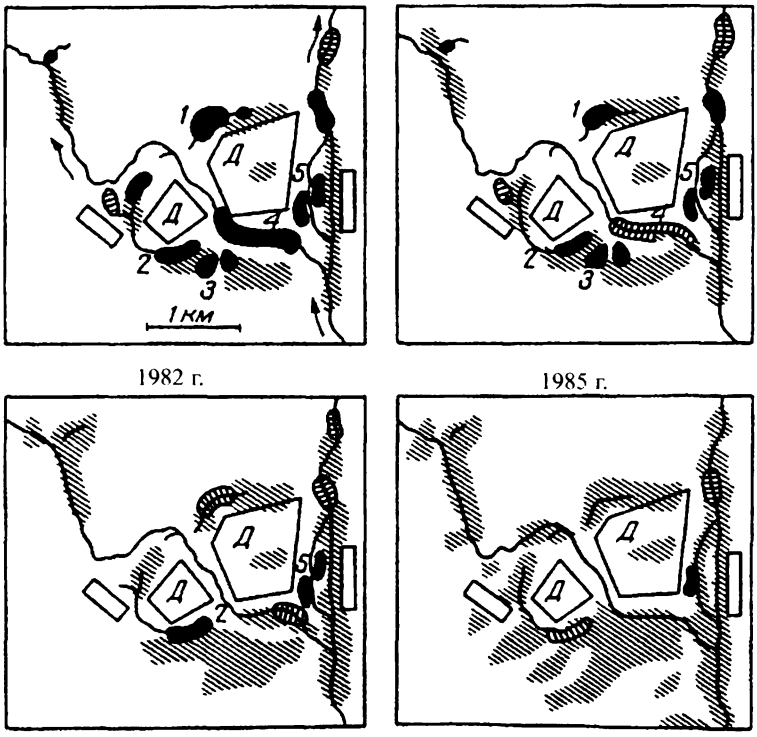


Рис. 81. Динамика популяций моллюсков *Codiella* (участок р. Ворскла в р-не поселка Добрянское Сумской обл. Украины. Д — схема пос. Добрянское. Области черного цвета — популяции моллюсков высокой плотности (30 и более экз./м^2); заштрихованные области — популяции моллюсков средней и низкой плотности (5–20 экз./м^2); 1–5 — популяции в которых обнаружены моллюски инвазированные партенитами *O. felineus*; штриховка — русловые и пойменные территории, занятые крупными макрофитами (тростника, рогоза, аира).

ции *Codiella* низкой плотности, и особей, инвазированных *O. felineus*, в них не было обнаружено.

Уменьшение численности моллюсков в популяциях связано с интенсивными процессами зарастания пойменно-русловой территории макрофитами (прежде всего рогозом и аиром) и прогрессирующей дистрофизацией пойменных водоемов и рукавов р. Ворсклы. С целью изучения этого явления, мы анализировали изменения водных фитоценозов.

На исследованной территории регистрируются 5 типов зарастания русловой зоны р. Ворсклы, свойственные и многим другим малым рекам Украины (Сулы, Сейма, Хорола и др.) (рис. 82).

1. Берега реки без сплошных зарослей крупных макрофитов. Тростник, аир, рогоз образуют редкие куртины с умеренной плотностью зарастания. Редки мелколиственные макрофиты, стрелолист и нимфеи. Встречаются участки, лишенные растительности, с преобладанием песчаных грунтов. Скорость течения высокая (до 100 см/сек и более). Моллюски *Codiella* могут образовывать редкие популяции низкой плотности (до 5 экз./м^2); на участках лишенных растительности — отсутствуют.

2. Вдоль береговой линии часты куртины тростника, аира, рогоза с умеренной плотностью зарастания. Центральная зона русла свободна от зарастания макрофитами. В прибрежной полосе часты рдесты, элодея, стрелолист, сусак и др. Скорость течения не превышает 80 см/сек, в прибрежной полосе — 40–45 см/сек. Моллюски *Codiella* могут образовывать прибрежные ленточные популяции средней и высокой плотности (до 30 экз./м^2 и выше).

3. Площадь тростниковых подпор, перегораживающих русло, незначительна (до 500 м^2). Вдоль прибрежной полосы часты куртины аира и рогоза. Скорость течения (по сравнению с типами 1 и 2) замедлена (не превышает 30–40 см/сек). Заболачивание отсутствует. В прибрежной и, часто, центральной русловых зонах обильны мелколиственная водная растительность (рдесты, элодея, уруть, хара и др.), стрелолист. Моллюски *Codiella* могут образовывать популяции высокой плотности (30 экз./м^2 и более).

4. Участки сплошных (перегораживающих русло) зарастаний макрофитами перемежаются с пространствами (в 100–1000 м^2) открытой воды. Течение слабое, не превышает 10–30 см/сек (вблизи подпоров — до 1,5 см/сек). На свободных от зарастании макрофитами пространствах часты сплошные заросли телореза, редки мелколиственные водные растения. Обильны ряска, нитчатые водоросли. Моллюски *Codiella* могут образовывать популяции низкой плотности, однако чаще отсутствуют.

5. Сплошное зарастание русла макрофитами. Участки тростника (резко очерченные), площадью до 4000 м^2 и более, перемежаются с участками аира и рогоза, часто предельной плотности зарастания. Течение слабое или отсутствует. Активны процессы заболачивания. Слой придонного ила достигает 80 см. Часто ощущается запах сероводорода. Общий состав гидрофауны обеднен. Мелколиственная водная растительность почти полностью отсутствуют или образуют редкие куртины у уреза воды. Моллюски *Codiella*, как правило, отсутствуют; единичные их находки не позволяют сделать вывод о существовании популяций (рис. 82).

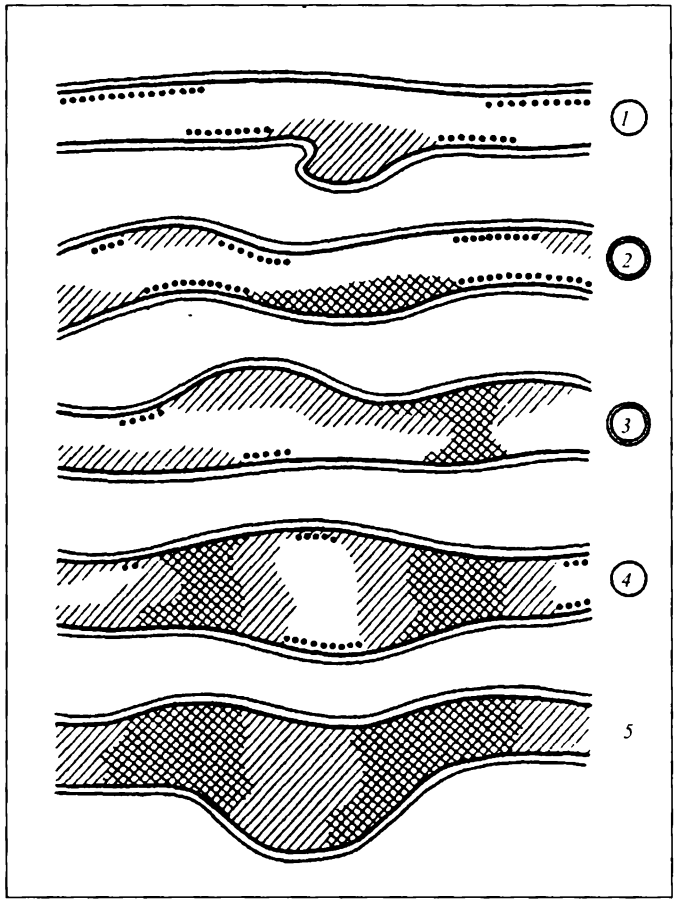


Рис. 82. Типы зарастания макрофитами русловых зон р. Ворскла (*1–5* соответствуют цифрам описания типов в тексте). Перекрестная штриховка — тростниковые подпоры, часто большой протяженности (до 300–500 м) с предельной плотностью зарастания; косая штриховка — участки с предельной плотностью зарастания аиром и рогозом; точками обозначены участки с умеренной плотностью зарастания аиром и рогозом, цифры в кругах — популяции моллюсков рода *Codiella;* цифры в двойных кругах — популяции моллюсков высокой плотности; под № 5 обозначен заросший участок реки лишенный моллюсков.

В р. Ворскле, на обследованной территории до 1985 г. преобладали типы зарастании 1–3, в 1986–1988 гг. — 4 и 5.

Пойменные (малые полупересыхающие эвтрофные) водоемы, с сохранившимися до 1988 г. популяциями *Codiella,* имели характер зарастания, типичный для мест обитания кодиелл: умеренную степень зарастания макрофитами, обилие мелколиственных водных растений, свободную от зарастания центральную зону. В пойменных водоемах, где отмечено закономерное снижение плотности популяций моллюс-

ков, вплоть до их полного исчезновения, наблюдались резкие изменения в характере водных фитоценозов: интенсивное (часто сплошное) зарастание макрофитами (в особенности аиром и рогозом), постепенное исчезновение мелколиственных форм, появление таких видов, как вахта трехлистная, белокрыльник, телорез.

Мы полагаем, что на изменение структуры популяций моллюсков оказывают влияние, прежде всего, активные процессы зарастания поименно-русловой территории макрофитами, создающие мощные подпоры и ведущие к активному заболачиванию и дистрофизации водоемов. Фактическая плотность зарастания макрофитами может достигать значительных величин: 230–600 надводных стеблей, 150–380 надводных листьев (для аира и рогоза). По-видимому, это предельные плотности, которые не могут быть превышены без ущерба для самих растений. Листья тростника, рогоза, аира, отмирая, способствуют загниванию воды и заболачиванию. Огромные массивы макрофитов в русловой зоне и на первой террасе поймы создают мощные подпоры, резко нарушающие гидрологический режим реки. Надо отметить, что зарастание камышом даже высокой плотности, по-видимому, не ведет к заболачиванию и не препятствует обитанию *Codlella.*

На основании данных Е.С. Шульмана и др. (1955), исследовавших ситуацию по описторхозу в тех же местах поселка Добрянского в начале 1950-х гг., мы получили возможность сравнить современную экологическую обстановку с той, которая имела место в 1952–1954 гг. За истекшие годы один из рукавов Ворсклы перестал существовать и в настоящее время представляет собой заболоченную старицу, связывающуюся с руслом только во время паводков, которые в последние годы, из-за нарушения скоростного режима реки, носят нерегулярный и непродолжительный характер.

За время наших наблюдений площадь, занятая макрофитами с преобладанием аира, увеличилась примерно в 17 раз. По оценочным показателям в 1982 г., она составляла 51 тыс. м^2; в 1988 г. — увеличилась до 870 тыс. м^2. Под угрозой полного заболачивания находится правый (подгорный) рукав р. Ворсклы, который на исследованном участке имеет мощные подпоры, образуемые макрофитами.

Причиной всех этих изменения экологической обстановки явилось, на наш взгляд, зарегулирование стока р. Ворсклы, связанное со строительством малого Грайворонского гидросооружения, расположенного в 30 км от пос. Добрянское, выше по течению реки, на территории Белгородской области и функционирующего в течение 25 лет с серьезными нарушениями гидрологического режима — отсутствием надежных пропусков воды.

Зарегулирование стока р. Ворсклы в совокупности с возрастающим объемом органических и минеральных удобрений, смываемых с прилежащих сельскохозяйственных угодий, способствует интенсивному зарастанию и заболачиванию русла и поймы реки, что и обусловило сокращение (почти в 10 раз) числа популяций *Codiella.* Одновременно с процессами сокращения числа мест, пригодных для обитания моллюсков, снижается и их инвазированность *O. felineus*. Последнее, помимо экологических предпосылок, обусловлено еще и интенсивными лечебными мероприятиями в поселке, позволившими заметно снизить пораженность населения описторхозом.

Все вместе взятое привело к резкому снижению уровня инвазированности моллюсков и сеголеток карповых рыб (в наших исследованиях использовавшихся как индикатор риска заражения) личинками формами *O. felineus*.

Процессы зарегулирования русла р. Ворсклы приводят к изменению видового состава и численности рыб семейства карповых — преобладанию сравнительно мелких видов, например красноперки, верховки. Резко сократился вылов язя, ельца, линя.

При отсутствии очистных и дренажных работ, процессы, ведущие к смещению экологического равновесия, усиливаются. Прогрессирующее зарастание и заболачивание, а, в конечном итоге — дистрофизация пойменно-русловых территорий, происходящие под влиянием деятельности человека, имеют, безусловно, самое отрицательное последствие для нормального функционирования не только р. Ворсклы, но и многих других малых рек Украины.

Однако в происходящих процессах есть и свои "положительные моменты", если под таковыми подразумевать создание экологических условий, способствующих снижение риска заражения описторхозом.

При этом, сами по себе факты снижения числа акваторий, пригодных для обитания промежуточных хозяев *O. felineus*, и уменьшения риска заражения вторых промежуточных хозяев, не должны оставаться незамеченными. В таких условиях активизация лечебных и санитарно-просветительных мероприятий среди населения, а также санация домашних плотоядных животных — могут приводить к заметному оздоровлению очагов описторхоза.

17. *Opisthorchis viverrini* — возбудитель описторхоза виверры в Юго-Восточной Азии

У человека паразитируют, по крайней мере, 13 видов гельминтов — паразитов печени семейств Opisthorchiidae, Fasciolidae и Dicrocoeliidae. Семейство Opisthorchiidae включает виды: *Opisthorchis viverrini* и *O. felineus, Clonorchis sinensis* (syn. *Opisthorchis sinensis*) (Sasithorn Kaewkws, 2003).

Шесть видов этого семейства: *Opisthorchis guayaquilensis, O. noverca, Metorchis albidus, M. comjunctus, Pseudamphistomum aethiopicum* и *P. truncatum*, в принципе могут паразитировать у человека, хотя нахождение этих видов у него до сих пор неопределенно. Четыре вида семейств Fasciolidae и Dicrocoeliidae являются паразитами животных и крайне редко обнаруживаются у людей. Это: *Fasciola hepatica, F. gigantica, Dicrocoelium dendriticum* и *D. hospes* (Yamaguti, 1971; Coombs, Crompton, 1991; Vatanasapt et al., 1990; IARC,1994).

Из перечисленных видов, первые три (если *C. sinensis* рассматривать вместе с двумя видами *Opisthorchis*, как сейчас полагают многие специалисты) составляют "костяк описторхозной триады мира".

Описторхоз виверры (opisthorchosis viverrae) — гельминтоз с преимущественным поражением печени, желчного пузыря и поджелудочной железы.

Возбудитель описторхоза виверры — *Opisthorchis viverrini* (Poirier, 1886; Stiles et Hassal, 1896) (Trematoda, Opisthorchidae) — эндемик Юго-Восточной Азии (Leiper, 1911), имеющий по современным представлениям распространение в Тайланде, Лаосе, Камбодже (Кампучии), частично в Индии и на Тайване (КНР). Основные очаги описторхоза виверры находятся в Таиланде, где в северовосточных провинциях им заражено от 2 до 66% жителей. Первым промежуточным хозяином гельминта являются переднежаберные моллюски рода *Bithynia: B. siamensis goniomphalos, B. s. funiculata* и *B. s. simensis*, вторым промежуточным хозяином 18 видов рыб семейства карповых (Vajrasthira et al.,1961; Wykoff et al.,1965; Yamaguti, 1971; Vatanasapt et al., 1990; Coombs, Crompton, 1991; Sasithorn Kaewkes, 2003).

Эпидемиология описторхоза виверры близка эпидемиологии описторхоза, вызываемого *O. felineus* и клонорхоза, вызываемого *C. sinensis*. С фекалиями больных людей и животных во внешнюю среду выделяются яйца возбудителя, которые заглатываются моллюсками. Церкарии гельминта, по выходе из моллюсков, проникают в рыб. Заражение человека и млекопитающих происходит при употреблении в пищу сырой (необеззараженной) рыбы, содержащей жизнеспособных метацеркарий *O. viverrini*.

Диагностика также имеет много общего с диагностикой описторхоза кошачьего. Клиника описторхоза виверры изучена недостаточно. В основном она совпадает с клиникой клонорхоза. Ранними признаками болезни являются слабость, боли в области печени, иногда желтуха, понос, крапивница, эозинофилия крови (Sadun, 1955; Кассирский, Плотникова, 1964). В очагах описторхоза виверры чаще, чем в

районах, свободных от него, встречается цирроз и первичный рак печени. Цирроз печени наблюдается не только у взрослых, но и у детей. У одного умершего от этого заболевания ребенка, Сэдун нашел в печени 5896 экземпляров *O. viverrini* (Sadun, 1955). Профилактика описторхоза виверры такая же, как описторхоза сибирского (кошачьего) и клонорхоза.

Жизненный цикл, морфология, биология

Жизненный цикл

На рис. 83 показан жизненный цикл *O. viverrini*. Он во многом сходен с жизненным циклом *O. felineus*. Взрослые трематоды живут внутри протоков желчного пузыря и протоков печени. Они прикрепляются к стенкам протоков ротовыми и брюшными присосками. При этом постоянно функционируют их круговые и

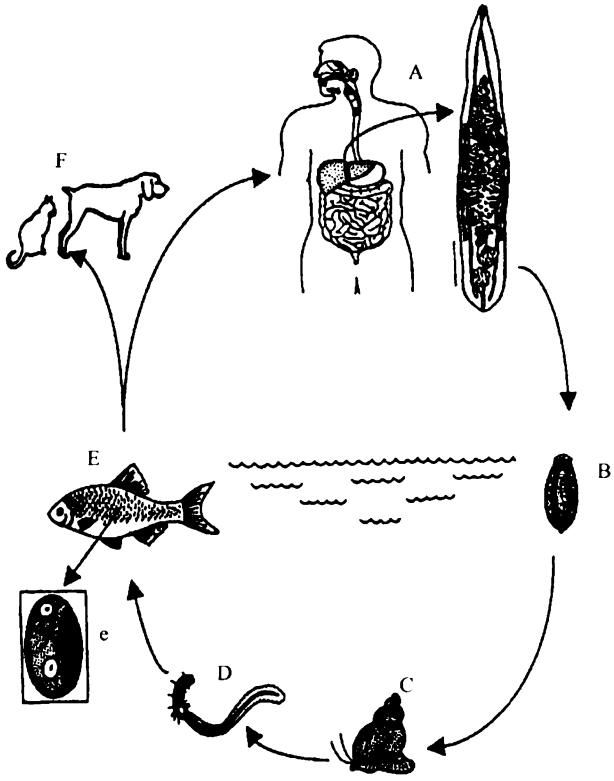


Рис. 83. Жизненный цикл *Opisihorchis viverrini*. A — марита в печени человека; B — яйцо во внешней среде; C — первый промежуточный хозяин — моллюск *Bithynia*; D — церкария; E — метацеркария во втором промежуточном хозяине — рыбе сем. карповых; F — окончательные хозяева — плотоядные животные, человек (по Sasithorn Kaewkes, 2003).

радиальные мышцы. Оплодотворенные яйца половозрелых форм, содержащие мирацидии, проходят через желчные протоки в 12-перстную кишку и выделяются с фекалиями наружу. Попав в пресноводный водоем, мирацидии остаются в яйце и не вылупляются до тех пор, пока не поедаются моллюсками *Bithyntia* – первыми промежуточными хозяевами. В пищеварительном тракте моллюсков происходит вылупление мирацидиев и последующее их превращение в спороцисты. Из зародышевых шаров, содержащихся в спороцистах, в процессе партеногенеза формируются редии, в которых затем формируются церкарии. Свободноживущие церкарии выходят в водную среду, проникают в мышцы рыб (всего в передаче описторхиса виверры могут принимать участие 18 видов рыб семейства Cyprinidae) и трасформируются в инцистированных метацеркарий (Harinasuta, Harinasuta, 1984; Waikagul, 1998).

Метацеркарии в дальнейшем развиваются в окончательных хозяевах (человеке, собаках, кошках, виверрах). Заражение происходит при поедании ими рыбы, содержащей живых, инвазионноспособных метацеркарий. После заглатывания, в кислом содержимом кишечника дефинитивного хозяина переваривается внешняя оболочка цисты метацеркарии, а в щелочном содержимом 12-перстной кишки исчезает внутренняя оболочка. Эксцистированные молодые трематоды мигрируют по желчным протокам через желчный пузырь в печеночные протоки, где достигают половой зрелости. Некоторые особи могут "оседать" в желчных протоках, и самом желчном пузыре.

Продолжительность жизни *O. viverrini* у человека неизвестна, однако, скорее всего, она может достигать 25 лет и более, по аналогии с *C. sinensis* и *O. felineus* (Attwood, Chou, 1978; Vachasri et al., 1982; Tesana et al., 1985). Продолжительность жизни паразита в организме животных меньше и часто соответствует продолжительности жизни самого хозяина.

Взрослый червь (марита)

Тело паразита ланцетовидной формы (рис. 84). Гельминты, выделенные из органов человека, имеют длину 5,4–10,2 мм, ширину 0,8–1,9 мм; диаметр присосок 0,23 мм. Ротовая присоска — на границе передней и средней трети тела. В глубине ротовой присоски — ротовое отверстие, ведущее в глотку, за которой следует пищевод; от последнего под острым углом отходят два кишечных ствола, слепо оканчивающиеся у заднего конца тела паразита. Характерно, что пищевод гельминта в 3 раза длиннее его глотки. Четырехлопастные семенники размещены в заднем конце тела, многолопастной яичник — впереди семенников. Сбоку от яичника находится семяприемник. Желточники состоят из отдельных фолликулов, располагающихся между стволами кишечника и краем тела в его средней трети. Впереди яичника, между кишечными стволами, находится наполненная яйцами матка, выводное отверстие которой открывается у переднего края брюшной присоски, рядом с мужским половым отверстием. Яйца желтовато-коричневого цвета с крышечкой и утолщением скорлупы на полюсах, размер яиц 0,019–0,029×0,012–0,017 мм.

В стадии половой зрелости *O. viverrini* паразитирует в желчных протоках печени, желчном пузыре и протоках поджелудочной железы различных плотоядных

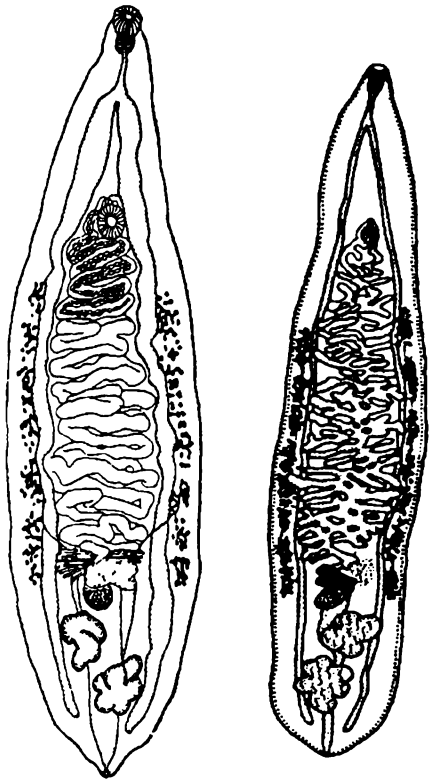


Рис. 84. *Opisthorchis viverrini*; А — по Furman (1928), Б — по Sasithorn Kaewkes (2003).

млекопитающих в рацион питания которых входит рыба: виверр, кошек, собак. Роль окончательного хозяина выполняет и человек.

Морфология марит немного подробнее...

Взрослые черви *O.viverrini* сплющены в дорзо-вентральном направлении, ланцетовитдны, тонки и прозрачны. Размеры червей, полученных из людей, несколько больше, чем из собак, кошек и хомяков. Средний размер 7,0 (5,4–10,2)×1,5 (0,8–1,9) мм, с желто-красноватой окраской. Ротовая присоска расположена субтерминально, брюшная — приблизительно позади 1/5 длины тела. 2 тестикулы глубоко расчленены, расположены диагонально возле дистального конца. Длинный, слегка скрученный везикул заканчивается выводным протоком, открывающимся через генитальную пору непосредственно перед брюшной присоской. Сумка цирруса и сам циррус отсутствуют. Многодольчатый яичник расположен впереди заднего тестикула, рядом расположены семяприемник и лауреров канал. Вителлария состоит из множества фолликулов, расположенных в несколько колонок между брюшной

присоской и тестикулами. Мочевой пузырь длинный, мешкообразный, S-образно изогнутый и проходит между двух тестикулов (Sadun, 1955).

По морфологии, взрослые черви описторхид трех видов (*O. viverrini, O. felineus, C. sinensis*) различаются в основном по форме и расположению тестикулов и расположению вителлиновых желез. *C. sinensis* отличается от *O. viverrini* и *O. felineus* наличием разветвленных тестикулов, расположенных тандемом и топографией вителлиновых желез по всему телу. *O. viverrini* подобен *O. felineus* по наличию дольчатых желез и вителлиновыми железами, объединенными в группы, но отличается более глубоким расчленением долей и большими размерами тестикулов, а также отсутствием бокового сжатия групп вителлиновых желез (Sadun, 1955; Beaver et al., 1984).

Электронная микроскопия показывает наличие двух типов шипиков, характеризующихся формой граней на поверхности эксцистированных молодых особей *O. viverrini*. В задней части тела расположены шипики с пилообразными гранями, в средней — с одной заостренной гранью; в задней шипиков нет. Шипики большей частью исчезают у червей в возрасте 1 недели и полностью отсутствуют у взрослых половозрелых особей (Scholz et al., 1992; Apinhasmit et al., 1993). Тип и расположение тегументальных шипиков *O. viverrini* подобны описанным для той же стадии у *C. sinensis* (Fujino et al., 1979). Наличие шипиков у ювенильных особей описторхид является важным адаптивным признаком. Они необходимы гельминту при его восходящем движении из дуоденума к желчному протоку в начальной стадии инвазирования.

Тегументальные микровилли начинают развиваться у трематод в возрасте 1 недели и полностью достигают полного развития (по размеру и количеству) у взрослой особи. Микровилли более многочисленны и выше на вентральной, нежели на дорзальной стороне. Тегумент ювенильных и взрослых сосальщиков образован синцитием, соединенным с тегументальными клетками, расположенными подмышечным слоем, цитоплазматическими связями или цитоплазматическими мостиками. Тегумент окружен триламиновыми мембранами и покрыт гликокаликсом. В тегументе обнаружены как плотные, так и легкие гранулы. Эти гранулы могут играть роль в образовании внешней мембраны и гликокаликса. Более того, присутствие многочисленных митохондрий и тегументальных гранул свидетельствует о высокой метаболической активности в тегументе взрослого червя. Размер и число митохондрий увеличиваются с развитием микровиллей. У ювенильный особей большая часть митохондрий сосредоточена в базальной части тегумента, а у взрослых особей они располагаются в микровиллях под внешней мембраной.

Эти адаптивные признаки имеют для червей большое значение и используются при впитывании питательных веществ из желчи и эпителия желчного протока в месте контакта с брюшной поверхностью гельминта (Sobhon et al., 1986; Apinhasmit et al., 1993). Клетки тегумента неправильной формы и содержат ядро с ясно выраженным ядрышком, многочисленные каналы шероховатого эндоплазматического ретикулума, хорошо развитые комплексы Гольджи, рибосомы, митохондрии и тегументальные гранулы. Основная функция тегумента состоит в продуцировании секреторных везикул, транспортируемых по цитоплазматическим связям к внешней мембране для "ремонта" и защиты тегумента (Apinhasmit et al., 1994; Sobhon, Apinhasmit, 1995).

Гликокаликс — самый внешний слой тегумента, несет дополнительную нагрузку. Его плотность и интенсивность снижаются, по мере взросления червя. Мостики связывания лектинов и продукты реакций равномерно распределяются по дорзальной и вентральной поверхностям паразита. Связывание указывает на наличие в гликокаликсе тегумента взрослого паразита: D-manose/D-gucose, N-acetyl-D-glucosamine/sialicacid, N-acetyl-D-glucosamine (Apinhasmit et al., 2000).

Эта информация может представлять интерес для последующего изучения взаимоотношений паразита и хозяина, а также ингибиторных механизмов при инвазии *O. felineus*.

Яйцо (рис.18, *2*).

Зародыш развивается в период, предшествущий откладке яиц. Яйца овальные или в форме "электрической лампочки", желто-коричневые, их средняя величина 27×15 мм, крышечка хорошо развита. Плечо (утолщенная стенка яйцевой оболочки, окружающая крышечку) хорошо выражено. Поверхность скорлупы грубая, сетевидная, похожая на поверхность яиц *O. felineus*, отчетливо выражен так называемый "узор дыни", имеет абоперкулярную выпуклость. Внешне яйца *O. viverrini* и *O. felineus* морфологически сходны и их дифференциация может вызывать затруднения (Sadun,1955; Ditrich et al., 1990; Kaewkes et al., 1991; Scholz et al., 1992).

Механизм формирования оболочки яйца и эмбриогенез *O. viverrini* до сих пор не известны. В среднем, период развития яиц *O. viverrini* у лабораторных животных (экспериментально зараженных хомяков и кроликов) составляет 25 и 31 день соответственно. Среднее число яиц, продуцируемых трематодами у человека: 53,3 яйца в грамме фекалий для 1 трематоды или примерно 3100 яиц в сутки. При интенсивных инвазиях имеет место уменьшение плодовитости (Wykoff, Ariyaprakai, 1966; Sithithaworn et al., 1991).

Яйца *O. viverrini* (находящиеся в них мирацидии) становятся инвазионными для первого промежуточного хозяина моллюсков *Bithynia* через 1–2 месяца нахождения в пресной воде при 25–29 °С. Максимальное число яиц с жизнеспособными мирацидиями, которое в состоянии выдержать моллюск, составляет 50; превышение этого количества ведет к гибели моллюска (Chanawong, Waikagul, 1991).

Напомним, что для *O. felineus* эта "предельно допустимая доза" составляет примерно 15–20 яиц (Герман, 1988; Беэр, Герман, 2000). В целом, эти данные могут свидетельствовать о том, что количество яиц (жизнеспособных мирацидий *O. felineus* и *O. viverrini*), которое может "выдержать" один инвазированный моллюск (учитывая начинающиеся стадии партеногенеза паразита), как раз и находится в пределах 20–50. При большем их числе моллюск погибает от гиперинвазии.

У *C. sinensis* некоторое количество недоразвитых яиц отмечается в передней части матки уже в возрасте 14 дней. У экспериментально зараженных кошек яйца развиваются (имеют развившихся мирацидиев) на 18-й день и обнаруживаются в фекалиях на 28–30-й день. У *O. felineus* матка заполнена яйцами до вентральной присоски на 12-й день. В фекалиях они обнаруживаются на 30-й день (Faust, Khaw, 1927).

Мирацидий

После заглатывания битиниями, яйца попадают в кишечник моллюска, и уже там происходит выход из них мирацидиев. До сих пор механизмы вылупления мирацидиев *O. viverrini* и их морфология практически не исследованы. В нашей книге мы приводим целые разделы, касающиеся биологии вылупления мирацидиев *O. felineus*. Нет сомнений в том, что процессы вылупления мирацидиев у этих трематод очень близки.

У *O. viverrini* и *O. felineus* вылупившийся мирапцидий содержит апикальную железу на вершине переднего конца, длинную головную железу, большую репродуктиную клетку, и две пламевидные клетки. У *C. sinensis* мирацидий содержит 8–25 репродуктивных клеток, пару пламевидных клеток и рудиментарный мозг. Глазные пятна и другие сенсорные органы не обнаружены. Вылупившиеся мирацидии проникают в стенку кишечника моллюска и в течение 4 часов после заражения превращаются в спороцисты (Faust, Khaw, 1927; Yamaguti, 1975). Вылупление яиц стимулируется двумя взаимоподдерживающими факторами, механическим и химическим. В первую очередь деформируется мембрана яйца (в оперкулярно-скорлуповом сочленении, в чем решающую роль играет радула моллюска), затем запускается процесс химической активации железы вылупления и стимулируется двигательная активность мирацидия. Мы подробно описали эти процессы для *O. felineus* (Beer et al., 1991).

Спороциста (рис. 85)

Морфология спороцист *O. viverrini*, выделенных из *Bithynia goniomphalos*, была в свое время описана Wykoff et al. (1965). Тело спороцисты очень тонкостенное, тесно скрученное, содержащее большое количество развивающихся редий. Средний размер спороцисты: 1,1×0,65 мм,. У *C. sinensis* спороцисты обнаруживаются в гемолимфе вокруг желудка. У *O. viverrini* и *O. felineus*, по-видимому — также. Формирующиеся в спороцистах редии, высвобождаются на 16-й день после начала инвазии (Komiya, 1966).

Микрофотографии (рис. 85, 86, 87) выполнены по материалам сотрудников Института паразитологии Чешской АН (Чешские Будейовице). В более подробном виде материал опубликован (Scholz et al., 1992).

Редия (рис. 85)

Редии *O. viverrini* обнаруживаются в гемолимфе вокруг пищеварительных желез *B. goniomphalos*. Средний их размер — 520 мм в длину и 90 мм в ширину. Каждая редия имеет рот на вершине головного отдела, толстостенный фаринкс, короткий кишечник, и много зародышевых шаров с развивающимися церкариями. Тегумент складчатый, плотно покрытый микровиллями с рыхлым гликокаликсом. Шипики на тегументе отсутствуют. Прото нефридиальная система, пролегающая под тегументом, состоит из пламевидных и трубчатых клеток. Ресничное пламя состоит из 38–46 ресничек с типичным расположением микротрубочек (9×2) + 2 (Adam et al., 1995). У *C. sinensis* редии содержат 5–50 развивающихся церкарий (Komiya, 1966).

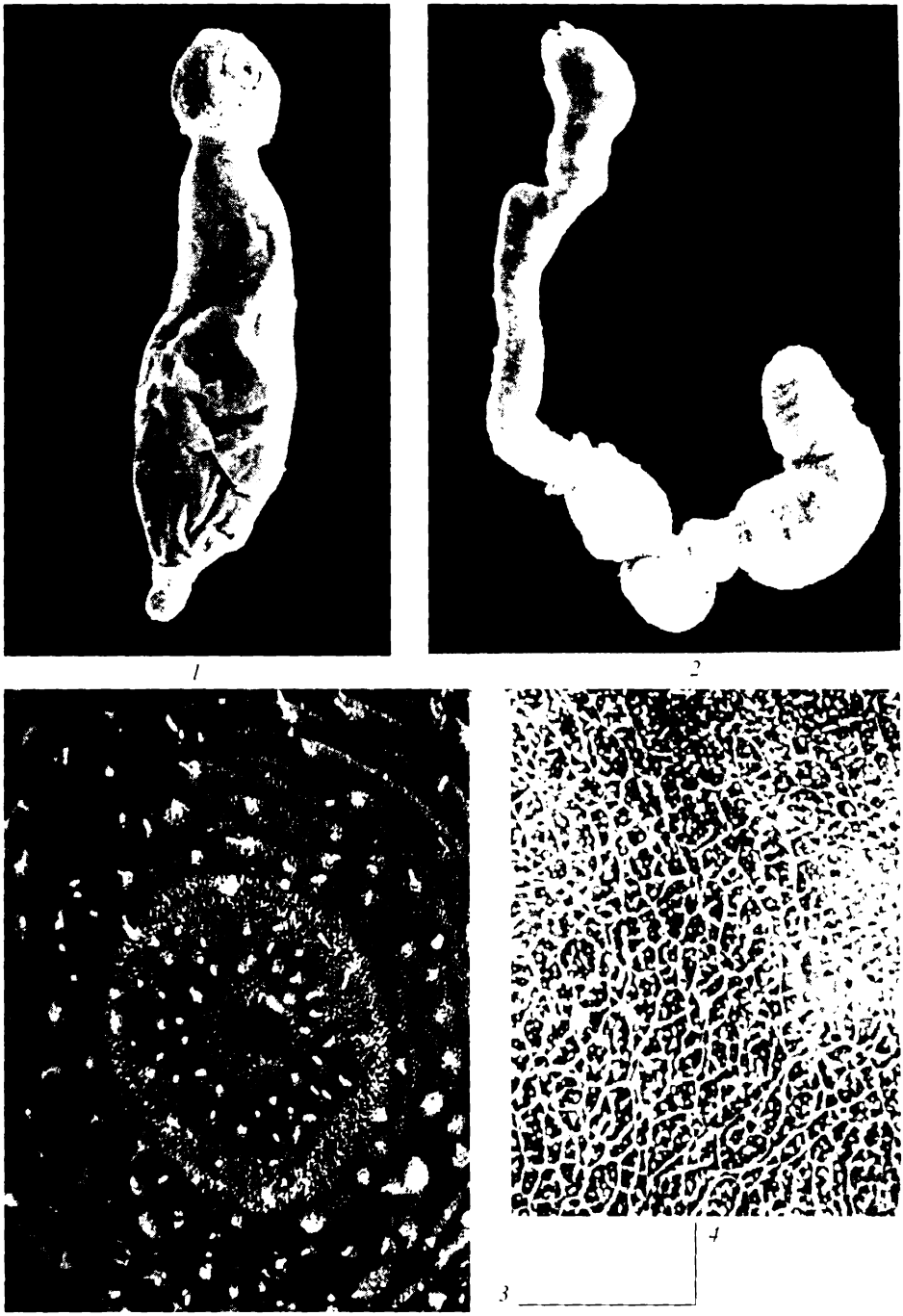


Рис. 85. Редия *Opisthorchis viverrini*. *1* — общий вид. Скан: 350×; *2* — редия выходящая из спороцисты 500×; *3* — фаринкс 5700×; *4* — поверхность тегумента передней части.
(По материалу T. Scholz, O. Ditzich, M. Giboda, Чешские Будейовице, 1991 г.)



Рис. 86. Церкария *Opisthorchis viverrini*. *1* — передняя часть тела, сенсиллы. Скан: 3000×; *2* — тегумент на переднем конце тела. Скан: 12000×. (По материалу T. Scholz, O. Ditzich, M. Giboda, Чешские Будейовице, 1991 г.)

Церкария (рис. 86)

Церкарии формируются в выводковых камерах редий и затем развиваются в гемолимфе, вокруг пищеварительной системы моллюска. Взрослые церкарии покидают моллюска и свободно плавают в пресной воде. Головная часть свободноплавающей церкарии трубчатой формы. Средние размеры тела, покрытого мельчайшими шипиками, 154×75 мм, хвоста — 392×26 мм (при фиксации в горячем формалине). Два глазных пятна располагаются приблизительно между ротовой присоской и фаринксом. Коричневатые пигменты распределены по всему телу, на каждом боку имеется, по крайней мере, 10 чувствительных волосков. Ротовая присоска – субтерминальна, с несколькими рядами зубчикоподобных структур, слепая кишка неразличима. 5 пар (у *C. sinensis* — 7) желез проникновения собраны позади фаринкса. Брюшная присоска недоразвита, расположена немного кпереди от сферического мочевого пузыря, выстланного эпителием. Формула выделительной системы: 2[(3+3)+(3+3+3)] = 30. Цистогенные железы расположены дорзо-латерально по обеим сторонам. Половые зачатки представлены группой клеток, расположенных дорзально от брюшной присоски. Хвост имеет поперечно исчерченный тегумент в про-

ксимальной трети и плавниковую мембрану, с разворотом в дорзовентральном направлении. Церкарии *O. viverrini* имеют положительные гео- и фототаксисы. Церкария, висящая вниз головой в толще воды или у дна водоема "в позе покоя", имеет форму "курительной трубки". Такое поведение характерно и для двух других видов: *O. felineus* и *C. sinensis* (Romiya, Tajimi, 1940; Wykoff et al., 1965; Ditrich et al., 1992).

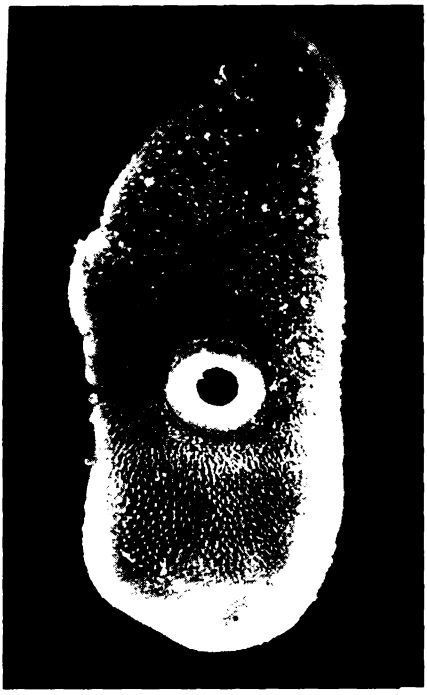
Электронная микроскопия свидетельствует, о том, что тегумент хвоста морфологически отличен от тегумента тела. Это, прежде всего, касается отсутствия циттоплазматических связей и шипиков. В отличие от редий, тегументальный синцитий церкарий не содержит микроворсинок. Он содержит многочисленные митохондрии и шероховатый эндоплазматический ретикулум. Наиболее заметной чертой этого слоя являются многочисленные секреторные везикулы различной электроннной плотности, поднимающиеся из тегументальных клеток. Эти везикулы транспортируются к синцитиальному слою через цитоплазматические связи и некоторые попадают в гемолимфу моллюска.

Выделительная система церкарии состоит из протонефридиев и мочевого пузыря, соединяющихся выводными протоками. Протоки, по-видимому, открывается у основания хвоста и никогда не заходят в него. Пламевидная клетка содержит неправильной формы ядро, с явно выраженным ядрышком, большое количество митохондрий и обширные запасы гликогена. Реснички пучка имеют стандартную схему расположения микротрубочек: (9×9) + 2 (Adam et al., 1993, 1995).

Метацеркария (рис. 87)

Метацеркария *O. viverini* заключена в 2-слойную цисту, окруженную толстым слоем мышц рыбы. Личинки лежат продольно между пучками мышц. Большинство цист овальной формы, немногие из них — более округлые. Стенки цист тонкие, внешняя стенка толщиной 3–8 мм, внутренняя же настолько тонкая, что ее можно обнаружить только после эксцистирования гельминта. Средний размер инцистированной метацеркарии (т.е. по сути дела, размер самой цисты) 201×167 мм. После проникновения в мышцы рыбы, приблизительно через 21 сутки, церкария становится метацеркарией, инвазионной для дефинитивного хозяина (у *O. felineus* этот срок составляет примерно 30 суток, у *C. sinensis* — 30–35 суток). Тело метацеркарии *C. sinensis* внутри цисты сложено почти вдвое, таким образом, что оральная присоска располагается близко к заднему концу гельминта. При комнатной температуре половозрелая личинка внутри цисты совершает заметные колебательные движения (как у *O. felineus).*

В спокойном состоянии мочевой пузырь представляет собой овальную область, содержащую плотную массу темных гранул и коричнево-желтых пигментов. Оральная и вентральная присоски хорошо видны. Средний размер эксцистированной метацеркарии *O. viverini* 558×145 мм (Vajrasthira et al., 1961; Komiya,1966; Scholz et al., 1991). Метацеркария *O. viverrini* отличаются от таковых *O. felineus* формулой модели светящихся клеток. У *O. felineus* она: 2 [(6+6)+(6+6+6)], тогда как у *O. viverini* или *C. sinensis*: 2 [(3+3)+(3+3+3)]. Инцистированная метацеркария *O. viverrini* (201×167 мм) крупнее, нежели метацеркария *C. sinensis* (140× 113 мм), но меньше *O. felineus* (252–320 мм)×(165–225 мм) (Komiya, Tajini, 1940; Vajrasthira et al., 1961; Yamaguti, 1975).



1



2



3



4

Рис. 87. Эксцистированная метацеркария *O. viverrini*. *1* – общий вид, скан 1050×; *2* — брюшная присоска, 3700×; *3* — тегументальные шипики на вентральной стороне между ротовой и брюшной присосками, 12100×; 4 — тегументальные шипики под брюшной присоской.
(По материалу T. Scholz, O. Ditzich, M. Giboda, Чешские Будейовице, 1991 г.).

Биология моллюсков — первых промежуточных хозяев

В Таиланде примерно 0,083–1,6 % моллюсков рода *Bithynia* в естественных биотопах заражены *O. viverrini*. Наиболее восприимчивыми видами на северо-востоке, севере и центральном Таиланде являются: *Bithynia siamensis goniomphalos, B. s. funiculata* и *B. s. simensis*, сответственно (Wykoff et al., 1965; Upatham, Sukhapanth, 1980; Brockelman et al., 1986). При экспериментальном заражении моллюсков было выяснено, что доза 50 яиц на одного моллюска — является максимальной. Степень смертности инвазированных моллюсков пропорциональна количеству поглощенных ими жизнеспособных яиц возбудителя.

В лабораторных опытах, битинии *B. s. goniophalos*, т.е. моллюски широко распространенные в эндемичных по описторхозу виверры областях Тайланда, оказались в 4–7 раз менее восприимчивые к инвазии, чем *B. s. funiculata* и *B. s. sinensis*. Молодые моллюски (в возрасте 1–3 месяцев) более восприимчивы к инвазии, чем старые (Chanawong, Waikagu, 1991). Моллюски рода *Bithynia,* обитающие в Тайланде, становятся половозрелыми и откладывают кладки в 6-месячном возрасте, а продолжительность их жизни составляет примерно 2 года (Kruatrachue et al., 1982a; 1982b).

Популяционная динамика численности всех перечисленных *Bithynia* колеблется в течение года и зависит от ряда факторов, в том числе от частоты и обилия атмосферных осадков. Во время периода дождей моллюски предпочитают прикрепляться к водной растительности, или держаться ("плавать") на поверхности воды, прикрепившись к какому-то субстрату. Таким образом, численность моллюсков в популяциях на поверхности воды в водоеме, несколько выше численности моллюсков в илистом дне. Это также являться следствием колебаний температуры воды на поверхности и в придонных слоях (Upatham, Sukhapanth, 1980).

Биология рыб — вторых промежуточных хозяев

Рыбы семейства Cyprinidae являются вторыми промежуточными хозяевами для *Opisthorchis* spp. 16 родов: *Pseudorasbora, Ctenopharyngodon, Sarcocheilichthys, Mylopharyngodon, Abbottina, Rhodeus, Hemiculter, Hemibarbus, Acanthorhodeus, Puntungia, Pseudogobio, Gnathopodon, Acheilognathus Cyclocheilichthys, Punitus, Hampala.* Три последних рода: *Cyclocheilichthys, Punitus* и *Hampala* являются наиболее важными для *O. viverrini*. Именно через них идет "основной поток инвазии" в очагах описторхоза виверры.

В высокоэндемичных очагах описторхоза виверры зараженность человека *O. viverrini* достигает свыше 90%; у рыб экстенсивность инвазии доходит до 97 %, с высокой интенсивностью в несколько сотен мтацеркарий в 1 рыбе. Вместе с тем, на этих же, эндемичных по описторхозу, территориях Тайланда, зараженность моллюсков очень низкая (0,11%) (Upatham et al., 1984; Brockelman et al., 1986). Мы неоднократно отмечали в нашей книге, что почти такая же картина наблюдается в Западной Сибири в очагах описторхоза сибирского (кошачьего), вызываемого *O. felineus*.

Предполагается, что успешная передача церкарий рыбе требует высоко эффективных механизмов передачи. Haas et al. (1990) описали 4 этапа поведенческой модели, позволяющих церкариям обнаруживать и распознавать второго промежу-

точного хозяина: 1 — выбор свободной от растительности водной микросреды, что достигается прерывистыми "челночными" плавательными движениями при положительной фототаксической ориентацией; 2 — нахождение хозяина, что стимулируется водными течениями и достигается с помощью гидрофильного компонента (вероятно гликозаминогликана); 3 — приклеивание к поверхности хозяина стимулируется поверхностной слизью рыбы; 4 — проникновение в хозяина поддерживается гидрофильным компонентом (вероятно, белкового характера) на поверхности рыбы, т.к. он чувствителен к протеиназному усвоению.

Метацеркарии *O. viverrini* находятся в различных частях тела рыбы. Наибольшая их плотность обнаруживаются в мышцах тела — в дорзальных, пекторальных, тазовых и анальных плавниковых мышцах соответственно (Vichasri et al., 1982).

Используя метод усвоения пепсина, Tesana et al. (1985) обнаружили наибольшее число метацеркарий в области мышц головы, а наибольшую плотность — в каудальной плавниковой мышце. Что касается головного участка, большинство метацеркарий находятся в мышце внутри ротовой полости, а именно шеечной и подбородочной мышце. Несколько паразитов найдено в подкожной клетчатке. Их никогда не обнаруживали в головном мозге и в жабрах. Экспресс-обнаружение метацеркарий в рыбе возможно при просмотре каудального плавника с помощью стереоскопического микроскопа. Их часто обнаруживают в полости плавникового луча, и в мембране между лучами.

Было найдено, что температура тела и pH среды влияют на заражаемость метацеркариями и их последующую выживаемость у хомяков. Оптимальные условия — pH = 7,4; температура 20 °C и ниже. При увеличении этих значений, уменьшается выживаемость метацеркарий. Зараженность хомяков становится нулевой, если до инвазии метацеркарий обработать 13,6%-ным раствором хлористого натрия в течение 24 часов (Kruatrachue et al., 1928b).

Как мы уже показывали в нашей книге, эти условия (в разных модификациях) обеззараживания рыбы от метацеркарий *O. felineus* давно и успешно рекомендуются российскими учеными и практическими работниками санэпидслужбы как один из способов (наряду с замораживанием и термическими способами приготовления) обеззараживания рыбы и рыбной продукции от возбудителей описторхоза.

Эпидемиология

Описторхоз виверры эндемичен у населения в северо-восточном и северном Таиланде, где употребляют в сыром виде часто встречающуюся рыбу "Koi pla". (Sadun,1955; Harinasuta, Vajrasthira, 1960; Wykoff et al., 1965; Preuksaraj et al., 1982;). В северных регионах пораженность населения описторхозом составляет 19,3 %, на северо-востоке — 15,7%. В центральном Таиланде, где отсутствуют природные очаги инвазии у диких животных, человек, кошки и собаки инвазированы трематодами *O. viverrini*. На юге Тайланда инвазия не обнаружена (Sadun,1955; Bensted-Smith et al., 1987).

Многочисленными исследователями установлено, что всего в Тайланде описторхозом поражено до 7 млн. населения (Changbumrung et al, 1989). Число случаев заболевания *O. viverrini* на северо-востоке и севере страны состовляет соответствен-

но: 29,8% (3,0–87,7) и 10,3% (0,5–20,5) (Sadun,1955; Harinasuta, Vajrasthira, 1962a; Wykoff et al., 1965; Preuksaraj et al., 1982).

На северо-востоке можно выделить территории с высоким и низким уровнем заболеваемости *O. viverrini* (Vajrasthira, Harinasuta, 1957). Известно также, что описторхоз распространен в большей степени среди населения, живущего по берегам старых озер, нежели новых искусственных гидротехнических сооружений (Sadun, 1955; Brockelman, 1986a; Saowakontha et al., 1993).

Люди заражаются описторхозом виверры в раннем возрасте, рост инвазии увеличивается с возрастом и впоследствии остается довольно высоким. Интенсивность инвазии (оцениваемый по количеству яйцепродукции) как у мужчин, так и у женщин устойчиво возрастает и достигает максимума в возрасте 40–49 лет, оставаясь относительно постоянной у более старых возрастных групп (Upatham et al., 1982). Также было показано, что интенсивность инвазии выше у сельских жителей, по сравнению с городскими, что связано с более частым употреблением сельскими жителями необеззараженной рыбы и рыбной продукции (Kurathong et al., 1987; Radomyos et al., 1994, 1998).

Реинвазию изучали через 1 год после химиотерапии празиквантелем (Uphatham et al., 1988). Было обнаружено, что 88% исследуемых через 2 недели после приема препарата не имело яиц паразита в фекалиях. Однако, при повторных исследованиях в течение года, оказалось что 88,7% пролеченных заразилось вновь. При этом 51,5% имели инвазию средней интенсивности.

Было выявлено, что некоторые жители имеют выраженную предрасположенность к интенсивным инвазиям. Высокие показатели реинвазии были, например, обнаружены у жителей в районе большого ирригационного водохранилища на северо-востоке Тайланда (Sornmani et al., 1984).

Анализируя заболеваемость у интенсивно инвазированных групп, Upatham et al. (1982, 1984), обнаружили, что на фоне описторхоза у 5–10% населения отмечались слабость или недомогание, метеоризмы, диспепсия и боли в животе, у 5% — опухоль печени. Loaharanu, Sornmani (1991) подсчитали стоимость затрат, требующихся для мероприятий по борьбе с описторхозм. В группе населения от 15 до 60 лет на северо-востоке Таиланда для этих целей необходимо около 4000 млн. в национальной валюте.

Исследователями неоднократно отмечалось, что инвазия *O. viverrini* моллюсков (*B. s. goniomphalos*) чрезвычайно низкая и в среднем составляет 0,11% (Brockelman et al., 1986), однако у второго промежуточного хозяина — рыб: *P. leiacanthus* и *C. apagon*, она очень высока и достигает 97% (Vichasri et al., 1982). Сезонные изменения в инвазированности *O. viverrini* рыб — обычное явление в районах с различной эндемичностью. Наблюдается тесная корреляция между числом метацеркарий у рыб потребляемых населением в пищу и интенсивностью инвазии людей (Sithithaworn et al., 1997; Srisawangwong et al., 1997).

Диагностика

Диагноз инвазии *O. viverrini* обычно достигается паразитологическими методами, при обнаружении яиц трематод в фекалиях. Однако только паразитологический диагноз имеет много недостатков и может быть ошибочно положительным (на-

пример, при наличии в фекалиях яиц мелких кишечных трематод) или ошибочно отрицательным (при слабых инвазиях или желчной непроходимости, когда яйца бывает невозможно обнаружить в фекалиях). Чтобы "сгладить" проблему неэффективности паразитологической диагностики, многие исследователи предпочитают иммунодиагностику. При этом используются различные иммунологические тесты и методы для обнаружения циркулирующих антител или копроантигенов. Сравнительно недавно стали применяться методы гибридизации ДНК и PRC, хотя при этом необходима дальнейшая оценка их чувствительности и специфичности (Riganti et al., 1988; Ramsay et al., 1989; Upatham, Viyanant, 2003).

Антигены и серодиагностика

Первоначально антигенные препараты изготавливаются из неочищенных ("сырых") марит гельминтов, метацеркарий или гомогената яиц (Srivatanakul et al., 1985). Более специфичные антигенные белки являются продуктами выделения взрослых червей (Wongratanacheewin et al., 1988; Chaicumpa et al., 1991, 1992; Akai at al., 1995; Sakolvaree et al., 1997) или частично очищенными фракциями экстрактов марит (Poopyruchpong et al., 1990; Sripa, Kaewks, 2000a; Wongsaroj et al., 2001).

Определение антител является основой в серо-эпидемиологических исследованиях при описторхозе виверры. Однако, основными недостатками исследований циркулирующих антител можно назвать следующие: 1) метод ограничен кросс-реактивной природой используемых антигенов (Poopyruchpong et al., 1990; Sirisinha et al., 1992; Akai et al., 1995; Sakolvaree et al., 1997; Wongsaroj et al., 2001); 2) положительный результат не всегда указывает на явную инвазию хозяина паразитом (Viyanant et al., 1985; Thammapalerd et al., 1988; Akai et al., 1995).

В настоящее время, большинство исследователей используют ELISA для иммунодиагностики описторхоза виверры. Srivatanakul et al. (1985) использовали сырые (неочищенные) экстракты взрослых форм описторхисов и обнаружили 92,8% положительных для *O. viverrini* антител в сыворотках пациентов из эндемичных территорий, у которых было выявлено большое число яиц в фекалиях.

Вместе с тем, было обнаружено, что 46,5% сывороток от пациентов, у которых в фекалиях не было обнаружено яиц, имели низкий титр антител. Согласно авторам, это было вызвано либо низким уровнем инвазии, либо предыдущей "излеченной" инвазией. Последующие исследования с использованием частично очищенной фракции экстрактов марит описторхисов показали, что высокая чувствительность и специфичность могут быть достигнуты при использовании определенных фракций диагностикума (Poopyruchpong et al., 1990).

Используя сирийских золотых хомяков в качестве экспериментальных животных, Sripa, Kaewkes (2000a, b) установили, что высокие ответы антител были обнаружены в последовательности ES, соматических и яйцевых антигенов. Сравнительно недавно Wongsaroj et al. (2001) сообщили, что dot-ELISA на основе моноклонального антитела, используя свойства очищенного овального антигена *O. viverrini* показала 100%-ную чувствительность и специфичность при обнаружении инвазии *O. viverrini*.

Метаболические продукты

O. viverrini не только продуцируют яйца, но и выделяют метаболические продукты (выделительно-секреторные антигены) в фекалии. Было обнаружено, что "компонент 89 kDa" является важным белком в выделительно-секреторных антигенах (Amornpunt et al., 1991; Sirisinha et al., 1992). Mab-ELISA была разработана для обнаружения метаболического продукта, выделяемого в фекалии. Chaicumpa et al. (1992) сообщили о высокой чувствительности и специфичности способа, а Sirisinha et al. (1995) показали, что он дает гораздо более высокий позитивный эффект по сравнению с обычными микроскопическими (паразитологическими) исследованиями.

Делались попытки разработать метод обнаружения яйцевых ДНК в фекалиях (Sermswan et al., 1991; Sirisinha et al., 1991) при использовании специфический ДНК-зонда. Было показано, что метод высоко специфичен для *O. viverrini*, и его чувствительность вполне сравнима с микроскопическими (принимаемыми, в данном случае, "за эталон") исследованиями. PRC-метод был разработан Wongratanacheewin et al. (2001). Согласно этому методу только 2×10^{-17} ng геномной ДНК *O. viverrini* можно обнаружить в фекалиях экспериментальных животных.

Хотя и считается, что перечисленные методики весьма эффективны для диагностики описторхоза виверры, следует помнить, что ни одна из них не может заменить надежного прямого паразитологического исследования. Несмотря на то, что результаты обнаружения антител обнадеживающи, все-таки получать антигены в большом количестве для "повседневного" их использования пока не удается. Клонирование генов, выражающих специфичный антиген, может помочь решению задачи, но пока эта проблема находится на начальной стадии. Недавно были успешно клонированы несколько генов *O. viverrini*, отвечающие за синтез глютатион S–трансферазы (GST), желточный скорлуповый белок (up B) и белок покровной пузырьковой мембраны. Рекомибинированные белки, полученные из клонированных генов, в настоящее время еще изучаются (Upatham, Viyanant, 2003). Другими альтернативными методами для проведения эффективного серологического анализа может быть обнаружение специфических классов или подклассов иммуноглобулинов. Копроантигенные иследования следует проводить на основе моноклональных антител, благодаря их специфичности, хорошей воспроизводимости и возможности приготовления в больших количествах при относительно низкой цене. Кроме того, они могут обеспечивать точными данными не только эпидемиологические, но и таксономические исследования.

Заключение
(в ритме размышлений...)

Книга посвящена биологии трематоды *Opisthorchis felineus*, однако в неё включены главы по эволюции описторхид, взаимоотношениям в системах моллюск – трематода, а также разделы по эпидемиологии, географии, диагностике, методам исследований, профилактике паразитарного заболевания, вызываемого *O. felineus* — описторхоза. Без них просто нельзя было обойтись. В книгу включены и сведения об *описторхозе виверры*, вызываемом *O. viverrini* в Юго-Восточной Азии, близком во всех отношениях к *описторхозу кошачьему*. О нем российским паразитологам было известно мало.

В заключении я попробую кратко и, в известной степени, популярно (это нужно, разумеется, не для паразитологов — специалистов по описторхозу, а для биологов других специальностей) высказать свое мнение о проблеме.

Чем же так опасен описторхоз?

Если в организм человека попадает много метацеркарий паразита (ведь даже одного съеденного сырого язя, практически в любом Приобском поселке, бывает достаточно, чтобы в организме человека оказалось несколько сотен, а то и тысяч личинок...) и, вдобавок, если человек ест сырую или плохо приготовленную (не в кулинарном, разумеется, а в паразитологическом смысле...) рыбу в течение, скажем, 10–20 и более лет (а это обычное явление, например, в Западной Сибири), паразиты в состоянии причинить своему хозяину множество серьезных неприятностей.

Среди них может быть первичный рак печени или поджелудочной железы (хорошо известно, что, например, районы Среднего Приобья лидируют в мире по этим тяжелейшим патологиям). Могут развиться и другие очень серьезные заболевания печени, произойти осложнения легочных заболеваний, бронхиальной астмы, брюшнотифозного носительства, осложнения беременности и т.д. Словом, — "букет патологий"!

Строго говоря, опасен не столько сам описторхоз, сколько те заболевания, которые с ним связаны или им инициированы. Характеризуя социальный ущерб от описторхоза, специалисты постоянно обращают внимание на то, что число обращений за медицинской помощью по поводу самых различных заболеваний среди больных описторхозом в 3–6 раз больше, чем среди не зараженных паразитом людей, проживающих в тех же местностях.

В России ежегодно регистрируется до 50 и более тысяч больных описторхозом. Ещё лет 10–15 назад по экспертным оценкам число больных описторхозом в Советском Союзе составляло около 2 миллионов человек. После распада Союза, эта цифра не уменьшилась, а, скорее, даже возросла, и сейчас, по-видимому, только в России (не считая Казахстана, Украины, Белоруссии, Молдовы, Литвы...) число больных описторхозом составляет около двух миллионов.

Учитывая всё это, паразитологи с полным основанием относят описторхоз к числу наиболее опасных для человека и широко распространенных в России паразитарных заболеваний.

Описторхоз — гроздь проблем

Врачи справедливо видят в описторхозе серьёзную медицинскую проблему, однако, строго говоря, описторхоз — это, прежде всего, проблема экологическая, связанная с интенсивным биологическим загрязнением окружающей среды. Это также и ветеринарная проблема, так как на стадии метацеркарии описторхисы паразитируют у карповых рыб, а во взрослом состоянии — в организме домашних и диких плотоядных, всеядных и даже некоторых зеленоядных (например, водяная полевка) животных. Это и социальная проблема, связанная с воспитанием у населения паразитологически безопасных навыков приготовления и потребления рыбных блюд. Как и все социальные проблемы, она — наиболее сложна. Это и технологическая проблема, касающаяся разработки и внедрения на рыбообрабатывающих предприятиях технологических режимов обеззараживания рыбы от опасной для человека личиночной стадии паразита.

Почему не ослабевает интерес к описторхозу?

Более чем столетняя история изучения описторхоза позволила накопить огромный фактический материал по самым разным аспектам проблемы, которая, увы, пока не поддаётся радикальному решению. Неослабевающий интерес к описторхозу в конце XX и в начале XXI века имеет несколько причин.

1. Крупные народнохозяйственные программы освоения природных богатств Сибири привели к интенсивному притоку населения в наиболее напряженные очаги заболевания и, вообще, усилили миграционные потоки населения в России. Это ярко высветило экономическое значение описторхоза и его негативное социальное воздействие.

2. По многим позициям описторхоз, несмотря на длительную историю изучения, всё же остаётся недостаточно хорошо изученным. Например, это касается выяснения относительной роли различных окончательных хозяев в циркуляции возбудителя, разработки биоценологических мер профилактики, влияния факторов антропопрессии на паразитарные системы возбудителя в целом и отдельные стадии жизненного цикла описторхиса и т.д.

3. Можно со всей очевидностью утверждать, что описторхоз, вызываемый *Opisthorhis felineus,* по целому ряду составляющих: широчайшему мировому ареалу возбудителя, обширности многочисленных очагов заболевания, манифестности, разнообразию видов хозяев и т.д., является основой в так называемой "мировой описторхозной триаде", состоящей из *O. felineus, O. viverrini* и *Clonorchis sinensis.* Изучая каждый из описторхозов в отдельности (мы вынуждены это делать, т.к. они распространены на почти не соприкасающихся территориях разных стран), паразитологи мира получают возможность взаимодополнять и суммировать накоплен-

ную информацию. Вклад ученых, изучающих проблему описторхоза, вызываемого *Opisthorhis felineus*, в общую копилку знаний — огромный.

4. И, наконец, широкие исследования по проблеме описторхоза позволяют гораздо глубже понять, что мы можем ожидать от стремлений "избавить человечество от паразитов", а чего мы здесь ожидать не в праве...

Несмотря на то, что в отношении описторхоза в настоящее время получены и широко испытаны на практике высокоэффективные антигельминтные препараты, например синтезированный фирмой "Байер" празиквантель, или его отечественный аналог — азинокс, до "победы" над заболеванием ещё очень далеко.

Да и как понимать "победу" над природноочаговым (или как мне иногда приходилось слышать от паразитологов — "природнообусловленным") заболеванием? Описторхоз ведь нельзя победить в примитивном понимании. Нельзя, скажем, переловить всех водяных полёвок, перебить всех кошек, собак, лис, ондатр и т.д. Их даже нельзя вылечить, за исключением ничтожно малого числа животных, содержащихся в питомниках и зверофермах. Нельзя уничтожить всех моллюсков – промежуточных хозяев, и нельзя (как, увы, показал опыт многих стран, ведущих борьбу с другими опасными для человека трематодозами) даже принципиально сократить численность их популяций. Я уже не говорю о том, что применение специальных пестицидных соединений (моллюскицидов) неизбежно наносит серьезный ущерб водным биоценозам. Пройдя через годы ошибок, это начинают понимать многие ученые мира. Не удаются пока и попытки широкого использования биологических мер борьбы с возбудителем на разных стадиях его жизненного цикла. Например, попытки "замены" партенит *O. felineus* на других, безопасных для человека трематод в моллюсках – промежуточных хозяевах, практически не дают результатов.

Что же тогда делать? Выходит, мы бессильны? В чем-то да, в чем-то нет. Если мы захотим уничтожить описторхоз (или любое другое природноочаговое паразитарное заболевание) как **природное явление**, то этого нам сделать не удастся (так и хочется здесь сказать: — к счастью!), но если мы подойдём к описторхозу как к **медицинской проблеме**, в том смысле, что будем продолжать поиск эффективных лекарств, совершенствовать методы диагностики, лечения, профилактики, то успех, скорее всего, достижим.

Профилактика описторхоза

Казалось бы, обезопасить себя от описторхоза — совсем просто. На тех территориях, где распространено заболевание, не следует употреблять в пищу сырую и плохо приготовленную (недоваренную, недожаренную, недосоленую, недокопченую) рыбу семейства карповых. О лечении мы в нашей книге не говорим, это — не наша задача. Сейчас есть российский эфективный и недорогой препарат — азинокс. Как его применять — скажет врач. Основным же способом "борьбы" с описторхозом, как с массовым очаговым заболеванием, является его профилактика.

В 2003 г. вышли в свет Санитарно-эпидемиологические правила и нормативы "Профилактика паразитарных болезней на территории Российской Федерации" (СанПин 3.2.1333-03, М., 2003 г.), куда вошел раздел по описторхозу. Однако, шес-

тью годами ранее, в 1997 г. был издан аналогичный документ, содержащий гораздо более подробную информацию о режимах обеззараживания рыбы от личинок описторхиса (СанПиН 3.2.569-96, М.,1997; приложение № 3). В этих санитарных правилах и нормах и предшествующих методических указаниях (издававшихся в течение 20-и предыдущих лет), автор книги был основным разработчиком. В документах были даны рекомендации, относительно режимов обеззараживания рыбы от личинок описторхиса в результате посола, замораживания, и термической обработки. Учитывая высокую устойчивость метацеркарий описторхиса к воздействию факторов внешней среды, эти режимы (в особенности замораживания и посола) — довольно жесткие. Кратко их привести здесь совсем не сложно.

1. Обеззараживание рыбы от личинок описторхиса **путём посола** обеспечивается применением смешанного крепкого и среднего посола (плотность тузлука с первого дня посола 1,20, при температуре +1…2 °С) при достижении массовой доли соли в тканях рыбы 14%. При этом продолжительность посола должна быть: а) пескаря, уклеи, гольяна, верховки — 10 суток; б) плотвы, ельца, красноперки, голавля, сиица, белоглазки, подуста, чехони, жереха, шиповки, мелких (до 25 см) язей, лещей, линей — 21 сутки; в крупных (свыше 25 см) язей, лещей, линей — 40 суток.

В разделе 13.6 нашей книги мы более подробно приводим некоторые варианты обеззараживания рыбы путем посола, сочетанного с применением уксусной кислоты.

2. Обеззараживание рыбы от личинок описторхиса **путём замораживания** достигается при следующих режимах: а) при температуре в теле рыбы -40 °С — 7 ч; б) при температуре в теле рыбы -35 °С — 14 ч; в) при температуре в теле рыбы -28 °С — 32 часа. Учитывая высокую устойчивость метацеркарий описторхиса к низким температурам, замораживание рыбы при более высоких температурах не гарантирует её обеззараживания.

3. Горячее и холодное копчение, вяление, сушка, а также изготовление консервов обеззараживает рыбу, за исключением язя. Язь охлажденный не может использоваться для производства рыбной продукции вяленой и холодного копчения, т.к. при этом не происходит его обеззараживания от личинок описторхиса. Производство такой рыбной продукции из язя и плотвы допускается только из сырья предварительно замороженного в режимах, указанных выше.

4. Варить рыбу следует кусками не менее 20 минут, а рыбные пельмени — не менее 5 минут с момента закипания.

5. Рыбу (рыбные котлеты) необходимо жарить порционными кусками в жире 15 минут. Крупные куски рыбы весом до 100 г жарить в распластанном виде не менее 20 минут. Мелкую рыбу жарить целиком в течение 15–20 минут.

Меры личной профилактики, помноженные на социальную составляющую, т.е. массовость и грамотность их применения в очагах заболевания, превращаются уже в основу мер общей профилактики.

Санитарное просвещение занимает ведущее место в системе мер профилактики описторхоза. К сожалению, интенсивно развивавшееся в республиках бывшего СССР во второй половине XX века, оно в последние годы почти потеряло свою

остроту и необходимость обязательного постоянного использования в очагах заболевания. Забываются основные формы и методы пропаганды знаний по профилактике описторхоза, а ведь, как известно: "gutta cavat lapidem non vi, sed saepe cadendo"... О том, что капля долбит камень не силой, а именно частым падением, рассуждая о необходимости санитарного просвещения при описторхозе, любил повторять Николай Николаевич Плотников.

Приведу некоторые методические документы, изданные в конце прошлого века, содержащие полезные и не устаревшие к настоящему времени сведения по методам изучения и профилактике описторхоза (помимо сведений о режимах обеззараживания рыбы от личинок *O. felineus*, о них мы уже упоминали странице раньше...). Эти документы создавались в рамках действующей тогда Целевой Комплексной Научной Программы МЗ СССР "Описторхоз" и сейчас уже изрядно подзабыты. Во всех документах автор монографии был соразработчиком и соавтором в большом коллективе специалистов разных профилей:

В России: "Мероприятия по снижению заболеваемости описторхозом в районах интенсивного освоения Западной Сибири". Методические рекомендации. МЗ РСФСР. Тюмень 1985. 18 с.; "Санитарное просвещение в борьбе с описторхозом". Методические рекомендации. Республиканский дом санитарного просвещения. МЗ РСФСР. М. 1989. 13 с.

В Украине: "Методические рекомендации по организации планирования и изучения эпидемиологической ситуации по описторхозу в Украинской ССР" МЗ УССР. Киев. 1982. 17 с.; "Основные направления и рекомендации по профилактике описторхоза на территории Украинской ССР" (Приложение №2 к приказу МЗ УССР № 554, от 19.09.1984). Киев. 1984. 35 с.

В Белоруссии: "Лабораторная диагностика и профилактика описторхоза в Белоруссии". Методические рекомендации. МЗ БССР. Минск. 1991. 16 с.

Литература

Абакумова Е.А. 2002. К вопросу о первом промежуточном хозяине *Opistliorchis felineus* (Rivolta, 1884) // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Мат. 1 межрегиональн. научн.конф.памяти проф. А.А.Мозгового. Новосибирск. С.3–6

Адамов С.А. 1938. К вопросу о роли трематод в патологии печени // Тезисы и атореферат докл. научн. конф. Томского мед. ин-та. Томск. С.14.

Андреева С.И., Старобогатов Я.И. 2001. Новый вид рода *Opisthorchophorus* (Gastropoda, Pectinibranchia, Bithyniidae) из Западной Сибири // Ruthenica. Vol.11. No.1. P.77–78.

Андреева С.И., Абакумова Е.А., Долгий В.Н. 2001. Новые находки моллюсков сем. *Bithyniidae* Западной Сибири // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск. С.14 16.

Авилова И.В., Корбут В.В., Фокин С.Ю. 1994. Урбанизированная популяция водоплавающих (*Anas platyrhynchos*) г. Москвы. М.: изд-во МГУ. 175 с.

Агаджанян А.К., Яценко В.Н. 1984. Филогенетические связи полевок Северной Евразии // Проблемы изменчивости и филогении млекопитающих М.: изд-во МГУ. С.135–190.

Алпысбаев Х.А. 1977. Палеогеография Южного Казахстана в эпоху раннего палеолита // Палеоэкология древнего человека. М.: Наука. С.202 -208.

Астафьев Б.А. 1983. Патогенность, вирулентность и инвазивность гельминтов в аспекте их отношений с хозяевами в естественных и антропогенных биоценозах // Биологич. основы борьбы с гельминтозами животных и растений. М. С.179–181.

Ахрем-Ахремович Р.М. 1963. Описторхоз человека. М.: Гос. изд-во мед. лит. 146 с.

Ахрем-Ахремович Р.М., Ананьина А.П. 1940. К клинике и терапии описторхоза // Мед. паразитол. № 5. С.427–431.

Базитов А.А. 1964. Изучение структуры яиц сибирской двуустки методом фазового контраста // Материалы конф. по мед. паразитологии. Тюмень. С.56 60.

Беклемишев В.Н. 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука. 504 с.

Беляков В.Д. 1983. Проблема саморегуляции паразитарных систем и механизм развития эпидемического процесса // Вестник АМН СССР. № 5. С.3–9.

Беляков В.Д., Голубев Д.Б., Каминский Г.Д., Тец В.В. 1987. Саморегуляция паразитарных систем. Л.: Медицина. 240 с.

Беляков В.Д. 1996. Формулирование и оценка эпидемиологических гипотез на основе анализа среднемноголетних показателей заболеваемости кишечными инфекциями в территориальных, возрастных и социальных группах населения // Региональные проблемы и управление здоровьем населения России. М.: РАЕН. Вып.2. С.26 -46.

Белякова-Бутенко Ю.В. 1969. О морфологии балхашской битинии // Зоол. ж. Т.48. № 6. С.811- 815.

Бенинг А.Л. 1938. Материалы по гидробиологии р. Урал // Труды Казахстанского филиала АН СССР. Т.2. Вып.11. С.153–257.

Березанцев Ю.А. 1954. Трихинеллёз диких животных // Труды Воен. Мед. академии. Т.58. С.196 199.

Березанцев Ю.А. 1975. Подавление воспалительной клеточной реакции личинками гельминтов и специфичность их инкапсуляции в тканях хозяина // Докл. АН СССР. Т.220. № 1. С.227–229.

Березанцев Ю.А. 1981. Преодоление тканевыми личинками гельминтов антигенной несовместимости с хозяином // Работы по гельминтологии М.: Наука. С.47 59

Березанцев Ю.А. 1985. Трихинеллёз // Гельминтозы человека М.: Медицина. С.214 226.

Березанцев Ю.А., Добровольский А.А. 1968. Процессы инкапсуляции метацеркариев трематод в рыбах // Сб. гельминтологических работ. Труды Астраханского заповедника. Астрахань. Вып.11. С.7 -12.

Березанцев Ю.А., Борщуков Д.В., Чеснокова М.В. 1985. Экологические особенности взаимоотношений паразита и хозяина при тканевом паразитизме // Паразитология. Теоретич. и прикладн. проблемы. Киев.: Наукова думка. С.56 -64.

Березанцев Ю.А., Борщуков Д.В., Осков И.В. 1989. Инкапсуляция личинок паразитических нематод и цестод в тканях позвоночных как форма взаимоотношений паразита и хозяина // Паразитологический сборник АН СССР Л.: Наука. № 36. С.131–160.

Беэр С.А. 1968. Генезис и структура ареала описторхоза. Сообщение 1. К истории формирования ареала битиний // Мед. паразитол. № 5. С.677–686.

Беэр С.А. 1969. Поиск моллюскицидов, пригодных для борьбы с *Bithynia leachi* Shepp. промежуточными хозяевами *Opistliorchis felineus* Riv. Сообщен. 3. Избирательное действие низких доз моллюскицидов на битиний, инвазированных церкариями *O. felineus* // Мед. паразитол. № 6. С.674–676.

Беэр С.А. 1970. Генезис и структура ареала *Bithynia leachi* первого промежуточного хозяина описторхисов и экспериментальное изучение некоторых препаратов, токсичных для этих моллюсков. Автореф. дисс... канд. биол. наук. М. 23 с.

Беэр С.А. 1971. Структура ареала описторхоза // Мед. паразитол. № 2. С.150 155.

Беэр С.А. 1972. Алгоритм информационно-логического анализа (на примере оценки влияния природных факторов на численность моллюсков *Bithynia leachi* // Ж. общей биологии. Т.33. Вып.3. С.359 371.

Беэр С.А. 1973. К вопросу о локальном распространении биотопов битиний – промежуточных хозяев описторхисов в Обской пойме // Проблемы общей и прикладной гельминтологии. М. С.186–190.

Беэр С.А. 1973. К вопросу о локальном распространении биотопов моллюсков *Bithynia leachi subsp. inflata* — первых промежуточных хозяев описторхисов в Обской пойме // Проблемы общей и прикладной гельминтологии. М. С.186–190

Беэр С.А. 1974. Моделирование контактов карповых рыб с моллюсками, инвазированными церкариями описторхисов // Мед. паразитол. Т.4. С.458–461

Беэр С.А. 1977. Биологические аспекты проблемы описторхоза // Паразитология. Т.11. № 4. С.289–300.

Беэр С.А. 1978. Взаимоотношения паразит–хозяин в системе моллюск–трематода // Усп. соврем. биол. Т.86. Вып.1(4). С.143–153.

Беэр С.А. 1982. Понятие очаговости при описторхозе // Паразитология. Т.16. № 4. С.274–280.

Беэр С.А. 1982. Экологические основы профилактики описторхоза. Автореф. дисс... докт. биол. наук. М. Паразитология. 50 с.

Беэр С.А. 1985. Описторхоз // Гельминтозы человека М.: Медицина. С.102 120.

Беэр С.А 1989. Этапы эволюции ареалов некоторых описторхид и очагов описторхоза // Описторхоз. Теория и практика. М. С.7–47

Беэр С А. 1993. Роль человеческого фактора в эволюции паразитарных систем // Мед. паразитол. № 5. С.50–58

Беэр С.А. 1996. Моделирование опасных зон контактов хозяев с церкариями трематод // Вопросы популяционной биологии паразитов. М.: ИНПА РАН. С.31–46.

Беэр С.А. 1996. Региональные причинно-следственные связи между различными загрязнениями и заболеваемостью людей паразитозами // Региональные проблемы и управление здоровьем населения России. М.: РАЕН. С.116–124.

Беэр С.А. 1997. Генезис и важнейшие этапы эволюции паразитарных систем некоторых описторхид // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. Труды Института паразитологии РАН. М.: РАН. Т. 41. С.8–24.

Беэр С.А. 1997. Некоторые закономерности распределения трематод в первых промежуточных хозяевах // Экологический мониторинг паразитов. СПб.: Изд. ПО при РАН. С.32 33.

Беэр С.А. 2004. Описторхоз // Качество жизни. Профилактика. 7. С.76–80.

Беэр С.А., Герман С.М. 1986. Гетерогенность популяций промежуточных хозяев описторхиса по степени совместимости с личинками трематод // Материалы 4-го Всесоюзного совещ. по паразитам водных беспозвоночных. М.: Наука. С.15.

Беэр С.А., Макеева В.М. 1973. Положение и изменчивость битиний (Gastropoda) Западной Сибири // Зоол.ж. Т.52. № 5. С.668 675.

Беэр С.А., Еськов К.Ю., Завойкин В.Д. и др. 1973. Распространение моллюсков *Bithynia inflata* в северных районах Томской области и их пораженность партенитами описторхисов // Мед. паразитол. № 5. С.553–557.

Беэр С.А., Завойкин В.Д., Лифшиц А.В., Еськов К.Ю. 1973. Распространение битиний и их пораженность партенитами описторхисов в северных районах Томской области // Мед. паразитол. № 5. С.553–557.

Беэр С.А, Бочарова Т.А., Завойкин В. Д. и др. 1974. Инвазия метацеркариями описторхисов карповых рыб Оби на севере Томской области // Мед. паразитол. № 1. С.190–194.

Беэр С.А., Лифшиц А.В., Маслова Л.К., Завойкин В.Д. 1976. Локальность распространения и экология моллюсков *Bithynia inflata* на севере Томской области. Сообщ. 1. Влияние паводков на характер распространения битиний в пойменных водоемах. Роль абиотических факторов // Мед. паразитол. № 1. С.74–82.

Беэр С.А., Чагин К.П. 1976. Моллюскицидные и церкарицидные свойства антибиотика фитобактериомицина // Мед. паразитол. № 5. С.554–556.

Беэр С.А., Лурье А.А. 1978. Способ мечения моллюсков. Авторск. свидет. на изобретение № 642890, от 21 сент. Б.И. № 28. С.246.

Беэр С.А., Лурье А.А. 1979. Радиоизотопное мечение пресноводных моллюсков // VI Всесоюзн. совещ. по изуч. моллюсков. Л. С. 155.

Беэр С.А., Лурье А.А. 1980. Изучение миграционных способностей моллюсков *Bithynia inflata* в Западно-Сибирском очаге описторхоза с применением радиомаркировки // Паразитология. Т.14. № 2. С.103–107.

Беэр .А., Лысенко А.Я. 1996. Паразитологический профиль России: одниз возможных путей оценки // Региональные проблемы и управление здоровьем населения России. М.: Изд. РАЕН. Вып.2. С.101–116.

Беэр С.А., Герман С.М. 1987. Восприимчивость моллюсков *Bithynia inflata* из разобщенных популяций к заражению *Opisthorchis felineus* из разных очагов описторхоза // Паразитология. Т.21. Вып.4. С.585–588.

Беэр С.А., Бисариева Ш.С., Герман С.М., Дитрих О., Гибода М. 1991. Функциональные особенности ультраструктуры внешних оболочек яиц описторхид. Сообщение 2. Механизмы удерживания яиц на субстратах // Мед. паразитол. № 6. С.32–36.

Беэр С.А., Герман С.М. 1993. Экологические предпосылки обострения ситуации по церкариозам в городах России (на примере Московского региона) // Паразитология. Т.27. Вып.6. С.441–449.

Беэр С.А., Герман С.М. 1994. Экологические предпосылки распространения шистосоматидных дерматитов (церкариозов) в Москве и Подмосковье // Мед. паразитол. № 1. С.16–19.

Беэр С.А., Солонец Т.М., Дороженкова Т.Е., Жукова Т.В. 1995. Церкариозы, вызываемые церкариями шистосоматид в Нарочанской рекреационной зоне (Белоруссия) // Мед. паразитол. № 3. С.8–11.

Беэр С.А., Герман С.М. 1995. Популяционные аспекты совместимости промежуточных хозяев и партенит трематод // Тез. докл. 6-го Всероссийского симпозиума по популяционной биологии паразитов (Борок, 23–25 янв.1996 г). М.: ИНПА РАН. С.11–13.

Беэр С.А., Булат С.А. 1997. Полиморфизм геномной ДНК фаз развития трематод // Актуальн. вопросы теоретической и прикладной трематодологии и цестодологии. Материалы ВОГ. М. С.16–19.

Беэр С.А., Булат С.А. 1998. Исследование полиморфизма геномной ДНК трематод в разных фазах развития // Паразитология. Т.32. № 3. С.213–220.

Беэр С.А., Воронин М.В. 2004. Концепция клоновости у трематод, стартовые позиции // Основные достижения и перспективы развития паразитологии М.: ИНПА РАН. С.54–56.

Бизюлявичус С.К. 1969. К вопросу природного очага описторхоза на побережье залива Куршю Марес // Acta Parasitol. Lituanica. № 9. С.5–10.

Бисариева Ш.С. 1991. Эколого-эпидемиологическая характеристика описторхоза в Казахстане. Реф. дисс… канд. биол. наук. М.: ИМПиТМ. 22 с.

Бисярина В.П. 1950. К вопросу о состоянии реактивности организма при описторхозе у детей // Труды Омского мед. ин-та. Омск. Вып.14. С.171–185.

Близнюк И.Д. 1969. Экспериментальное заражение рыб свободноплавающими церкариями кошачьей двуустки // Вестн. зоол. № 3. С.76–79.

Богачев В.В. 1961. Материалы к изучению истории пресноводной фауны Евразии. Киев: изд-во АН УССР. 150 с.

Боев С.Н. 1954. О природной очаговости легочных нематодозов жвачных животных в Казахстане // Природная очаговость заразных болезней в Казахстане. Алма-Ата. Вып.2. С.165–170.

Боев С.Н., Гвоздев Е.В. 1971. Формы очаговости гельминтозов // Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии животных. Вып.6. С.40–44.

Богоявленский Ю.К. 1986. Микроморфологические и гистохимические исследования тканей *Opisthorchis felineus* после применения антигельминтиков // Актуальн. проблемы описторхоза. Томск. С.8–9.

Богоявленский Ю.К., Начева Л.В., Казанцева Г.Н. 1989. Сравнительные гистохимические исследования тегумента, паренхимы и кишечного эпителия трематоды *Opisthorchis felineus* после применения антигельминтиков // Проблемы паразитологии и гельминтологии. М. С.7–10.

Бочарова Т. А. 1979. Проблемы природной очаговости описторхоза в Западной Сибири // Мат. межобл. научно-практич. конф. по проблеме описторхоза человека. Томск. С.22–24.

Брускин Б.Р. 1954. Некоторые вопросы эпидемиологии болезни Виноградова (описторхоза) на севере Омской области. Автореф. дисс… канд мед. наук. Омск. 18 с.

Брускин Б.Р. 1955. К эпидемиологии описторхоза на севере омской области // Сб. тез. и авторефератов. Омского мед. ин-та. Омск. С.26–28.

Брускин Б.Р. 1956. Некоторые вопросы биологии моллюсков *Bithynia leachi* // Труды Омского мед. ин-та. Вып.19. С.81–88.

Булат С.А., Кабоев О.К., Мироненко Н.В., Ибатуллин Ф.М., Лучкина Л.А., Суслов А.В. 1992. Полимеразная цепная реакция с универсальными праймерами для изучения геномов // Генетика. Т.28. № 5. С.19–28.

Булат С.А., Мироненко Н.В. 1996. Идентификация грибов и анализ их генетической изменчивости методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с геноспецифическими и неспецифическими праймерами // Генетика. Т.32. № 2. С.165–183

Булат С.А., Мироненко Н.В., Жарова В.П., Нагорная С.С. 1992б. Видоидентификация грибов методом полимеразной цепной реакции с универсальными олигонуклеотидами // Цитология и генетика (Киев). Т.26. № 2. С.25–31.

Булат С.А., Мироненко Н.В., Кабоев О.К. 1989. Способ идентификации вида организма // Патент России. № 1833644 от 20.11.89.

Булат С.А., Стрелкова М.В., Сысоев В.В. 1992. Идентификация маркерных штаммов *Leishmania major, L. turanica, L. gerbilli* методом полимеразной цепной реакции с универсальным праймером // Мед. паразитол. № 1. С. 21–22.

Быков В.П. 1987. Изменение мяса рыбы при холодильной обработке: автолитические и бактериальные процессы. М.: Агропромиздат. 221 с.

Ванятинский В.Ф., Мирзоева Л.М., Поддубная А.В. 1979. Болезни рыб. М.: Пищевая промышленность. 232 с.

Василькова З.Г. 1955. Методы гельминтологических исследований. М. 226 с.

Варман Е.Г. 1955. К клинике описторхоза у детей // Сб. тез. и авторефератов научн. конф. Омского мед. ин-та. Омск. С.26–28.

Величко А.А. 1973. Природные процессы в плейстоцене. М: Наука. 240 с.

Величко А.А. 1981. Археология и палеогеография позднего Палеогена Русской равнины. М: Наука. 145 с.

Вершинский Б.В. 1964. Картографирование природноочаговых болезней в связи с изучением их географии в СССР // Медицинская география. Иркутск. С.62–103.

Винников М.Э. 1946. Аллергические реакции при описторхозе // Сб. авторефератов и тезисов научной конф. Омск. С.32.

Винников М.Э. 1948. Актуальные вопросы описторхоза // Сб. тезисов и авторефератов научн. конф. Омск. С.31–34.

Винников М.Э. 1952. Описторхоз // Труды Омского мед. ин-та. Омск. Вып.18. С.133–147.

Винников М.Э. 1956. Опыт применения дозированной описторхозной аллергической пробы с учетом влияния фазовых состояний нервной системы // Тр. Омского мед.ин-та. Вып.20. С.67–68.

Винников М.Э. 1959. Клиника и диагностика описторхоза // Труды Всесоюзн. Конф. терапевтов. Новосибирск. С.407 415.

Виноградов К.Н. 1892. Второй случай сибирской двуустки (*Distomum sibiricum*) в печени человека // Труды Томского о-ва естествоиспытателей. Томск. Т.3. С.131–135.

Виноградов К.Н. 1893. О глистах, паразитирующих в человеческом теле, по данным патологоанатомических вскрытий в Томском университете // Известия Томского университета. Томск Т.5. С.348–360.

Виноградов Л.И. 1970. Циркуляция возбудителя описторхоза *Opisthorchis felineus* в условиях Семипалатинской области. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Алма-Ата. 22 с.

Витковская Г.Л. 1950. Физиотерапия описторхоза печени // Томский обл. НИИ физических методов лечения и курортологии. Сб.трудов. Томск. Вып.17. С.170–176.

Галактионов К.В. 1993. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем. Апатиты: Кольский НЦ РАН. 185 с.

Галактионов К.В., Добровольский А.А. 1998. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука. 400 с.

Гвоздев Е.В. 1954. К вопросу о значении диких куриных в резервации гельминтозов домашних птиц // Природная очаговость заразных болезней в Казахстане. Алма-Ата. Вып.2. С.171 177.

Герман С.М., Беэр С.А. 1984. Способ определения жизнеспособности яиц гельминтов. Авторское свидет. на изобретение: № 1082402 от 14 сент 1982 г. Б.И. № 12. С.12.

Герман С.М., Беэр С.А., Стратан Н.М. 1987. Способ определения жизнеспособности мирацидиев трематод. Авторское свидет. на изобретение: № 1327882, от 28 марта 1986 г. Б.И. № 29. С.61

Герман С М., Беэр С.А. 1987. Различия в восприимчивости моллюсков из разных популяций к экспериментальному заражению *O. felineus* // Паразитология. Вып.3. С.504–508.

Герман С.М. 1988. Взаимоотношения возбудителя описторхоза с промежуточными хозяевами моллюсками (разработка экспериментальных методов исследований, популяционные аспекты совместимости. Автореф. дисс... канд. биол. наук. М. 23 с.

Герман С.М., Бебрис Н.К. 1986. Изучение условий выхода мирацидиев описторхиса в организме моллюсков // Тез. 4-го Всес. Симпоз. по паразитам и болезням водных беспозвоночных. М.: Наука. С.32 34.

Герман С.М., Беэр С.А. 1984. Метод определения жизнеспособности яиц описторхиса, основанный на выходе мирацидиев в экспериментальных условиях // Мед. паразитол. № 1. С.57–61.

Герман С.М., Беэр С.А., Стратан Н.М. 1987. Метод определения жизнеспособности мирацидиев дикроцелиума // Мед. паразитол. № 5. С.90–92.

Герман С.М., Беэр С.А. 1986. Методы определения жизнеспособности яиц описторхиса, основанные на стимуляции выхода мирацидиев; экспериментальное заражение моллюсков // Методы исследования при описторхозе. Омск. С.101 108.

Гинецинская Т.А. 1959. К фауне церкарий моллюсков Рыбинского водохранилища. Влияние экологических факторов на зараженность моллюсков партенитами трематод // Вести. Ленинградск. унив. Вып.21. С.62–67.

Гинецинская Т.А. 1968.Трематоды Их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука. 422 с.

Глазков Г.А. 1977. К методике выделении метацеркариев сибирской двуустки из мышечной ткани пораженной рыбы // Проблема описторхоза в Западной Сибири. Л. С.53 54.

Глазков Г.А. 1979. Выделение метацеркариев некоторых трематод из пораженной ткани рыб методом переваривания в искусственном желудочном соке // Болезни и паразиты рыб ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск. С.72–82.

Гожик П.Ф., Присяжнкж В.А. 1978. Пресноводные и наземные моллюски миоцена правобережной Украины. Киев.: Наукова думка. 172 с

Голубева Н.А. 1945. К вопросу об обмене веществ у *Opisthorchis felineus* // Мед. паразитол. № 4. С.45–48.

Голубкова Ф.Г. 1948. О поражении желчного пузыря при описторхозе // Сб. тез. и автореф. научн. конф. Омского мед. ин-та. Омск. С.51–52.

Голубкова Ф.Г. 1955. Интерорецепторные влияния с желудка и двнадцатиперстной кишки на желчевыделение у больных хроническим холециститом и описторхозом // Сб. тез. и автореф. научн. конф. Омского мед. ин-та. Омск. С.44–46.

Горбунова Л.А., Смаилова А.Н. 1984. Современная ситуация по описторхозу в Шидертинском и Сарысуйском природных очагах // Материалы XI Всесоюзн. конф. по природной очаговости болехней. Тюмень – Алма-Ата. С.88–90.

Горячев П.П. 1955. Биология *Opisthorchis felineus* (Rivolta, 1884) в условиях Западной Сибири Автореф. дисс... докт биол. наук. М. 16 с.

Горячев П.П. 1959. Некоторые особенности развития описторхиса в промежуточном хозяине в условиях Западной Сибири // Сборник работ по гельминтологии, посвящ. 80-лет. акад. К.И. Скрябина. М.: ВИГИС. С.119-122.

Горячев П.П. 1964. Экспериментальные данные о заражении дополнительного хозяина личинками возбудителя описторхоза // Тез. докл. научн. конф. по мед. паразитологии. Тюмень. С.61-65.

Гродзенский Д.Э. 1966. Радиобиология. М.: Атомиздат. 231 с

Дарченкова Н.Н. 1976. К методике картирования гельминтозов на территории СССР // Вопросы медицинской географии. М. С.10–17.

Демченко И.А. 1954. О борьбе с описторхозом на Украине // Мед. паразитол. Вып.3. С.279 281.

Довгалёв А.С. 1974. Метагонимоз в Приамурье // Мед. паразитол. № 5. С.680-685.

Довгалёв А.С. 1975. Биология возбудителя метагонимоза и эпидемиология вызываемого ими заболевания в Нижнем Приамурье. Автореф. дисс... канд. мед. наук. М. 23 с.

Догель В.А. 1947. Курс общей паразитологии. Л.: Учпедгиз. 371 с.

Догель В.А. 1962. Общая паразитология. Л.: Наука. 390 с.

Долгих А.В. 1965. Личинки трематод - - паразиты моллюсков Крымского побережья Черного моря. Автореф. дис... канд. мед. наук. Львов.

Дроздов В.Н. 1962. Выживаемость яиц *Opisthorchis felineus* (Rivolta, 1884) в различных условиях внешней среды // Мед. паразитол. № 3. С.323-326.

Дроздов В.Н. 1963. К изучению природной очаговости описторхоза в Западной Сибири // Мат. итоговой научн. конф. по природно-очаговым болезням. Тюмень. С.198 200.

Дроздов В.Н. 1965. О способах проникновения личинок описторхиса в рыб // Зоол. ж. Т.44. Вып.9. С.1405-1406.

Дроздов В.Н., Зубов Н.А., Варман Е.Г. 1969. Описторхоз у детей. М.: Медицина. 135 с.

Дроздов В.Н., Клебановский В.А. 1964. Очаги дифиллоботриоза на севере Омской области // Мат. научн. конф. по мед. паразитологии. Тюмень. С.141-150.

Елисеев В.Г. 1961. Соединительная ткань М.: Медгиз. 416 с.

Жадин В.И. 1952. Моллюски пресных вод СССР. М.–Л.: изд-во АН СССР. 375 с.

Заблоцкий Д.К., Пирогов В.В. 1968. Биология *Bithynia leachi* (Sherp) и структура описторхозного очага в Астраханской области // Паразитология. Т.2. С.509–513.

Зажигин В.С. 1980. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. М.: Наука. 155 с.

Завадский К.М. 1968. Вид и видообразование. Л.: Наука. 403 с.

Завойкин В. Д., Беэр С.А., Фирсова Р.А. и др. 1973. Некоторые вопросы эпидемиологии описторхоза на севере Томской области // Мед. паразитол. № 6. С.716–721.

Завойкин В.Д., Беэр С.А., Бабаева О.Б. 1976. К структуре очага описторхоза в Томской области // Вопросы мед. гельминтологии. М. С.38–42.

Завойкин В.Д., Новосильцев Г.И., Плющева Г.Л., Беэр С.А., Бабаева О.Б., Бочарова Т.А. 1979. Сравнительная описторхозная ситуация на крупнейших притоках Оби. Описторхоз на Кети и Чулыме // Мед. паразитол. № 4. С.20-25.

Завойкин В.Д., Беэр С.А., Романенко Н.А., Бочарова Т.А. 1975. Сравнительная пораженность описторхозом некоторых районов Томской области // Мед. паразитол. № 2. С.154-157.

Завойкин В.Д., Новосильцев Г.И., Плющева Г.Л., Беэр С.А., Бабаева О.Б., Бочарова Т.А. 1979. Сравнительная описторхозная ситуация на крупнейших притоках Оби. Описторхоз на Кети и Чулыме // Мед. паразитол. № 4. С.20-25.

Зазорнова О.П. 1987. Морфогенез метацеркарий *Cotylurus hebraicus* Lubois 1934 (Trematoda, Strigeidae) // Тез. докл. научн.конф. ВОГ. М. С.62-67.

Здун В.И. 1961. Личиночные формы *Opisthorchis felineus* в моллюске *Bithynia leachi* // Проблемы паразитологии. Вып.1. Киев. С.279-291.

Зеля О.П. 1984. Поисковое поведение мирацидиев трематод // Успехи соврем. биологии. № 4. С.150-157.

Зернов С.А. 1949. Общая гидробиология. М.-Л.: изд-во АН СССР. 582 с.

Звягина В.В. 1993. Жизнеспособность и состояние гликогена метацеркарий *Opisthorchis felineus* // 40-й симпозиум по паразитам и болезням рыб и гидробионтов ледовитоморской провинции. Мат. симп. Улан-Удэ. С.14-15.

Звягина В.В. 1994. Гистологические и гистохимические особенности метацеркарий возбудителя описторхоза // Гельминтозоонозы -- меры борьбы и профилактики. Тез.докл. научн. конф. ВОГ. С.69-71.

Звягина В.В. 1995. Структурно-функциональные особенности метацеркарий *Opisthorchis felineus:* оптимизация способов обеззараживания и контроля рыбы, инвазированной личинками возбудителя описторхоза. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Тюмень. 16 с.

Звягина В.В., Лазарева О.А., Шелиханова Р.М. 1991.Состояние защитных образований метацеркарий *Opisthorchis felineus* в тканях спонтанно инвазированной рыбы // Описторхоз. Современное состояние проблемы, перспективы развития. Сб.тез. юбилейн. конф. Тюмень. С.61-63.

Звягина В.В., Начева Л.В., Гребенщиков В.М. 1992. Распределение липидных веществ в метацеркариях сибирской двуустки // Мат. X научн. конф., посвящ. теоретическим и практическим вопросам общей и экологической паразитологии. Кемерово. С.29-30.

Звягина В.В., Начева Л.В. 1992. Состояние и особенности энергетического запаса метацеркарий описторхиса // Тез. докл. областной научин. конф., посвящ. 70-летию сан-эпид. службы. Тюмень. С.24-25.

Звягина В.В., Начева Л.В. 1993. Состояние гликогена в органах и тканях метацеркарий *Opisthorchis felineus* // Мед. паразитол. № 5. С.23-26.

Иванских В.И. 1991. Исследование цист и эксцистированных *O. felineus* методом электронной микроскопии // Описторхоз. Современное состояние проблемы, перспективы развития. Сб. тез. юбилейн. конф. Тюмень. С.71-74.

Иванских В.И. 1993. Изучение поверхности цист и эксцистированных метацеркарий *O. felineus* методом сканирующей электронной микроскопии // Паразитология. Л. Т.27. № 1. С.54-58.

Иванских В.И., Бычков В.Г., Кашуба Э.А. 1989. Сканирующая электронная микроскопия поверхности метацеркарий и эксцистированных *O.felineus* // Компенсаторно-приспособительные механизмы внутренних органов и головного мозга в норме, патологии и эксперименте. Тез докл. научн. конф. Тюмень. С.23-25.

Икрамов Э.Ф. 1992. Экологические аспекты онтогенеза гельминтов, развивающихся с участием беспозвоночных в горных экосистемах Узбекистана. Автореф. дисс... канд. биол. наук. М. 20 с.

Ильинская О.П. 1983. Улитки (*Helix vulgaris*). Автореф. дисс... канд. биол. наук. М.: МГУ. 23 с.

Исайчиков И.М. 1925. К фауне паразитических червей домашних плотоядных Западной Сибири // Ветеринарный труженик. Вып.5. С.1-8.

Исайчиков И.М., Шустер Г.А. 1929. К характеристике глистных заболеваний населения Омского исправдома // Русский журнал тропической медицины. Т.2. С.140-142.

Кассирский И.А., Плотников Н.Н. 1964. Болезни жарких стран. М.: Медицина. 456 с.

Кастлер Г. 1960. Азука теории инфонрмации // Теория информации в биологии. М. С.8-53.

Кеннеди К. 1978. Экологическая паразитология. М.: Мир. 230 с.

Клебановский В.А. 1984. Новые данные об ареале описторхоза в Центральной Сибири // Мед. паразитол. № 3. С.7–11.

Клебановский В.А. 1985. Дифиллоботриозы // Гельминтозы человека. М.: Медицина. С.164–179.

Киричек В.С., Белоусов М.Н., Никитин А.С. 1984. Новые данные по эпидемиологии тениаринхоза в районах Крайнего Севера СССР (по материалам наблюдений в Ямало-Ненецком автономном округе) // Мед. паразитол. № 6. С.27–33.

Ковальчук Е.С. 1979. Гельминты диких промысловых млекопитающих Тюменской области и некоторые вопросы их экологического анализа // Экология и морфология гельминтов Западной Сибири. Новосибирск: Наука. С.56–93.

Козловская Л.С. 1951. К истории субфоссиальной фауны моллюсков некоторых озер Зауралья и Северного Казахстана // Труды лаб.сапропельных отложений. С.108–126.

Колесников И.Н. 1964. Стратиграфия континентального мезозоя Забайкалья // Стратиграфия и палеонтология мезозойских и кайнозойских отложений Восточной Сибири и Дальнего Востока. М-Л.: АН СССР. 140 с.

Колокольцев М.М., Афраков В.Ф., Колокольцев И.А. 1984. Описторхоз у домашних кошек Тайшетского района Иркутской области // Мед. паразитол. № 3. С.82–83.

Колокольцев М.М. 1988. Распространение и экология моллюсков *Bithynia inflata*, промежуточных хозяев *Opisthorchis felineus* в водоемах р. Бирюсы // Мед. паразитол. № 3. С.58–60.

Колмакова Л.Ф. 1958. Функциональное состояние печени у больных описторхозом. Автореф. дисс... канд. мед. наук. Томск. 18 с.

Кондинский Г.В. 1974. О культивировании описторхисов // Вопросы краевой инфекционной патологии. Тюмень. С.169–170.

Кондинский Г.В., Звонарева Г.П. 1977. О некоторых методических подходах к изучению взаимоотношений между описторхисами и брюшнотифозными бактериями // Проблема описторхоза в Западной Сибири. Л. С.59–64.

Кондинский Г.В., Брон Н.В. 1973. Динамика размножения брюшнотифозных бактерий в описторхисах при совместном культивировании // Вопросы краевой инфекционной патологии. Тюмень. С.82–85.

Кондратьев В.И. 1932. К клинике и терапии описторхоза // Мед. паразитол. № 3. С.140–143.

Контримавичус В.Л. 1982. Современные проблемы экологической паразитологии // Ж. общ. биол. Т.43. № 6. С.764–774.

Контримавичус В.Л. 2004. Плейстоценовая история Голарктики и связанные с ней вопросы систематики и филогеографии гельминтов // Основные достижения перспективы развития паразитологии. М.: РАН. С.140–141

Корнакова Е.Е. 1989. Строение паренхимы *Udonella murmanica* (Turbellaria, Udonellida) и основные тенденции в эволюции соединительной ткани плоских червей // Паразитологический сборник. Л.: Наука. № 36. С.161–178.

Коряковцева Л.П., Карпенко С.В., Чечулин А.Л. 1991. О необычной локализации метацеркарий *O. felineus* (Riv., 1884) в карповых рыбах // 9 Всесоюзн. совещ. по паразитол. и болезням рыб. Л. С.65–66.

Кривенко В.В. 1979. Действие факторов внешней среды на выживаемость яиц описторхиса в водоемах и почве // Гигиена и санитария. Вып.4. С.80–84.

Кривенко В.В. 1981. Выживаемость яиц описторхиса во внешней среде // Современное состояние проблемы описторхоза. Л. С.19–27.

Кривенко В.В., Беэр С.Л., Мефодьев В.В., Стругова А.С. 1988. Пресноводные моллюски гастроподы, как элиминаторы яиц возбудителя описторхоза // Мед. паразитол. № 6. С.53–56.

Кротов А.И. 1961. Экспериментальная терапия гельминтозов. М.: Медгиз. 101 с.

Крылов Г.Г. 1991. Пролиферативный эффект описторхиса — основа жизнеобеспечения паразита // Описторхоз, современное состояние, проблемы, перспективы развития. Тюмень. С.111–113.

Крылова Л.И. 1983. Малакофауна антропогена Южного Зауралья // Моллюски, систематика, экология и закономерности распространения. Л.: Наука. С.143–145.

Кузьмин А.С., Сафронова Т.М. 1997. Изменение гистологического строения тканей рыбы при ее хранении // Рыбное хозяйство. М. № 5. С.73–75.

Куница М.О. 1991. Ареали *Bithynia leachi* (Shepp.) у плейстоцени Украини та деяки питания палеозоо-географии // Палеонтологичний збірник. Львів. № 28. С.27–30.

Куница Н.А. 1979. Малакофауна плейстоцена Прикарпатья // Моллюски, основные результаты их изучения. Л.: Наука. С.177–179.

Куница Н.А. 1983. Палеогеографические реконструкции плейстоцена по малакофаунистическим данным. Автореф. дисс... докт. биол. наук. Киев: Ин-т геофизики им. С.И. Субботина АН УССР. 46 с.

Куница Н.А. 1974. Стратиграфия и малакофауна плейстоцена Украины. Черновцы: изд-во Черновицкого ГУ. 82 с.

Куприянова-Шахматова Р. А. 1964. Личинки трематод пресноводных моллюсков Среднего Поволжья и некоторые наблюдения по их экологии // Уч. зап. Горьковск. унив. Вып.62, С.27 40.

Куприянова-Шахматова Р. А. 1957. Фауна личинок трематод пресноводных моллюсков Среднего Поволжья. // Тез. докл. научн. конф. Всесоюзн. о-ва гельминтологов. Ч.1. С.165 -166.

Куприянова-Шахматова Р. А. 1961. Некоторые наблюдения по экологии личинок трематод // Helminthologie (Brarisl.). Т.3. С.193–199.

Курлов М.Г. 1911. К распространению плоских глист в Томске // Сибирская врачебная газета. № 31. С.361–363.

Курочкин Ю.В., Суханова Г.И., Киэу Тунг Лам. 1985. Парагонимоз // Гельминтозы человека. М.: Медицина. С.128–132.

Кучурук В.В. 1972. Структура, типология и районирование природных очагов болезней человека // Итоги развития учения о природной очаговости болезней человека и дальнейшие задачи. М. С.181–211.

Лебедев Б.И. 1995. Очерки по биоразнообразию и эволюционной паразитологии. Владивосток: РАН. Дальнаука. 206 с.

Леванидов И.П. 1959. Водоудерживающая способность мяса рыбы и ее значение при посоле // Труды ВНИИМРХ (ВНИРО). М. Т.XL. С.21–37

Левич А.П. 1976. Понятие устойчивости в биологии. Математические аспекты // Человек и биосфера. М.: изд-во МГУ. Вып.1. С.138 174.

Лейкина Е.С. 1963. Эпидемиологическая классификация гельминтозов человека // Гельминтоза человека, животных и растений и борьба с ними. М. С.327–331.

Лейкина Е.С. 1967. Важнейшие гельминтозы человека. М. 368 с.

Лейкина Е.С. 1970. Применима ли эпидемиологическая классификация заразных болезней Л.В. Громашевского к гельминтозам? // Мед. паразитол. Т.39. № 2. С.149–153.

Лейкина Е.С. 1969. Природная очаговость гельминтозов человека // Проблемы природной очаговости гельминтозов человека. Тюмень. С.12–14.

Лейкина Е.С. 1984. Типы очагов основных гельминтозоонозов в СССР // Мед. паразитол. № 2. С.51 -57.

Лисицкая Л.С. 1957. Некоторые вопросы биологии промежуточного хозяина *Opisthorchis felineus*, моллюска *Bithynia leachi* // Тр. научн. конф. за 1956 г. Ростовского гос. мед. ин-та. Ростов на Дону. С.837 839.

Лисовский Ф.М. 1955. Дуоденальный стаз при лямблиозе и описторхозе. Автореф. дис... канд. мед. наук. Томск. 20 с.

Логачев Е.Д., Серебренникова Н.Г. 1969. О развитии половых клеток у битинии // Вопросы малакологии Сибири. Томск: изд-во Томск. ун-та. С.24 26.

Лосев О.Л. 1969. Использование каналов связи при выделении нозоареала // ВИНИТИ. Итоги науки. Сер. мед. географ. Вып.3. С.75–83.

Лосев О.Л. 1970. Опыт применения информационного анализа для выявления им оценки предпосылок распространения паразитарных болезней. // Вопросы мед. паразитологии. М. С.193 201.

Лурье А.А., Беэр С.А. 1980. Новый метод мечения пресноводных моллюсков // Зоол. ж. Т. 59. № 4. С.609–614.

Лурье Ю.Ю. 1973. Унифицированные методы анализа вод. М. 300 с.

Лысенко А.Я. 1981. Тропические и паразитарные болезни // Научн. тр. ЦОЛИУВ. С.88–100.

Лысенко Ф.Я., Беэр С.А. 1993. Паразитарные болезни в России (региональный аспект проблемы) // Региональные проблемы здоровья населения России. М. С.278–301.

Мамонтова И.Г. 1950. Состояние вегетативной нервной системы при описторхозе у детей // Труды Омского мед. ин-та. Омск. Вып.14. С.195–200.

Мартинсон Г.Г. 1961. Мезозойские и кайнозойские моллюски континентальных отложений Сибирской платформы Забайкалья и Монголии. М.-Л.: изд-во АН СССР. 160 с.

Мартинсон Г.Г., Великжанова Л.С. 1960. Солоноватые моллюски из нижнего мела Западно Сибирской низменности // Тр. Всес. нефт. и геол.-разв. ин-та. Вып.154. Палеонтологич. сб. № 2. С.207–225.

Мартинсон Г.Г., Шувалов В.Ф. 1976. Стратиграфия и ископаемые моллюски нижне меловых озерных отложений Заалтайской Гоби и Монголии // Ископаемые пресноводные моллюски и их значение в палеонтологии. Л.: Наука. С.20–50.

Мартынов В.Ф. 1957. О зараженности рыб Ханты-Мансийского национального округа метацеркариями *O. felineus* // Мед.паразитол. Т.26. №.1. С.68.

Мартыненко В.Б., Щербаков А.М., Зорихина В.И. 1983. Сероэпидемиологическое изучение очагов эхинококкоза в центральной Якутии // Мед. паразитол. № 2. С.10–15.

Мартыненко В.Б., Шубин А.Г., Мордосов И.И. 1984. Возможность формирования в Якутии поселковых очагов многокамерного эхинококкоза (альвококкоза) // Мед. паразитол. № 6. С.25–27.

Мацуй В.М., Мухамеджанов С.М., Ерофеев В.С. 1973. Поздний кайнозой Казахстанского Прииртышья. Алма-Ата: Наука Каз.ССР. 143 с.

Медзявичус А., Баракаускас А., Кайрюкштис И. 1969. Природноочаговые болезни в Литовской ССР // Acta Parasitol. Lituanica. № 9. С.127–132.

Меттлер Л., Григг Т. 1972. Генетика популяций и эволюция / Перевод с англ. М.: Мир. 323 с.

Мизеров Б.В., Черноусов С.И., Абрамов С.П. 1971. Аллювиальные и озерно-аллювиальные кайнозойские отложения Среднего Приобья. Новосибирск: Наука. 212 с.

Мирошниченко М.П. 1954. Битинии Западной Сибири. Исследование экологии моллюсков в связи с их ролью в распространении описторхоза. Автореф. дисс… канд. биол. наук. Томск. 18 с.

Мирошниченко М.П. 1956. Изменчивость битиний Западной Сибири // Тр. Томского гос. ун-та. Т.142. С.101–110.

Митрохин В.У. 1964. К вопросу о распространении, экологии Битинии Личи в водоемах низовья Иртыша и зараженности этого моллюска личиночными стадиями описторхисов // Мат. конф. по мед. паразитологии. Тюмень. С.96–98.

Микитюк П.В., Житенко П.В., Осетров В.С. 1989. Ветеринарно-санитарная экспертиза рыбы. Справочник. М.: Агропромиздат. 207 с.

Мокроусов А.В., Булат С.А. 1992. Различение биологических видов гриба *Aureobosidium pullulans* методом полимеразной цепной реакции с универсальными праймерами // Генетика. Т.28. № 4. С.31–38.

Мотуз В.Н. 1965. Моллюски из четвертичных отложений долин Днепра в пределах Белорусской ССР // Моллюски, вопросы теоретической и прикладной малакологии. Л.: Наука. С.58–60.

Мошковский Ш.Д. 1950. Основные закономерности эпидемиологии малярии. М. 323 с.

Мясоедов В.С. 1960. Эпидемиология описторхоза. Томск. 100 с.

Мясоедов В.С. 1953. Выживаемость личинок кошачьей двуустки при различной технологии обработки рыбы // Тр. Томск. гос. ун-та. Т.125. С.267–276.

Мясоедов В.С., Никонов С.П. 1964. Биоценозы моллюска Битиния Личи в водоемах Тюменской области // Материалы научной конф. по мед. паразитологии. Тюмень. С.99–103.

Начева Л.А. 1977. Микроморфологические и гистохимические исследования покровных тканей и кишечника некоторых дигенетических трематод в норме и при действии антигельминтиков. Автореф. дисс… канд. биол. наук. Алма-Ата. 22 с.

Начева Л.А. 1994. Гистохимическая реактивность органов и тканей описторхисов при действии азинокса // Гельминтозоонозы — меры борьбы и профилактики. Тез. докл. научн. конф. ВОГ. М. С.103–105.

Нацвлишвили М. Г. 1973. Сезонная динамика инвазии моллюсков личинками трематод в условиях окрестностей г. Тбилиси // Сообщ. АН Грузинск. ССР. № 3. С.725–727.

Обгольц А.А., Клебановская И.А., Клебановский В.А. Смирнов П.П. 1980. Распространение альвококкоза и эхинококкоза на Таймыре // Мед. паразитол. № 5. С.56–60.

Ожерельев В.В., Поцелуев А.Н. 1987. Оценка значения притоков рек в функционировании Обь-Иртышского очага описторхоза // Паразитарные болезни человека Западной Сибири. Омск. С.56–64.

Опимарин П.Г. 1981. О групповой локализации у трематод // Работы по гельминтологии. М.: Наука. С.145–152.

Павлова Н.В., Тюльпанова А.Ф. 1954. О взаимоотношениях личинок гельминтов и бактерий // Тр. 1-го Моск. пушно.-мех. ин-та. Т.5. С.341–351.

Павловский Е.Н.1941. Новое в изучении описторхоза // Природа. № 2. С.98.

Павловский Е.Н. 1957. Природная очаговость трансмиссивных и паразитарных болезней в связи с ландшафтной эпидемиологией // Вопросы краевой патологии: Труды научн. сессии АМН СССР, совместно с МЗ УзССР. М. С.5–14.

Павловский Е.Н. 1955. Состояние учения о природной очаговости болезней человека // Природная очаговость болезней человека и краевая эпидемиология Л. С.17–26.

Павловский Е.Н. 1946. Учение о природной очаговости трансмиссивных болезней // Ж. общ. биол. № 1. С.3–33.

Пантюхов А.М. 1964. Распространение описторхоза в Павлодарской области и борьба с ним Мат. науч. конф. по мед. паразитол. Тюмень. С.104–108.

Патрикеев В.В., Смирнова З.С., Максимова Т.И. 1962. Некоторые биологические свойства специфически сформированного силикагеля // Докл АН СССР. Т.146. № 3. С.707.

Пичугин А.П., Тибилова Т.Х. 1973. Клеевой состав. Авт. свид. СССР № 388010. Бюлл.изобр. № 28. С.28–31.

Плавинский Я.В. 1911. К вопросу о злокачественной анемии типа Gusserowa // Юбилейный сборник, посвященный М.Г. Курлову. Томск. С.1–20.

Плотников Н.Н. 1933. К характеристике фауны плоских паразитических червей домашних плотоядных Тобольска и Обдорска Уральской области // Тр. Уральского областн. инст-та микробиолог. и эпидемиолог. Вып.1. С.28–41.

Плотников Н.Н. 1938. Описторхоз (гепато-панкреатическая глистная болезнь) и его возбудитель // Областная научно-практическая конференция Свердловского института микробиологии и эпидемиологии. Свердловск. С.12–14.

Плотников Н.Н. 1939. К патологической анатомии и патогенезу описторхоза // Архив патологической анатомии и патологической физиологии. Т.5. С. 85–91.

Плотников Н.Н. 1939. Статистика и география описторхоза человека и животных // Тр. Свердловского и Пермского институтов микробиологии и эпидемиологии. Пермь. Т.2. Вып.1. С.80–91.

Плотников Н.Н. 1940. Описторхоз и его возбудитель // Советская медицина. Т.20. С.30–31.

Плотников Н.Н. 1941. Описторхоз животных и борьба с ним // Ветеринария. Т.6. С.26–27.

Плотников Н.Н 1947. Краткий очерк работы экспедиции Института малярии, медицинской паразитологии и гельминтологии Академии медицинских наук СССР по изучению описторхоза // Вестник АМН СССР. Т.5. С.41–42

Плотников Н.Н. 1951. Трематодозы населения дальневосточных стран. Паразитология // Сборники сокращенных переводов и рефератов иностранной литературы. Т.18. С.5–12

Плотников Н.Н. 1955. Проблема описторхоза и задачи борьбы с ним // Природная очаговость болезней человека и краевая эпидемиология. Л. С.433–441.

Плотников Н.Н. 1953. Описторхоз (гельминтоз печени и поджелудочной железы). М. 126 с.

Плотников Н.Н. 1973. Профилактика гельминтозов. М.: Знание. 95 с.

Плотников Н.Н., Зерчанинов Л.К. 1932. Материалы по биологии *Opisthorchis felineus* (1884) и по лечению описторхоза // Мед. паразитол. Т.1. № 3–4. С.130–139.

Подъяпольская В.П. 1968. Общая эпидемиология гельминтозов // Многотомное руководство по микробиологии, клинике и эпидемиологии инфекционных заболеваний: в 10 томах. Т.9. С.344–367.

Подлесное А.В. 1965. Описторхоз в верхнем бассейне Иртыша. Автореф. дисс... канд. биол. наук Алма-Ата. 16 с.

Попова С.М. 1981. Кайнозойские континентальные моллюски юга Сибири и сопредельных территорий. М.: Наука. 187с.

Посохов П.С. 1985. Метагонимоз, нанофиетоз // Гельминтозы человека. М.: Медицина. С.124–128.

Посохов П.С., Киэу Тунг Лам. 1985. Клонорхоз // Гельминтозы человека. М.: Медицина. С.120–124.

Поцелуев А.Н. 1985. Влияние агропромышленных мероприятий на изменение экологии первого промежуточного хозяина возбудителя описторхоза // Региональные особенности описторхоза. Омск. С.42–45.

Поцелуев А.Н. 1987. Распространение первого промежуточного хозяина возбудителя описторхоза в условиях искусственного изменения гидрологического режима рек // Новые аспекты проблемы описторхоза. Тез. докл. 9 Координац. Совета по программе "Описторхоз". Курган. С.60–62.

Поцелуев А.Н. 1991. Влияние гидрологического режима и факторов деятельности человека на экологию первого промежуточного хозяина возбудителя описторхоза (на примере Обь-Иртышского бассейна) // Автореф. дисс... канд. биол. наук. М. 21 с.

Пузаченко Ю.Г., Мошкин А.В. 1969. Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях // ВИНИТИ. Итоги науки. Сер. мед. география. Вып.3. С.5–74.

Райшите Д. 1972. Зараженность моллюсков *Bithynia leachi* Shepp. партенитами трематод *Opisthorchis felineus* (Riv.) в дельте реки Нямунас // Паразиты водных беспозвоночных животных. Львов. С.73–74.

Райшите Д. 1974. Некоторые данные об экологии моллюсков *Bithynia leachi* Shepp. и их зараженности партенитами трематод *Opisthorchis felineus* (Riv.)в дельте Нямунаса // Acta Parasitol. Lituanica. Вып.12. С.107–118.

Рамад Ф. 1981. Основы прикладной экологии / Пер.с франц. Л.: Гидрометеоиздат. 543 с.

Рахманов А.М. 1961. О распространении описторхоза среди населения Семипалатинска // Здравоохранение Казахстана. № 6. С.63.

Романов Ф.И. 1902. Результаты патологоанатомических вскрытий, произведенных при Томском университете с 1890 по 1900 гг // Изв. Томского ун-та. Томск. Т. 19. С.1–60.

Романов Ф.И. 1907. О сибирской двуустке проф. К.Н. Виноградова (*Distomum felineus* Rivolta) по данным патологоанатомических вскрытий, произведенных при Томском университете с 1892 по 1906 г. // Русский врач. Вып.39. С.1331–1338; Вып.40. С.1374–1377.

Романова Е.А. 1995. Идентификация гельминтов методами молекулярной биологии. Автореф. дисс... канд .биол. наук. М. 24 с.

Романова Е.А., Семенова С.К., Бенедиктов И.И., Рысков А.П. 1997. Использование полимеразной цепной реакции для идентификации ДНК гельминтов *Trichinella, Fasciola, Echinococcus, Nematodirus, Taenia* // Паразитология. Т.31. Вып.1. С.53–65.

Росицкий Б. 1963. Сравнительный очерк горизонтальной и вертикальной структуры некоторых природных очагов клещевого энцефалита в Центральной и Юго-Восточной Европе // Мед. паразитол. № 1. С.29–34.

Савиных А.Г. 1927. К вопросу о *Distomatosis sibiricae* в добавочной поджелудочной железе // Новый хирургический архив. Вып.3. С.388–396.

Семенов И.Н., Кондинский Г.В. 1984. О полиморфизме описторхисов внутри их гемипопуляций // Тез. док. Всесоюзной конференции по природной очаговости болезней. Алма-Ата. С.144–145.

Семенова С.К., Романова Е.А., Рысков А.П. 1996. Генетическая дифференциация гельминтов на основе данных полимеразной цепной реакции со случайными праймерами // Генетика. Т. 32. № 2. С.304–309.

Семенова С.К., Романова Е.А., Бенедиктов И.И. 1995. Анализ генетической изменчивости печеночного сосальщика *Fasciola hepatica* с помощью полимеразной цепной реакции со случайными праймерами // Генетика. Т. 31. № 2. С.273–275.

Сидоров Е.Г. 1975. Биология первого промежуточного хозяина возбудителя описторхоза. // Экология паразитов водных животных. Алма-Ата. С.141–161.

Сидоров Е. Г. 1965. Природная очаговость описторхоза // Изв. АН Каз ССР. Сер. биол. № 3. С.66–73.

Сидоров Е.Г. 1966. Рыбы — переносчики заболеваний человека и домашних животных в Казахстане // Болезни рыб и меры борьбы с ними. Алма-Ата: Каз.ССР. С.110–115.

Сидоров Е.Г. 1972. Продолжительность жизни метацеркариев *Opisthorahis felineus* и *Metorchis albidus* // Мед. паразитол. № 5. С. 611–612.

Сидоров Е.Г. 1964. Новый возбудитель описторхоза // Труды Ин-та зоологии АН Каз. ССР. Алма-Ата. Т.22. С.144–147.

Сидоров Е.Г. 1983. Природная очаговость описторхоза. Алма-Ата.: Наука Каз.ССР. 240 с.

Сидоров Е.Г., Дружинин Н.Д. 1970. Природные очаги описторхоза в Актюбинской области // Вопросы природной очаговости болезней. Алма-Ата. С.100–106.

Сидоров Е.Г., Мальцев Е.Г. 1964. К природной очаговости описторхоза в Центральном Казахстане // Природно-очаговые болезни и вопросы паразитологии. Вып.4. Фрунзе. С. 359.

Скрябин К.И. 1932. Описторхоз, как санитарная и социально-экономическая проблема Советского Севера // Мед. паразитол. Вып. 3–4. С. 121–122.

Скрябин К.И. 1946. Строительство советской гельминтологии. М.–Л.: изд. АН СССР. С.166–186.

Скрябин К.И. 1950. Трематоды животных и человека.М.–Л.: изд. АН СССР. Т.4. С.82–128.

Скрябин К.И., Подъяпольская В.П. 1927. К деятельности гельминтологических отделений малярийных станций Сибири // Русский журнал тропической медицины. № 9. С.550–558.

Скрябин К.И., Шульц Р.С. 1928. Трематодозы печени человека (гельминтозы печени, вызываемые трематодами). М. С.30–35.

Соколова-Пономарева О.Д. 1951. Клиника описторхоза у детей. Вопросы педиатрии // Сб. трудов, посвященный Г.Н. Сперанскому. М. С.218–221.

Сонин М.Д., Беэр С.А., Ройтман В.А. 1997. Паразитарные системы в условиях антропопрессии (проблемы паразитарного загрязнения) // Паразитология. Т. 31. № 5. С.452–457.

Сонин М.Д., Беэр С.А., Ройтман В.А., Сергиев В.П., Романенко Н.А. 2000. Закономерность формирования паразитарного загрязнения среды в урбанизированных экосистемах // Научные открытия. М.–СПб. Вып. 2. С.22–26.

Соусь С.М., Малышев Ю.Ф. 1976. Очаги описторхоза и их эволюция на юге Обь-Иртышского бассейна // Диагностика, профилактика и меры борьбы с болезнями сельскохозяйственных животных и птиц. Новосибирск: Тр. Новосибирского СХИ. Т. 95. С.82-89.

Старобогатов Я.И. 1970. Распространение моллюсков континентальных водоемов. Л.: Наука. 370с.

Старобогатов Я.И., Затравкин М.Н. 1987. Bithyniodea (Gastropoda, Pectinibranchia) фауны СССР // Моллюски: результаты и перспективы их исследований. Л.: Наука. Вып.8. С.150–152.

Старобогатов Я.И., Стрелецкая Э.А.1967. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны Восточной Сибири и севера Дальнего Востока // Моллюски, их роль в биоценозах и формировании фауны. Л.: Наука. С.221–268.

Стругова Л.С., Беэр С.Л., Мефодьев В.В. 1989. Моллюски — детритофаги, как элиминаторы яиц описторхид // Гельминтология сегодня, проблемы и перспективы. Докл. конф. ВОГ. Т. 2. С.119–120.

Стругова А.С., Беэр С.А., Мефодьев В.В. 1990. Пресноводные гидробионты как элиминаторы церкарий описторхиса // Факторы регуляции популяционных процессов у гельминтов. Пущино. С.143–144.

Стругова А.С., Беэр С.Л. 1991. Принципы биоценологической борьбы с возбудителем описторхоза Методы профилактики и борьбы с трематодозами человека и животных. Сумы. С.112–117.

Стругова Л.С., Беэр С.Л., Мефодьев В.В. 1991. Биоэлиминаторы яиц и церкарий возбудителя описторхоза // Описторхоз, современное состояние проблемы, перспективы развития. Тюмень. С.238–242.

Струков А.И. 1967. Патологическая анатомия. М.: Медицина. 655 с.

Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломакин В.В., Стенько Р.П., Юрлова Н.И. 2002. Метацеркарии трематод — паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. М.: Наука. 297 с.

Суханова Г.И. 1984. Ларвальный парагонимоз человека в Приморском крае // Мед. паразитол. № 5. С.20-23.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. 1973. Очерк учения о популяциях. М.: Наука. 250 с.

Тимофеева-Ресовская Е.А., Попова Э.И., Поликарпов Г.Г. 1958. О накоплении пресноводными организмами химических элементов из водных растворов. I . // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.63. № 3: С.65–78. № 5. С.123–131.

Титова С.Д. 1952. Требования к технологии обработки рыбы в Тюменской области со стороны паразитологии // Труды Томск. гос. ун-та. Сер. биол. Т. 125. С.261–266.

Титова С.Д. 1953. Рыбы в Западной Сибири как распространители описторхоза и дифиллоботриоза // Тр. Томского гос.ун-та. Сер. биол. Т.119. С.223–228.

Титова С.Д. 1965. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск. 172 с.

Титова С.Д., Бочарова Т.А. 1969. Описторхоз на Васюганье // Проблемы природной оча говости гельминтозов человека. Мат. Симпз., посвященного 30-и летию учения акад. Е.Н.Павловского о природной очаговости болезней. Тюмень. С.65–66

Титова С.Д., Бочарова Т.А. 1972. Циркуляция возбудителя описторхоза в районе Васюганья. // Проблемы паразитологии. Киев. Ч.2. С.328-329.

Топачевский В.О. 1962. Викопани вихухоли роду *Desmana* з неогенових та антропогенових викладив Европейчей части СРСР // Викопани фауни Украини и сумижних территорий. Киев.: Наукова думка. С.1–90.

Фаттахов Р.Г. 1990. Второй промежуточный хозяин возбудителя описторхоза в Обь-Иртышском очаге (экология, эпидемиологическое значение). Авторсф. дисс… канд. биол. наук. Алма-Ата. 24 с.

Фаттахов Р.Г. 1999. Экология паразитарной системы *Opisthorchis felineus* (Rivolta, 1884) в Обь-Иртышском бассейне в условиях антропопрессии // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Матер. науч.-практ. конф. Красноярск. С.341–345.

Фёдоров В.Д., Соколова С.А. 1972. Об устойчивости планктонного сообщества // Океанология Т.12. № 6. С.34–51

Филимонова Л.В., Ромашов Б.В. 1987. К вопросу дифференциальной диагностики метацеркарий *Opisthorchis felineus* (Riv., 1884) и *Pseudamphistomum truncatus* (Rudeph. 1819) // Тр. гельминт. лаб. АН СССР. М. Вып.35. С.163–171.

Филимонова Л.В. 2000. Таксономический обзор двух подсемейств (Opisthorchiinae Looss, 1899) и (Plotnikoviinae Skrjabin, 1945) семейства Opisthorchiidae (Looss, 1899) фауны России. / Актуальны проблемы общей паразитологии. Труды Ин-та паразитологии РАН. Т. 42. М.: Наука. С.303–323.

Фролова Е.Н. 1958. Зараженность моллюсков Петрозера партеногенетическими поколениями личинками трематод // Уч. зап. Ленингр. мед. ин-та. Т.143, С. 217–259

Халтурин К.В. 1999. Генетическая неоднородность природных популяций *Microphallus piriformes* и *M. pygmaeus* (Trematoda: Microphallidae). Автореф. магистр. дисс… СПб.

Хамидуллин Р.И. 1995. Описторхоз и псевдамфистомоз на территории Среднего Поволжья // Мед. Паразитол. № 1. С.40–42.

Черногоренко-Бідуліна М.І. 1958. Фауна лічинкових форм трематод в молюсках Дніпра. Київ.: Вид. АН УССР. 107 с.

Чефранова Ю.А.1987. Эколого-биологические аспекты антропогенной трансформации очага описторхоза на примере Шидертинского // Популяционная биология гельминтов. М.: ГЕЛ АН СССР. С.101–102.

Чижова Т.П., Гофман-Кадошников П.Б. 1960. Природный очаг дифиллоботриоза на Байкале и его структура // Мед. паразитол. № 2. С.168–176.

Шумилова А.М. 1954. Экспериментальлные исследования по вопросу профилактики описторхоза. Автореф. дисс... докт. мед. наук. М. 18 с.

Шендерюк В.И. 1976. Производство слабо-соленой рыбы. М.: Пищевая промышленность. 172 с.

Шульман Е. С., Гроза К. Е., Иванова И. В. и др. 1955. Природная очаговость болезней человека и краевая эпидемиология. Л. С.453–459.

Шульман Е.С., Старобинец Г.М., Лапина А.А. 1963. Материалы по изучению метацеркариев *O. felineus* // Проблемы паразитологии. Тез. докл. 4 научн. конф. паразитологов УССР. Киев. С.297-298.

Шустов А.И. 1973. К характеристике природного очага описторхоза в бассейне р. Тургай // Вопросы природной очаговости болезней. Алма-Ата. Вып.6. С.155–168

Шустов А. И. 1977. Структура природных очагов описторхоза в Центральном Казахстане. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Алма-Ата. 16 с.

Шустов А.И., Середина Т.А. 1977. Необычная локация метацеркарий описторхиса // Мед. паразитол. Т.46. № 2. С.233–234.

Юшкевич К.К. 1955. Лечение описторхоза физическими методами // Сб. автореф. и тезисов научн. конф. Омсакого мед. ин-та. Омск. С.161–162.

Юшков В.Ф. 1998. Гельминты млекопитающих (Insectivora, Lagomorpina, Rodentia, Carnivora) Европейского север-востока России (фауна, экология, зоогеография, генезис, практическое значение). Автореф. дисс... докт. биол. наук. М. 42 с.

Яблоков Д.Д.1949. Клиника описторхоза // Тр. Томск. мед. ин-та. Томск. Т.12. С.268-275.

Яблоков Д.Д. 1979. Описторхоз человека. Томск: ТГУ. 200 с

Яроцкий Л.С. 1982. Шистосомозы. М.: Медицина. 300 с.

Яроцкий Л.С., Астафьев Б.А., Беэр С.А., Озерецковская Н.Н., Фролова А.А. 1985. Природн очаговые гельминтозы человека в СССР и задачи их профилактики // Теоретич. и практич. проблемы изуч. гельминтов. Мат. ВОГ. М. Вып.35. С.227-248.

Adam R., Arnold H., Pipitgool V., Sithithawom P., Hinz E., Storch V. 1993. Studies on lophocercous cercanae from *Bithyma siamensis goniomphalos* (Prosobranchia Bithyniidae) Southeast Asian // J. Trop. Med. Public. Health. No. 24. P.697–700.

Adam R., Arnold H., Hmz E., Storch E. 1995. Morphology and ultrastructure of the redia and pre emergent cercana of *Opisthorchis viverrim* (Trematoda Digenea) in the intermediate host *Bithyma siamensis goniomphalus* (Prosobranchia, Bithyniidae) // Appi. Parasitol. No. 36. P.136–154.

Adema C.M., Deutekom-Mulder E.C., van Knaap W.P.W., van der Sminia T. 1994. Schistosomicidal activities of Lymnaea stagnalis haemocytes: The role of oxygen radicals // Parasitology. Vol. 109. No. 4. P. 479-485.

Amornpunt S., Sarasombath S., Sinsinha S. 1991. Production and characterization of monoclonal antibodies against the excretory-secretory antigen of the liver fluke (*Opisthorchis viverrini*) // Int. J. Parasitol. Vol.21. P.421-428.

Akai P.S., Pungpak S., Chaicumpa W., Kitikoon V., Ruangkunapom Y., Bunnag D., Befus A.D. 1995. Serum antibody responses ш opisthorchiasis // Int. J. Parasitol. Vol.25. P.971–973.

Anderson R.M., May R. 1979. Prevalence of shistosome infections within molluscan populations observed patterne and theoretical predictions // Parasitology. Vol. 79. No.1. P.63 94.

Apinhasmit W., Sobhon P., Saitongdee P., Upatham E.S. 1993. *Opisthorchis viverrini* changes of the tegumental surface in newly excysted juvenile first week and adult flukes // Int. J. Parasitol. Vol.23. P.829 839.

Apinhasmit W., Sobhon P., Saitongdee P., Menayotin S., Upatham E.S. 1994. *Opisthorchis viverrini* ultrastructure of the tegument of the first-week juveniles and adult flukes // Int. J. Parasitol. No 24. P.613–621

Apinhasmit W., Sobhon P., Tarasub P., Mothong W., Saitongdee P., Sretarugsa P., Wanichanon C., Upatham E.S. 2000. *Opisthorchis viverrini* ultrastructure and cytochemistry of the glycocalyx of the tegument // J. Helminthol. No.74. P.23–29.

Arvy S.1972. Donnes sur lex parasitoses cercariennes des mollusques et leurs correlation aves les fluctuations des population // Bull. Lab. mar. Dinard. Vol.1. P.207-216.

Askanazy M. 1900. Über Infection der Menschen mit *Distomum felineum* (*sibiricum*) in Ostpreussen und Ihren Zusammenhang mit Leberkrebs // Zbl. Bact. 1. 28. 16. S.191- 502.

Attwood H.D., Chou S.T. 1978. Longevity of *Clonorchis sinensis* // Pathology. No.10. P.153- 156

Balan D., Magalhaes L., Piedrabuena A. 1993. Aspectos imunologicos e parasitologicos em Biomphalaria tenagophila infectadas por Schistosoma mansoni e outros Digenea // Rev. saude publ. Vol.27. No. 6. P.421–429.

Basch P.F. 1976. Intermediate host specificity in *Schistosoma mansoni* // Exp. Parasitol. Vol.39. P.150- 169.

Bayne C.J., Buckley P.M., De Wan P.C. 1980. *Schistosoma mansoni* ytotoxicity of hemocytes from susceptible snail host for sporocysts in plasma from resistant *Biomphalaria glabrata* // Exp. Parasitol. Vol.50. No.3. P.409 416.

Beaver P.C., Jung.R.C., Cupp E.W. 1984. // Clinical Parasitology. Ninth ed Lea & Febiger. Philadelphia. P.402 478.

Beer S.A., German S.M., Ditnch O., Giboda M. 1991. The morphofunctional characteristics of the ultrastructure of the outer membrane of opisthorchid eggs. Part 1. The hatching of miracidia // Med. Parazito. I. (Mosk). No.2. P.18–22.

Bensted-Smith R., Anderson R.M., Butterworth A.E., Dalton P.R., Kanuki H.C., Koech D., Mugambi M., Ouma, J.H., Arap Siongok T.K., Sturrock R.F. 1987. Evidence for disposition of individual patients to remfection with *Schistosoma mansom* after treatment // Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg. Vol.81. P.651 656.

Blinn W.C. 1963. Ecology of the land snails *Mesodon thyroidus* and *Allogona profunda* // Ecology. Vol. 4. No.3. P.498- 505.

Braun M. 1894. Über ein für der Menschen neues *Distomum* aus der Leber // Zbl. f. Bact. Bd.15. Hf.16. S.602- 606.

Brockelman W.Y., Upatham E.S., Viyanant V., Ardsungnoen S., Chantanawat R. 1986. Field studies on the transmission of the human liver fluke, *Opisthorchis viverrim,* in northeast Thailand population changes of the snail intermediate host // Int. J. Parasitol. Vol.16. P.452- 545.

Brockelman W.Y., Upatham E.S., Viyanant V., Ardsungnoen S., Chantanawat R. 1986. Field studies on the transmission of the human liver fluke *Opisthorchis viverrim,* in northeast Thailand population changes of the snail intermediate host // Int. J. Parasitol. Vol.16. P.545 552.

Bull J.J. 1994. Virulence // Evolution (USA). Vol.48. No.5. P.1423–1437.

Burton J.B 1962. Chemical nature of metacercarial observations on the cyst of *Posthodiplostomum minimum* // J. Parasitol. Vol.48. No.1. P.35- 60.

Chanawong A., Waikagul J. 1991. Laboratory studies on host parasite relationship of *Bithynia* snails and the liver fluke, *Opisthorchis viverrini* Southeast Asian // J. Trop. Med. Public. Health. No.22. P.235 -239.

Chaicumpa W., Yuwapom R., Kalambaheti T., Limavongpranee S., Kitikoon V., Khusmith S., Pungpak S., Chongsa nguan M., Sommani S. 1991. Specific monoclonal antibodies to *Opisthorchis viverrini* // Int J. Parasitol. Vol.21. P.969 -974

Chaicumpa W., Ybanez L., Kitikoon V., Pungpak S., Ruangkunapom Y., Chongsa nguan M., Sormani S. 1992. Detection of *Opisthorchis viverrmi* antigens in stools using specific monoclonal antibody Int. J. Parasitol. Vol.22. P.527 -531.

Chernin E., Antolics V.M. 1973. Neonatal susceptibility of Brasilian Biomphalaria to Poerto Rican Schistosoma mansoni // J. Parasitol. Vol.61. P.377- 378.

Changbumrung S., Tungtrongchitr R., Hongtong K., Supawan V., Kwanbunjan K., Prsyurahong B., Sitabutra P., Snthip U., Theerachai A., Vudhival N., Migaasena P., Sornmani S. 1989. Food patterns and habits of people in an endemic area of liver fluke infection /. J. Nutr. Assoc. Thai. No.23. P.133–146.

Cheng Th.C. 1963. Histological and histochemical studies on the effects of parasitism of *Masculium partumeium* by the larvae of Gorgodera amplicava // Proc. Helminthol. Soc. Wash. Vol. 30. No.1. P.101- 107.

Cheng Th.C., Snyder R.W. 1962. Studies on host-parasite relationships between larval Trematodes and their hosts // Trans. Amer. Micr. Soc. Vol.81. No.3. P.209–288.

Chin-Tsong Lo. 1972. Compatibility and host-parasite relationships between species of the genus *Bulinus* and Egyptian strain of *Schistosoma haematobium* // Malacologia. Vol.11. No.2. P.225–280.

Christensen N.O., Frandsen P., Nansen P. 1979. The effect of some environmental conditions and final-host and parasite-related factors on the penetration of *Schistosoma mansoni* cercaiae into mice // Z. Parasitenk. Vol.59. No.3. P.267–275.

Ciurea J. 1915.Weitere Versuche über die Infektions guell des Henschen und der Tiere mit Zeberdistomen aus Familie Opisthorchiiden // Zschr. Int. kr. Haust. Bd.17. S.209–214.

Ciurea J. 1916. Ist das Schwein für *Opisthorchis felineus, Pseudamphistomum danubiense* und *Metorchis albidus* infektionsfahig (Vorl. Mitt.) // Zschr. Fleisch-Milchhyg. Bd.26. S.323–326.

Ciurea J. 1917. Die Auffindung der Zarven von *Opisthorchis felineus, Pseudamphistomum danubiense* und *Hetorchis albidus* und die morphologische Entwicklung dieser Zarvenzuden geschlechtsreifen Wurmern // Zschr. Int. kr. Haust. Bd.18. S.301–333, 345–357.

Combes C. 1995. Interaction durables. Ecologie et evolotion du parasitisme. Marsson. Paris–Milan–Barcelone. 524 pp.

Combes C. 1990. Rencontre, identification installation dans le cycle des metazoaires parasites // Bull. Soc. Zool. Fr. Vol. 115. No.1. P.99–105.

Coombs I., Crompton D.W.T., 1991. // A Guide to Human Helminths. London. Taylor and Francis. P.7–8.

Coustau C., Yoshino T.P. 1994. *Schistosoma mansoni* modilation of hemocyte surace polypeptides defected in individual snails, Biomphalaria glabrata following larval exposure // Exp. Parasitol. Vol.79. No.1. P.1–10.

Crofton H.D. 1971. A model of host-parasite relationships // Parasitology. Vol. 63. P.343–364.

Dixon K.E., Mercer E.H. 1964. The fine structure of the cystwall of the metacercaria of *Fasciola hepatica* // The Quart. Journ. Hicr. Sci. Vol.105. No.4. P.385–389.

Dowa K.K. Способ приготовления продукта морского промысла, подвергнутого обработке электрическим током.3.18.36.83, опубл. 18.02.86. Япония. № 61-5381. МКИ А 23 В 4/00.

Drozdowski A., Zbikowska E. 1994. Wplyw parozytniczych larw przywr na aktywnosc immunologiczna slimakow // Prz. Zool. Vol. 38. No.1–2. P.19–23.

Eckert J. 1967. In vitro – entwiclung invasion fohiger nematodenlarven su parasitischer stadien // Parasiten. Bd.29. No.3. S.242–274.

Erasmus D.A., Pike Alan W. 1967. The formation, structure and histochemistry of the metacercarialcyst of three species of digeetic trematodes // Parasitology. Vol. 57. No.4. P. 687–698.

Erhardt A. 1952. Opisthorchiasis in Europa und Westsibirien 1836–1951 // Weltseuchen-Atlas. Hamburg. Bd.1. S.103–106.

Erhardt A., Germer W.D., Hoznmg B. 1962. Die Opisthorchiasis hervorgerufen den Katzenleberegel *Opisthorchis felineus.* Schnftenr. Jena. 172s.

Esch G.W. 1971. Impact of ecological succession on the parasite fauna in centrachids from oligotrophic and eutrophic ecosystems // Amer. Midland. Naturalist. Vol. 86. P.160–168.

Euzet L., Combes C. 1980. Les problemes de l'espece chez les animaux parasites // Memoire de la Societe Zoologique de France. No.40. P.239–285.

Ewers W.H. 1964. The injiuence of the density of snails on the incidence of larval trematodes // Parasitology. Vol.54. P.579–583.

Faust E.C., Khaw O.K. 1928. Studies on *Clonorchis sinensis* (Cobbold) with a consideration of its molluscan host in Japan, China and South-Eastern Asia // Amer. J. Hyg. Baltimore. Monogr. series. Vol.11. No.8. P.284.

Faust E.C., Meleney A. 1924. Studies on *Shistosomiasis japonica*// Amer. J. Hyg. Baltimore. Monogr. series. Vol.3. P.1–339

Fraenkel C.S., Gunn D.L. 1961. The orientation of animals. Kiness, taxes and compass renctions // Dover Publ. Inc. New York. 376 pp.

Frandsen F. 1979. Discussion of the relationships between *Shistosoma* and their intermadiate hosts // Z. Parasitenk. Vol. 58. No.2. P.161–167.

Gottstein B., Deplazes P., Tanner I., Skaggs J.S. 1991. Diagnostic identification of Taenia saginata with the polymerase chain reaction // Trans. Royal. Soc. Trop. Med. and Hyg. Vol.85. No.2. P.248–249.

Guike C.J., Fried B. 1979. Histochemical and ul-trastructural studies on the metacercarial cust of *Echinostoma revolutum* (Trematoda) // Int. J. Parasitol. Vol.9. P.57–59.

Harinasuta C., Vajrasthira S. 1960. Opisthorchiasis in Thailand // Ann. Trop. Med. Parasitol. Vol. 54. P.100–105.

Harmasuta C., Vajrasthira S. 1960a. Study on opisthorchiasis in Thailand survey of the incidence of opisthorchiasis in patients of fifteen hospitals in the northeast // Proceeding of the 9-th Pacific Science Congress. Bangkok. Vol.1. P.166-171.

Heyneman D., Faulk W.P., Fudenberg H.H. 1971. *Echinostoma lindoense*: Larval antigene from the snail intermediate host, *Biomphalaria glabrata* // Exp. Parasitol. Vol.29. P.480.

Higgins J., Wright D., Matthews R. 1977. The ultrastruc-ture and histochemistry of the cyst wall of *Bucephalus haimeanus* (Lacase-Duthiersi, 1854) // Parasito logy. Vol.75. No2. P.207–214.

IARC. Infection with liver flukes (*Opisthorchis viverrini, Opisthorchis felineus, Clonorchis sinensis*). IARC. Monogr. Eval. Carcinog. Pisks. Hum. No.61. P.121- 175.

Irwin S.W.B., He Kerr G., Judge B., Horan J. 1984. Studies of metacercarial excystment in *Himasthea leptosoma* (Trematoda: Echinostomatidae) and newly emerged metacercarial // Int. J. Parasitol. Vol.14. No.4. P. 415 421.

Irvin S.W.B., Hs Shane G., Saville D.H. 1989. Study of metacercarial excystment in *Parapronocephalum symmetricum* (Trematoda, Notocotylidae) // Parasitol. Res. Vol. 76. No 1. P.45–49.

Irvin S.W.B., Mocloughlin T.Y.J., Tried B. 1991. Scanning and transmissin electron microscopical observations on the tegument of excysted metacercariae and adults of Zygocotyie lutata // J. Helminthol. Vol.65. No.4. P.270–274.

Johnson C.R., Angel C.R., Erickson D.G. 1962. The uptake, distribution and excretion of four radio-nuclides in *Australorbis glabratus* (Planorbidae) // Amer. J. Trop. Med. Hyg. Vol.11. No.6. P.855-860.

Kendall S.B. 1970. Rolationship between the species of Fasciola and their molluscan. hosts // Advances. Parasitol. Vol.8. London. P.251–258.

Kinoti G.V. 1971. Observation on the infection of bulinid snails with Shistosoma. 2. The mechanism of resistance to infection // Parasitology Vol.62. No.1. P.161- 170.

Knight W. B., Liard F., Ritchie L.S., Pellegrino J., Chiriboga J. 1968. Labeling of *Biomphalaria glabrata* and cercariae of *Schistosoma mansoni* with radioselenium. // Exptl. Parasitol. Vol.22. No.3. P.309–315.

Koeppli R., Chu K.J. 1937. Studies on Clonorchis sinensis in vitro // Festschrift Berrard Nocht. Hamburg: Just Sohiffs Troprn–krankheiten. S.199–203.

Kruatrachue M., Jantataeme S., Ratanatham S., Vichasri S. 1982a. A culture method for *Bithynia* (Prosobranchia: Bithyniidae), snail host for the trematode *Opisthorchis viverrini* // Malacol. Rev. No.15. P.63 -67.

Kruatrachue,M., Chitramvong Y.P., Upatham, E.S., Vichasri S. 1982b. Effects of physico-chemical factors on the infection of hamsters by metacercariae of Opisthorhis viverrini // Southeast Asian J. Trop. Med. Public. Health. No.13. P.614-617.

Kurathong S., Lerdverasinkul P., Wongpaitoon V., Pramoolsmsap C., Upatham E.S. 1987. *Opisthorchis viverrmi* infection in rural and urban communities m northeast Thailand // Trans. R. Soc. Med. Hyg. Vol.81. P.411–414.

Larson O.R., Uglem G. L., Lee Kook J. 1988. Fine structure and permeability of the metacercarial cyst wall of Clinostomum marginatum (Digenea) // Parasito 1. pes. 74. No 4. P.352- 355.

Leiper R.T. 1911. Notes of the occurrence of parasites presumably rare in man // J. London School. Trop. Med. No.1. P.16–19.

Lie F.J., Heyneman D., Richards C.S. 1979. Specificity of natural resistance to trematoda infections in *Biomphalaria glabrata* // J. Parasitol. Vol.9. No.6. P.529–531.

Loaharanu P., Sommam S. 1991. Preliminary estimates of economic impact of liver fluke infection in Thailand and the feasibility of irradiation as a control measure Southeast Asian // J. Trop. Med. Public. Health. No.22. P.384–390.

Lo Verde P.T. 1978. Compatibility and non-compatibility between *Schistosoma* parasiten and their molluscan hosts // 4-th Int. Congr. Parasitol. Warszawa. Sec.C. P.109–110.

Lynch D.L., Burton J.B. 1985. The chemical nature of metacercarial cysts. 2. Biochemical investigations on the cyst of *Posthodiplostomum minimum* // J. Parasitol. Vol.48. No.2. P.241–244.

Malone C.R., Nelson D. J. 1969. Feeding rates of freshwater snails (*Goniobasis clavaeformis*) determined with cobalt ^{60} // Ecology. Vol.50. No.4. P.728–730.

Mattes O. 1926. Zur Biologia der Larvenentwicklung von *Fasciola hepatica* besonderes über den Einflüss auf das Ausschlupfe der miracidium // Zool. ans. Vol.69. P.138–156.

Mattner C. 1970. Der Einflüss larvales Trematoden auf den Gasstoffwechsel von *Lymnaea stagnalis* unter besonderer Berucksichtigung der Parasitierung durch redien Abhandlungen // Verhandlungen Naturwiss. Ver. Hamburg. Vol.15. P.83–106.

Michelson E.H. 1986. Preliminary observations on a hemolymph factor influancing the infectivity of *Schistosoma mansoni miracidia* // Acta Trop. Vol.43. No.1. P.63 -68. 1960. Vol.154. No.2. P.207–225.

Neto D.E., Souza C.P., Rollinson D.D., Katz S.D., Pena A.J., Simpson A.J. 1993. The random amplification of polimorphic DNA allows the identification of strains and species of Schistosome // Mol. and Biochem. Parasitol. Vol.57. No.1. P.83–88.

Neuhaus W/ 1949/ Hungerfersuche zur Frage der parasitären Kastration bei *Bithynia tentaculata* //Zeitschr/ Parasitenk. Vol.14. No.4. S.300–319.

Newton W.L. 1954. Tissue response to *Schistosoma mansoni* in second generation snails from a crose between two strains *Australorbis glabratus* // J. Parasitol. Vol.40. No.3. P.352 -355.

Palmiere J.R., James H.A. 1976. Hetacercarial composition and development in *Apatemon gracilis* (Trematoda: Strigeidae) lowo State // J. Res. Vol.50. No.4. P.409- 417.

Pillay D., Pillay B. 1994. *Schistosoma mansoni*: PCR amplification shows intraspecific variation among geographical isolates // Exp. Parasitol. Vol.79. No.1. P.57–58.

Pimental D., White P.C., Ildefonso V. 1957. Vagility of *Australorbis glabratus*, the snail in termediate host of *Schistosoma mansoni* in Puerto Rico. // Amer. J. Trop. Med. Hyg. Vol.6. No.3. P.576–580.

Porter A. 1938. The larval Trematoda found in certain south African mollusca, with special reference to schistosomiasis // South. Afr. Inst. Med. Res. Vol.42. P.1–492.

Poopyruchpong N., Viyanant V., Upatham E.S., Snvatanakul P. 1990. Diagnosis of opisthorchiasis by enzyme-linked immunoprecipitation assay using partially punned antigens Asian. Pac. // J. Allergy. Immunol. Vol.8. P.27 -31.

Philips B.R. 1969. The population ecology of the whelk *Dicathais aegrota* in Western Australia. // Aust. J. Marine Freshwat. Res. Vol. 20. P.225–265.

Preuksaraj S., Jeradit C., Sathitayatai A., Kijvanec S., Sndorusmi T. 1982. Studies on prevalence and intensity of intestinal helminthic infection in the rural population of Thailand // Com. Dis. J. No.8. P.245–269

Prommas C.1927. Report of a case of *Opisthorchis felmeus* Siam.// Ann. Trop. Med. Parasitol. No.21. P.9–10.

Radomyos P., Radomyos B., Tungtrongchitr A. 1994. Multi infection with helminths in adults from northeast Thailand as determined by post-treatment fecal examination of adult worms // Trop. Med. Parasitol. No.45. P.133–135.

Radomyos B., Wongsaro T., Wilairatana P., Radomyos P., Praevanich R., Meesomboon V., Jongsuksuntikul P. 1998. Opisthorchiasis and intestinal fluke infections in northern Thailand Southeast Asian // J. Trop. Med. Public. Health. No.29. P.123 -127.

Ramsay R.J., Sithithaworn P., Prociv P., Moorhouse D.E. Methaphat C. 1989. Density de pendent fecundity of *Opisthorchis viverrmi* in humans, based on fecal recovery of flukes // Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg. No.83. P.241–242.

Riganti M., Pungpak S., Sachakul V., Bunnag D., Hannasuta T. 1988. *Opisthorchis viverrmi* eggs and adult flukes as nidus and composition of gallstones Southeast Asian // J. Trop. Med. Public. Health. No.19. P.633–636.

Reader T.A.J. 1971. Hisochemical observations on carbohydrates, lipids and ensymes in digenean parasites and host tissues of *Bithynia tentaculata* // Parasitology. Vol.63. P.125- 136.

Rees F.G. 1931. Some observations and experiments on the biology of larval Trematodes // Parasitology. Vol.23. P.428–440.

Rees F.G. 1939. Studies on the germ cell cycle of the digenetic trematode *Parorchis acanthus* // Parasitology. Vol.31. P.417 433.

Reimer L. W., Bernstein D. 1973. Zur saisondynamik des Befalls mit Parthenitae der digenen trematoden bei Hydrobiidae der Ostekuste // Wiss. Z. Pad. Hochsch. "Liselotte Herrmann Gustrow. Math-naturwiss. Fak". No.2. P.73 -79.

Reis S.M.P.M., Magalhies L.A., Carvalho J.F. 1995. Acao da inoculacao de hemolimfa no mecanismo de defesa de *Biomphalaria tenagophila* // Rev. saude publ. Vol.29. No.4. P.259 - 264.

Repenning C.A. 1967. Subfamilies and genera of the Sonade // Geol. Surv. Profess. Pacer. No.565. P.1 74.

Richard J. 1971. La chetotaxie des cercaries, Valeur Sistematique // Mem. Mus. nat .hist. natur. No.67. 79p.

Richards C.S. 1975. Genetic factore in susceptibility of *Biomphalaria glabrata* for different strains of *Schistosoma mansoni* // Parasitology. Vol.70. No.2. P.231–241.

Richards C.S. 1977. *Schistosoma mansoni* susceptibility reversal with age in the snail host *Biomphalaria glabrata* // Exp. Parasitol. Vol.42. No.1. P.165 -168.

Rindfleisch W. 1904. Das klinische Bild der Distomiasis // Dtsch. Med. Wschr. No.1. 48 s.

Rivas L. 1964. A reinterpretation of the concepts "sympatric" and "allopatric" with proposal of the additional terms "syntopic" and "allotopic" // System. Zool. Vol.13. No.1. P.42–43.

Rivera-Marrero C.A., Millyer G.V. 1985. Isolation and partial characterisation of shared antigens of *Biomphalaria glabrata* and *Schistosoma mansoni* and their avaluation by the ELISA and RITB // J. Parasitol. Vol.71. No.3. P.547- 555.

Roberts T.M., Ward S., Chernin E. 1979. Behavioral responses of *Schistosoma mansoni miracidia* in concentration gradients of snail-conditioned water // J. Parasitol. Vol.65. No.1. P.41-49.

Rollinson D., Anderson R.M. 1984. Ecology and Genetics of Host-Parasite interactions // Linnean sociaty Symposium. London. No.11. P.265.

Ruff M.G., Vamaguchi S. 1973. Succeptibility of proviouals resistant Oncomelania hupensis to re-exposure with Schistosoma japonicum // Int. J. Parasitol. Vol.3. P.441-443.

Sadun E.H. 1955. Studies on *Opisthorchis viverrini* in Thailand // Am. J. Hyg. Vol.62. P.81 115.

Saowakontha S., Pipitgool V., Pariyanonda S., Tesana S., Rojsathapom K., Intarakhao C. 1993. Field trials in the control of *Opisthorchis viverrmi* with an integrated programme in endemic areas of northeast // Thailand Parasitology. No.106. P.283–288.

Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. 1989. Molecular cloning: a laboratory mannual. Cold Spring Harbor. CSH Lab. Press. Vol.1. P.253.

Sakolvaree Y., Ybanez L., Chaicumpa W. 1997. Parasites elicited cross reacting antibodies to *Opisthorchis viverrim* Asian Pac // J. Allergy Immunol. No.15. P.115 -122.

Sasithorn K. 2003. Taxonomy and biology of liver flukes // Acta Tropica. No.88. P.177-186.

Schiffs und Tropen-Hygiene Patol. in Therapie exotischer Krankheiten. Bd.86. Hf.10. P.559–569.

Scholz T., Ditrich O., Giboda M. 1992. Study on the surface morphology of the developmental stages of the liver fluke, *Opisthorchis viverrini* (Trematoda Opisthorchiidae) // Ann. Parasitol. Hum. Comp. No.67. P.82–90.

Scholz T., Ditrich O., Giboda M. 1991. Differential diagnosis of Opisthorchis and heterophyid metacercariae (Trematoda) infecting flesh of cypnnid fish from Nam Ngum Dam Lake in Laos Southeast Asian // J. Trop. Med. Public. Health. Vol.22 (Suppl). P.171–173.

Scott J.C., McManus D.P. 1994. The random amplification of polymorphic DNA can discriminate species and strains of Echinococcus // Trop.Med.Parasitol. Vol.45. P.1-4.

Semyeonova S.K, Chrisanphova G.G., Filippova E.K., Voronin M.V., Be'er S.A. 2004. RAPD diversity of *Trichobilharzia ocellata* cercariae // Main achievements and perspectives of parasitology development M.: ИНПА РАН. С.334–335.

Semnswan R., Mongkolsuk S., Panyim S., Smsinha S. 1991. Isolation and characterization of *Opisthorchis viverrim* specific DNA probe // Mol. Cell. Probes. No.5. P.399–407.

Sewell R.B.S. 1922. Cercariae indicae // Indian J. med. Res. Suppl. Vol.10. P.1–360.

Sithithaworn P., Tesana S., Pipitgool V., Kaewkes S., Pairojkul C., Sripa B., Paupairoj A., Thaiklar K. 1991. Relationship between faecal egg count and worm burden of *Opisthorchis viverrini* in human autopsy cases // Parasitology. Vol.102. P.277–281.

Smith I.D., Howkins A.B. 1966. An in vitro tecnique for the production of eggs of *Echinococus granulosus* by naturation of partly developed strobilar // Parasytology. Vol.56. No.4. P.763–766.

Sithithaworn P., Pipitgool V., Snsawangwong T., Elkms D.B., Haswell Elkms M.R. 1997. Seasonal variation of *Opisthorchis viverrim* infection in cypnnoid fish in northeast Thailand implications for parasite control and food safety // Bull. World. Health. Organ. No.75. P.125- 131.

Sirisinha S., Chawengkirthkul R., Sermswan R., Amompant S., Mongkolsuk S., Panyim, S. 1991. Dection of *Opisthorchis viverrim* by monoclonal antibody-based ELISA and DNA hybridization // Am. J. Trop. Med. Hyg. No.44. P.140–145.

Sirisinha S., Chawengkirttikul R., Tayapiwatana C., Naiyanetr C., Waikagul J., Radomyos P., Podoprigora G.I. 1992. Specific and cross reactive monoclonal antibodies to the 89 kDa antigen of *Opisthorchis viverrim* Southeast Asian // J. Trop. Med. Public. Health. Vol.23. P.489–490.

Sirisinha S., Chawengkirttikul R., Haswell-Elkins M.R., Elkms D.B., Kaewkes S., Sithithawom P. 1995. Evaluation of a monoclonal antibody-based enzyme linked immunosorbentassay for the diagnosis of *Opisthorchis viverrim* infection in endemic area // Am. J. Trop. Med. Hyg. Vol.52. P.521- 524.

Sobhon P., Apinhasmit W. 1995. *Opisthorchis viverrini* the tegumental cytoskeleton // Int. J. Parasitol. Vol.25. P.787–796.

Sobhon P., Wanichanond C., Saitongdee P., Koonchomboon T., Bubphamro J.P., Upatham E.S., Puengtomwatanakul S., Smsinha S. 1986. Scanning electron microscopic study of *Opisthorchis viverrini* tegument and its alterations induced by amoscanate // Int. J. Parasitol. Vol.16. P.19 26.

Sornmani S, Vivatanasesth P., Bunnag T., Intarakhao C., Harmasuta C. 1973. A study on the pattern of socio-economic and health status in relation of parasitic disease in inhabitants around Ubolratana dam in northeast Thailand Southeast Asian // J. Trop. Med. Public. Health. No.4. P.421 433.

Sornmani S., Vivatanasesth P., Impand P., Phatihatakom W., Schelp F.P. Infection and reinfection rates of opisthorchiasis in the water resource development area of Nam Pong project, Khon Kaen province, northeast Thailand // Ann. Trop. Med. Parasitol. No.78. P.649–656.

Sheppard P.M. 1951. Fluctuations in the selective value of certain phenotypes in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* (L.) // Heredity. Vol.5. No.1. P.125 -134.

Sripa B., Kaewkes S. 2000a. Relationship between parasite specific antibody responses and intensity of *Opisthorchis viverrini* infection in hamsters // Parasitol. Immunol. No.22. P.139–145.

Sripa B., Kaewkes S. 2000b. Localization of parasite antigens and inflammatory responses in experimental opisthorchiasis // Int. J. Parasitol. Vol.30. P.735–740.

Srisawangwong T., Sithithaworn P., Tesana S. 1997. Metacer canae isolated from cypnnoid fishes in Khon Kaen District by digestion technique Southeast Asian // J. Trop. Med. Public. Health. Vol.28. P.224–226

Srivatanakul P., Viyanant V., Kurathong S., Tiwaweeh D. 1985. Enzyme-linked immunosorbent assay for detection of *Opisthorchis viverrim* infection Southeast Asian // J. Trop. Med. Public. Health. Vol.16. P.234–239.

Strelkova M.V., Bulat S.A. 1995. Implementation of PCR with universal praimers for *Leishmania major* group differentiation // 8th Anter. Congress of Parasitology. Turkey Vol.2. P.257.

Sun T. 1969. Maintenance of adult *Clonorchis sinensis* in vitro // Ann. Trop. Med. Parasitol. Vol.63. No.3. P. 399–402.

Suzuki K. 1949. Development of the fossial nonmanne molluscan fauna m Eastern Asia // Japan J. Geol. a. Geogr. Vol.21. No.2. P.91 -133.

Taft S.J. 1990. Cinephotomicrographis and histochemical observations on cercarial penetration and en cystment by Plagtorch is sp. in larvae of Chaoborus Sp. // Trans. Amer. Hicrosc. Soc. Vol.109. No.2. P.160–167.

Tesana S., Snsawangwonk T., Kaewkes S., Sithithawom P., Kania P., Arunyanart C. 1991. Eggshell morphology of the small eggs of human trematodes in Thailand Southeast Asian // J. Trop. Med. Public. Health. No.22. P.631–636.

Tesana S., Kaewkes S., Snsawangwonk T., Phmlaor S. 1985. The distribution and density of *Opisthorchis viverrini* metacercanae in cypnnoid fish in Khon Kaen Province // J. Parasit. Trop. Med. Ass. Thai. No.8. P.36–39.

Thammapalerd N., Tharavanij S., Nacapunchai D., Bunnag D., Radomyos P., Prasertsinro J.V. 1988. Detection of antibodies against *Opisthorchis viverrini* in patients before and after treatment with praziquantel // Southeast. Asian. J. Trop. Med. Public. Health. No.19. P.101–108.

Tripp N.R. 1970. Defense mechanisms of mollusks // RES J. Reticuloendothel. Soc. Vol.7. No.2. P.173–183.

Upatham E.S., Sukhapanth N. 1980. Field studies on the bionomics *of Bithynia siamensis siamensis* and the transmission of *O.viverrini* in Bangna, Bangkok, Tailand, Southeast Asian // J. Trop. Med. Public. Health. Vol.11. P.355–358.

Upatham E.S., Viyanant V., Kurathong S., Brockelman W.Y., Menaruchi A., Saowakontha S., Intarakhao C., Vajrasthira S., Warren K.S. 1982. Morbidity in relationship to intensity of infection in *Opisthorchis viverrim* study of a community in Khon Kaen, Thailand // Am. J. Trop. Med. Hyg. Vol.31. P.1156–1163.

Upatham E.S., Viyanant V., Kurathong S., Rojborwonwitaya J., Brockelman W.Y., Ardsungnoen S., Lee P., Vajrasthira S. 1984. Relationship between prevalence and intensity of *Opisthorchis viverrim* infection and clinical symptoms and signs in a rural community in northeast Thailand // Bull. World. Health. Organ. No.62. P.451–461.

Upatham E.S., Viyanant V., Brockelman W.Y., Kurathong S., Lee P., Kraengraeng R. 1988. Rate of re-infection by *Opisthorchis viverrim* in an endemic northeast Thai community after Chemotherapy // Int. J. Parasitol. Vol.18. P.643–649.

Upatham E.S., Vieanant V. 2003. *Opisthorchis viverrini* and opisthorchiasis: a historical review and future perspective // Acta tropica. Vol.88. P.171–176.

Vichasri S., Viyanant V., Upatham E.S. 1982. *Opisthorchis viverrim* intensity and rates of infectionin cypnnoid fish from an endemic focus in northeast Thailand Southeast Asian // J. Trop. Med. Public. Health. Vol.13. P. 138–141.

Vajrasthira S., Hannasuta C., Komiya Y. 1961. The morphology of the metacercaria of *Opisthorchis viverrim* with special reference to the excretory system // Ann. Trop. Med. Parasit. Vol.55. P.413–418.

Vatanasapt V., Tangvoraphonkchai V., Titapant V., Pipitgool V., Vinyapap D., Sriampom S. 1990. A high incidence of liver cancer in Khon Kaen Province, Thailand Southeast Asian // J. Trop. Med. Public. Health. Vol.21. P.489–494.

Vichasri S., Viyanant V., Upatham E.S. 1982. *Opisthorchis viverrini* intensity and rates of in fection in cypnnoid fish from an endemic focus in Northeast Thailand Southeast Asian // J. Trop. Med. Public. Health. Vol.13. P.138 141.

Viyanant V., Vivatanasesth P., Upatham E.S., Sommani S., Smteramongkol S., Imlarp S. 1985. Antibodies to opisthorchiasis after treatment with paraziquantel // J. Parasitol. Trop. Med. Assoc. Thai. Vol.8. P. 20–24.

Vogel H.1932. Über den ersten Zwischenwirt und zerkarie *Opisthorchis felineus* Riv. // Arch. Schiffs-Tropenhyg. Bd. 86. Hf. 10. S.559–562.

Vogel H. 1934. Der Entwicklungscylus von *Opistherchis felineus* (Riv.) nebst Bemerkungen über den Systematie und Epidemiologie // Zoologica. Stuttgart. P.103.

Waikagul J. 1998. *Opisthorchis viverrini* metacercaria in Thai freshwater fish Southeast Asian // J. Trop. Med. Public. Health. No.29. P.324–326.

Wesenberg-Lund C. 1934. Contributions tothe development of the Trematoda Diginea. II. The biology of the freshwater cercariae in dabish fresh-water. D. Kgl // Dansk. vidensk. selsk Skr. Vol.9. No.5. P.1–223.

Welsh J., McClelland M. 1990. Fingerprinting genoms using PCR with arbitrary primers // Nucl. Acids Res. Vol.18. P.7213–7235.

Wikerhause T., Cvetnik S. 1967. Survival of Jong ang sexually nature adult *Fasciola hepatice* in various Cell–Free Media with and witout Mammalian Cell Cultures // Exp. Parasit. Vol.20. No.2. P.200–204.

Williams J.G.K., Kubelik A.R., Livak K.J., Rafalski J.A., Tingey S.V. 1990. DNA polimorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers // Nucl. Acids Res. Vol.18. P.6531–6535.

Wongsaroj T., Sakolvaree Y., Chaicumpa W., Maleewong W. Kitikoon V., Tapchaisri P., Chongsa-nguan M., Cross J.H. 2001. Affinity purified oval antigen for diagnosis of O.viverrini // Asian Pac. J. Allergy immunol. No.19. P.245–258.

Wongratanacheewin S., Chawengkirttikul R., Bunnag D., Sirisinha S. 1988. Analysis *of Opisthorchis viverrini* antigens by immunoprecipitation and polyacrylamide gel electro phoresis.// Parasitology Vol.69. P.119- 128.

Wongratanacheewin S., Pumidonmmg W., Sermswan R., Maleewong W. 2001. Development of a PCR-based method detection of *O. viverrini* in experimentally infected hamsters // Parasitology. No.122. P.175 -180.

Wright C.A. 1966. Relationships between schistosomes and their molluscan hosts in Africa // J. Helminthol. Vol.40. P.403- 412.

Wykoff D.E., Harmasuta C., Juttyudata P., Wmn M.M. 1965. *Opisthorchis viverrini* in Thai and the life cycle and comparison with *0 felmeus* // J. Parasitol. Vol.51. P.207 214.

Wykoff D.E., Ariyaprakal K. 1966. *Opisthorchis viverrini* in Thailand egg production in man and laboratory animals // J. Parasitol. Vol.52. P.631

Yamaguti S. 1958. Systema Helmintum. New York--London. P.I. II. 1000 p.

Yamaguti S. 1971. Synopsis of Digenetic Trematodes of Vertebrates. Vol. 1/2. Tokyo., Kagaku publishing Co. 1800 p.

Yamaguti S. 1975. A synoptical review of life histories of digenetic trematodes of vertebrates.

Zdarska Z., Vlakounova J. 1988. C land cells of some larval stages of trematodes, their histochemisfery and ultrast-ructure // J. Histochem. Vol.20. No.12. P.741.

Zdarska Z., Bakke T.D., Soboleva T.N. 1990. Special tegument arrengement in *Posharmostomum gallinum* metacercaria as reveald by senning electron microscopy // Folia parasitol. Vol. 37. No 2. P.191 192.

Научное издание

Сергей Алексеевич БЕЭР

Биология возбудителя описторхоза

Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2005. 336 с.

Для заявок:
123100 Москва а/я 16
или:
kmk2000@online.ru

Подписано в печать 25.03.2005. Заказ № 643
Формат 70x100/16. Объем 21 печ.л. Бум. офсетная. Тираж 500 экз.

Отпечатано в полном соответствии с качеством
предоставленных диапозитивов в ППП «Типография «Наука»
121099, Москва, Шубинский пер., 6