

РАЗВИТИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПАРАЗИТОЛОГИИ В СССР

И. Е. Быховская-Павловская

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Кроме специфических проблем паразитологии: взаимовлияния организма хозяина и его паразитов, патогенности паразита и иммунности хозяина, влияния паразитического образа жизни на паразитов и эволюции паразитизма и других, в центре внимания советских паразитологов находятся и основные проблемы экологии: познание закономерностей условий существования и динамика численности видов, изучение закономерностей распределения вида внутри ареала и условий существования вида в сезонном и географическом аспектах.

Проблемой взаимоотношений паразита, хозяина и внешней среды занимается экологическая паразитология, которая начала развиваться, как особое биологическое направление в 30-х годах. Основные ее положения были изложены в работах В. А. Догеля «Проблемы исследования паразитофауны рыб» (1933) и Е. Н. Павловского «Организм как среда обитания» (1934).

Общая установка экологической паразитологии — изучение зависимости паразитофауны от изменения условий окружающих хозяина и от физиологического состояния самого хозяина (Догель, 1935). Первым теоретическим достижением экологической паразитологии, послужившим обоснованием ряда практических мероприятий, было положение о том, что паразитофауну каждого вида рыбы, в каждом водоеме можно рассматривать как результат взаимодействия чрезвычайно большого количества факторов внешней среды, связанных как с хозяином, так и с характером водоема, в его прошлом и настоящем (Догель, 1933).

Е. Н. Павловский определяет понятие внешней среды по отношению к внутренним паразитам. Это — станция паразита во время обитания его в организме хозяина, затем биотоп, к которому относится данная станция и, наконец, организм хозяина в целом, за которым простирается внешняя среда. Таким образом, паразит оказывается под действием двух сред обитания (1-го и 2-го порядка). На организм животного, как на особую среду обитания, распространяются модифицированные принципы экологии и биоценологии. К сфере экологии относятся и «все воздействия на эту внешнюю среду, которыми можно ее частично изменить и тем повлиять на паразитов» (Павловский, 1934).

Определяющим в развитии советской паразитологии является то, что ее передовые ученые с самого начала понимали значение влияния внешней среды на паразитов, в то время как буржуазные исследователи отрицали такую зависимость или игнорировали ее (например, Szidat, 1956).

В 1929 г. В. А. Догелем была организована при Институте рыбного хозяйства в Ленинграде лаборатория паразитологии и болезней рыб, являющаяся и по настоящее время центральным учреждением в этой отрасли. Первыми ее сотрудниками были Б. Е. Быховский, Ю. К. Петрушевский, Е. Г. Шерешевская, первым аспирантом — А. П. Маркевич.

Основной задачей лаборатории было эколого-фаунистическое исследование паразитофауны рыб Советского Союза. В первых же исследова-



Чл.-корр. АН СССР В. А. Дзегель

ниях на Финском заливе (Догель и Петрушевский, 1933) и на Аральском море (Догель и Быховский, 1934) проявился широкий экологический подход, характеризующий все работы нового направления. Чтобы выявить влияние среды на формирование паразитофауны рыб, исследования на Аральском и Каспийском (Догель и Быховский, 1939) морях проводились в морских и опресненных районах. Исследования в различных по экологическим условиям районах помогли выяснить ряд хозяйственно важных вопросов.

Методологически новым в эколого-паразитологической концепции было определение цели паразитологического исследования, которое должно было давать понятие, с одной стороны, обо всем сложном комплексе хозяина, со всеми находящимися в нем формами паразитов и, с другой стороны, о еще более сложном комплексе, который образует данный хозяин (вместе со всеми паразитами) с другими хозяевами (рыбами) того же района и со всей совокупностью окружающих гидробиологических условий. Первым необходимым условием ставилось изучение всех видов рыб определенного водоема (Догель, 1933). Значение этого положения выходит далеко за пределы ихтиопаразитологии и распространяется на всю паразитологию в целом.

В. А. Догель разрабатывает методику «полного паразитологического вскрытия рыб», предусматривающую сбор всех групп паразитов при непременном их количественном учете и точном установлении мест их локализации.

Широко развернулись исследования, охватывающие различные районы страны и группы и виды животных-хозяев, ставящие своей целью изучение паразитофауны в зависимости от внешней среды и организма хозяина и выявление всех возможных здесь взаимосвязей. Первой такой работой явился «Опыт экологического исследования беломорской семги, в связи с ее миграциями» (Догель и Петрушевский, 1934). В огромном разнообразии работ находят отражение влияния на паразитофауну животных факторов сезонов года, размеров, происхождения и особенностей водоема, возраста, пищи и образа жизни хозяев, зимовок, и миграций, географических факторов и т. д. Изучаются беспозвоночные пресных и морских водоемов как промежуточные хозяева паразитов и циклы развития последних (Белопольская, 1949, 1953, 1957; Гинецинская, 1956, 1959; Голикова, 1960; Дубинин, 1949, 1952; Здун, 1961; Зеликман, 1962, 1966; Котова, 1939; Кулачкова, 1954; Латышева, 1939; Лутта, 1934; Серкова и Быховский, 1940; Суханова, 1958; Успенская, 1950, 1963; Фролова, 1958; Чубрик, 1966; Штейн, 1957, 1958, 1960, и др.).

Одновременно ведутся эколо-фаунистические исследования по формированию паразитарной фауны у перелетных птиц. Первые работы в этом направлении показали динамику паразитофауны дальних мигрантов — ласточки и стрижа (Догель и Каролинская, 1936; Догель и Навцевич, 1936). Затем появляется серия работ по колониальным и другим птицам дельты Волги (Гинецинская, 1942, 1957; Дубинины, 1940; Жуков, 1953, 1953, и др.), Белого моря (Кулачкова, 1953—1958), дельты Дуная (Саакова, 1952), Казахстана (Гвоздев, 1958) и других районов и республик Советского Союза. В 1936—1940 гг. паразитологи ЗИН АН СССР под руководством Б. Е. Быховского проводят исследование в Западной Сибири (Барабинская степь) и в южном Таджикистане с целью выяснения видового состава паразитофауны перелетных птиц и выявления факторов, определяющих ее характер, динамику и условия заражения хозяев в местах гнездования и зимовки (Благовещенский, 1948; Быховская, 1948; Дубинина, 1950, 1955; Павловский, 1948; Серкова, 1948, и др.). Изучение паразитофауны диких птиц, помимо теоретического интереса, имеет существенное значение, так как благодаря распространенному явлению обмена паразитофаунами (Вольскис, 1966; Догель, 1941; Гинецинская, 1952) они могут передавать своих паразитов домашним птицам и, кроме того, играют большую роль в распространении микробных и вирусных заболеваний человека (Павловский и Токаревич, 1966).

Паразиты являются существенным компонентом каждого биоценоза, оказывающим нередко прямое влияние на динамику численности свободноживущих видов и на характер взаимоотношений между членами биоценоза. Особый тип исследования представляет комплексное эколого-паразитологическое изучение отдельных биоценозов в целом. Под руководством Е. Н. Павловского в этом аспекте проводились многочисленные исследования нор и других стадий обитания животных (Павловский, 1948). Одна из первых и удачных попыток подобного изучения водоемов принадлежит М. Н. Голиковой (1961), показавшей на озерах Калининградской обл. зависимость заражения животных от факторов, связанных как с биологией самих хозяев, так и с цикловыми особенностями паразитов в условиях окружающей среды. На основании выявления циклов развития паразитов и путей их циркуляции было установлено, что каждому типу водоема соответствует своя характерная фауна паразитов, обусловленная определенными физико-химическими факторами и наличием составом окончательных и промежуточных хозяев. Изучалась гельминтофауна членов биоценоза Северного Донца и пути ее циркуляции (Шевченко, 1965). Выяснение роли паразитов как компонентов биоценоза моря показало особенности их циклов развития и путей их циркуляции при возможно более полном учете влияния экологических факторов, определяющих состав паразитофауны различных групп обитателей Баренцева моря, а также закономерные зависимости паразитофауны от таких специфических факторов, как сила прилива, соленость, глубина обитания (Полянский, 1955).

Такие же исследования велись и на Белом море (Зеликман, 1955; Шульман, Шульман-Альбова, 1953). Задачи морских эколого-паразитологических исследований показывают, что паразитология обязательно должна входить в комплекс работ по изучению биологии моря.

На базе эколого-паразитологических исследований, имеющих теоретической основой разработку проблемы организма как среды обитания паразитов и путей циркуляции возбудителей болезней в природе, развилось учение Е. Н. Павловского о переносчиках возбудителей вирусных, бактериальных и протозойных болезней, которое является одной из важнейших отраслей паразитологии (Павловский, 1947, 1964). Неразрывно с ним связано и учение о природной очаговости трансмиссивных болезней (Павловский, 1964). Ведущее направление в таком комплексе исследований определялось методами и установками эколого-паразитологической части всей проблемы, которая и открыла путь к биологическому обоснованию мер борьбы с природноочаговыми болезнями. Развитие народного хозяйства открывает все новые и новые области для исследований. Создание водохранилищ представляет для ихтиопаразитологов прямой эксперимент в природе, показывающий формирование паразитофауны рыб и закономерности ее развития от момента залития водоема до полной стабилизации его режима. Такие исследования проводятся на всех крупных водохранилищах и показывают, что разные типы их характеризуются различными закономерностями развития фауны паразитов их рыбного населения (Бауер, 1964; Бауер и Столяров, 1958; Гаврилова, 1966; Донцов, 1965; Изюмова, 1958, 1959; Исков и Коваль, 1965; Столяров, 1952—1957, и др.). Особый интерес представляет изучение паразитофауны животных — членов биоценоза на побережье вновь создаваемых водохранилищ, когда нарушаются давно сложившиеся ценоотические связи и формируются новые биологические комплексы (Смирнова, 1967).

Стремление к увеличению рыбных запасов вызвало расширение исследований по рыборазведению в пресных водоемах и по акклиматизации рыб. Паразитологические исследования показывают изменения паразитофауны вселяемых и местных рыб, эпизоотическое состояние интродуцируемых рыб и аборигенов и позволяют обосновать методы профилактики и борьбы с паразитарными заболеваниями (Агапова, 1966; Андрейко, Пинчук, Скворцов, 1963; Догель, 1939; Догель и Лутта, 1937; Петрушевский, 1958, и др.).

Е. Н. Павловский в 1932 г. одним из узловых вопросов паразитологии назвал изучение биологии и экологии паразитов и организовал многочисленные исследования экологии важнейших в эпидемиологическом и эпизоотологическом отношениях членистоногих. Необходимость изучения экологии паразитов встала в 40-х годах и перед лабораторией болезней рыб ГОСНИОРХ, столкнувшейся с вопросами искусственного рыборазведения. Борьба с паразитарными заболеваниями вызвала многочисленные эпизоотологические исследования в районах строительства гидроэлектростанций и в рыбохозяйствах почти по всему Советскому Союзу. Настало время подытожить накопившийся по вопросу экологии паразитов отечественный и зарубежный материал, критически его проанализировать и сделать практические выводы. Это осуществил О. Н. Бауер в крупном исследовании «Паразиты пресноводных рыб и биологические основы борьбы с ними» (1959). На глубоком знании биологии и экологии гельминтов базируется учение К. И. Скрябина о девакации гельминтозов, т. е. планомерном истреблении наиболее опасных гельминтов на всех фазах их развития и во всех местах их обитания (Скрябин, 1945; Скрябин, Шихобалова, Петров, Левашов, 1962).

Экологическая паразитология развивается неразрывно с фаунистическими исследованиями, которые также поднялись на принципиально иной уровень. Новое направление вооружило исследователей методами, позволяющими следить за изменениями паразитофауны, понимать их причины и таким образом ближе подойти к познанию закономерностей ее изменений.

Появляются работы с описанием целых паразитофаун и рассмотрением на их основе общих вопросов (Агапова, 1966; Быховская, 1962; Быховский, 1957; Делямуре, 1955; Догель и Быховский, 1939; Дубинина, 1966; Маркевич, 1951; Шульман, 1966, и др.).

В 1958 г. выходит книга «Общие проблемы паразитологии рыб» под редакцией В. А. Догеля, Ю. К. Петрушевского и Ю. И. Полянского, подводящая итоги за 25 лет теоретическим и практическим аспектам разработки проблем экологической паразитологии. К их числу относятся: паразитофауна и окружающая среда, взаимоотношения между паразитами и хозяевами, специфичность паразитов, физиология паразитов, жизненные циклы и биология, зоогеографический анализ паразитов рыб, формирование паразитофауны и паразитарные болезни рыб в водохранилищах, рыбохозяйственных и промысловых водоемах, динамика паразитофауны рыб при их акклиматизации, рыбы как источник гельминтозов человека. Из одного этого перечня видно, что впервые результаты паразитологических исследований использовались для решения общих вопросов зоогеографии, ихтиологии, промыслового дела и что изучение паразитологии животных дает богатейший фактический материал для решения общих проблем не только паразитологии, но и биологии вообще.

Для всей совокупности работ в ходе развития экологической паразитологии характерно то, что в них всегда ставились конкретные цели: выяснение закономерностей, управляющих созданием общего состава паразитофауны различных животных, определение причинной связи между динамикой паразитофауны хозяина и различными факторами внешней среды, а также изменений биологии и физиологии хозяина. Кроме того, найти такие закономерности, которые позволяли бы, с одной стороны, объяснять наблюдаемые изменения в паразитофауне хозяина и, с другой — дали бы возможность предсказывать, какие сдвиги в паразитофауне должны произойти при том или ином изменении окружающих условий (Догель, 1948).

Результаты многочисленных исследований, проводившихся в основном по единой методике, позволили В. А. Догелю и его ученикам установить ряд паразитологических закономерностей, получивших название «правил», которые были сформулированы и объяснены в специальной статье (Догель, 1948) и подробно изложены в крупном разделе курса Общей паразитологии «Организм и среда» (Догель, 1941).

Закономерности общего порядка действительно для всей паразитофауны изучаемых животных или для большей ее части. Более частные закономерности охватывают некоторых паразитов или группы хозяев. Несмотря на кажущуюся второстепенность, частные закономерности нередко представляют большой теоретический и практический интерес.

К общим закономерностям относятся: зависимость паразитофауны от возраста хозяина, сезона года, питания и образа жизни, миграций, географической или экологической его изоляции, влияние на паразитофауну животного его интродукции или акклиматизации, взаимодействие между различными членами паразитофауны, закономерность распространения явления паразитизма в животном мире.

Закономерности частного порядка характеризуются такими примерами, как приуроченность разных видов пухоедов и перьевых клещей к разным частям оперения птиц, связь появления особой подкожной стадии развития перьевых клещей с явлением миграции птиц (Догель, 1936; Дубинин, 1938), зависимость степени инвазии разных видов амфибий трематодами от большей или меньшей длительности пребывания хозяев в воде в ходе их жизненного цикла (Быховский, 1933; Дубинина, 1950), особенности поведения перьевых клещей во время линьки утиных птиц (Гинецинская, 1949) и др.

«Правила» экологической паразитологии подтверждаются все новыми примерами. В ряде случаев они, не теряя своего общего значения, уточняются или модифицируются применительно к тем или иным определенным условиям или группам животных или паразитов. Открываются и новые закономерности.

Одним из важнейших факторов, действующих на паразитофауну животного, является **в о з р а с т х о з я и н а**. Закономерности возрастных изменений сводятся к следующим положениям: 1) экстенсивность и интенсивность заражения и его разнообразие в общем увеличиваются с возрастом хозяина; 2) качественный состав паразитофауны меняется с возрастом хозяина тем сильнее, чем резче изменяется его экология; раньше всего животное заражается большей частью такими паразитами, которые не требуют для своего развития промежуточных хозяев (это положение не распространяется на личиночные формы паразитов, проникающих в хозяина активно). Литература по этому вопросу (Богданова, 1957; Быховская, 1940, 1962; Горбунова, 1936; Дубинин, 1936, 1952; Дубинина, 1950; Зехнов, 1949; Киршенблат, 1938; Лавров, 1955; Любарская, 1963; Марков и Рогоза, 1955; Победоносцев, 1940; Полянский, 1955; Полянский и Шульман, 1956; Соснина, 1957; Шевцов, 1963, и др.) весьма велика и охватывает самые разные группы хозяев. На формирование паразитофауны лягушек сильно влияет закономерность ее возрастных изменений. Так, головастики травяной лягушки в дельте Волги имеют 4 вида паразитов, 5-летние лягушки — 28. Наиболее резкий скачок в росте видового состава паразитофауны наблюдается в период от стадии головастика к сеголетку. У последних уже имеется 15 видов паразитов. Дальнейший рост до 28 видов идет постепенно (Дубинина, 1950).

Сравнение степени заражения трематодами молодых и взрослых птиц Западной Сибири показывает, что молодые большинства водоплавающих и насекомоядных птиц, вопреки «правилу», заражены значительно сильнее взрослых. Это объясняется тем, что птенцы поглощают количество пищи, во много раз превышающее то, что поедают взрослые в период гнездования и выкормки птенцов. В общее «правило» об увеличении степени заражения и разнообразия фауны паразитов с возрастом хозяина вносится, таким образом, поправка в отношении возрастной динамики паразитофауны водоплавающих и насекомоядных птиц (Быховская, 1962; Толкачева, 1967).

Изучение паразитофауны рыб в течение первого года жизни, начиная от первого дня после выклева личинки, подтвердило закономерность заражения хозяев в первую очередь паразитами с прямым циклом развития. Исследование морских рыб выявило и другой тип возрастных изменений

паразитофауны, а именно — заражение мальков в первую очередь паразитами со сложным циклом путем поедания промежуточных хозяев, что обычно для большинства проходных рыб, у которых отсутствует контакт между взрослыми особями и молодью (Полянский и Шульман, 1956). Следовательно, в природе существуют два типа возрастных изменений фауны паразитов: пресноводный (сформулированный В. А. Догелем) и морской. Главными причинами возрастных изменений паразитофауны являются изменения пищевого режима и образа жизни хозяина.

«Правило» о влиянии сезона года на паразитофауну говорит о том, что в громадном большинстве случаев разнообразие, экстенсивность и интенсивность инвазии повышается в весенне-летний период и явно снижается зимой. Эта закономерность характерна для средних и северных широт. В районах же с засушливым жарким летом и весенним и осенним периодами дождей, способствующих развитию беспозвоночных, кривая сезонных изменений имеет два максимума (весенний и осенний) со спадами летом и зимой (Быховская, 1945; Соснина, 1957).

Исследования паразитов рыб Баренцева моря в сезонном аспекте не показали сколько-нибудь значительных изменений, что, по-видимому, связано с относительным постоянством гидрологического режима благодаря теплоту Нордкапскому течению (Полянский, 1955).

Причины сезонных изменений паразитофауны животных весьма разнообразны и сложны во взаимодействии. Они складываются из сезонных изменений условий среды, определяемых в значительной мере климатическими факторами (в первую очередь температурой), характера питания, особенностей жизненных циклов самих паразитов (Гинецинская, 1959; Дубинина, 1950; Изюмова, 1958, 1959; Коваль, 1959; Комарова, 1941, 1950; Ляйман, 1940; Мазурмович, 1951; Малахова, 1959; Маркова, 1959; Фейзуллаев, 1963; Фролова, 1958; Чубрик, 1957; Черногоренко-Бидулина, 1959; Шульман-Альбова, 1953, и др.).

Е. Н. Павловский (1964) уделяет большое внимание возрастной и сезонной изменчивости восприимчивости животных к возбудителям природноочаговых болезней и отмечает ряд закономерностей, связанных с возрастными и сезонными изменениями физиологического состояния млекопитающих-реципиентов возбудителей этих болезней.

Большой интерес представляют годовые колебания паразитофауны, вариации ее в разные годы. Немногочисленные еще наблюдения показывают причинные связи и зависимости этих колебаний от метеорологических факторов (Дубинин, 1938; Зехнов, 1949; Марков, 1940; Марков и Рогоза, 1955; Штейн, 1957, 1960, и др.).

Изменения в паразитофауне рыб Карелии, происшедшие за двадцатилетний период, возможно, вызваны процессами постепенной эвтрофикации водоемов (Петрушевский и Быховская, 1935; Шульман и Рыбак, 1961). Через 25 лет были повторены паразитологические исследования в Невской губе, не показавшие никаких существенных изменений; по-видимому, гидрологический режим этого водоема не изменялся за это время (Догель и Петрушевский, 1933; У Бао-хуа, 1961).

В формировании паразитофауны животных существенную роль играет характер пищи и способ питания хозяина. Разнообразие фауны биогельминтов определяется в первую очередь разнообразием кормов хозяина и способом его питания. Это касается особенно кишечных паразитов и тех внутренних, которые проникают в организм хозяина эндогенным путем. Экологический анализ в этом отношении паразитофауны различных животных выявил ряд закономерностей, отражающих зависимость видового состава паразитофауны и его разнообразия от характера пищи, а также показал влияние сходства в питании хозяев далеких в систематическом отношении и различий в питании близко родственных животных на их паразитофауну (Агапова, 1945; Бауер, 1952; Белопольская, 1952, 1954; Быховская, 1955; Васильев, 1949; Гинецинская, 1949; Жинкин, 1931; Кузьменко, 1945; Курашвили, 1957; Олигер, 1940; Смогоржевская, 1962; Кулаковская, Купчинская, Ялынская, 1965; Вольс-

кис, 1967; Кобышев, 1965; Смогоржевская, 1956, и др.). Наличие у хозяина тех или иных видов паразитов может служить верным показателем особенностей его питания. Паразитологические индикаторы питания позволяют по характеру паразитофауны судить о некоторых сторонах биологии и экологии хозяев (Догель, 1958).

Образ жизни хозяина, т. е. общий характер жизнедеятельности, связанный с особенностями окружающей среды или с его собственными повадками и инстинктами, также накладывает особый отпечаток на его паразитофауну. Это можно показать на любой группе животных, поскольку в каждой группе имеются отдельные представители, ведущие образ жизни, отличный от такового большинства их родичей (Догель, 1962). Так, паразитофауна древесных грызунов значительно беднее и однообразнее, чем наземных в том же районе (Соснина, 1949). Колониальные птицы имеют очень высокие показатели заражения эктопаразитами в отличие от птиц, гнездящихся разобщенно (Дубинины, 1940). Паразитофауна слепца бедна из-за особенностей обитания хозяина под землей. Она представляет собой как бы обедненную фауну паразитов суслика (Киршенблат, 1939). Степень зараженности разных экологических групп птиц бывает весьма различна (Белопольская, 1952; Быховская, 1962), то же относится и к лягушкам, ведущим водный и полуводный образ жизни в дельте Дуная (Волгарь-Пастухова, 1959). Установлена закономерная связь характера паразитофауны с определенными экологическими группировками морских рыб, т. е. установлены экологические комплексы паразитов рыб (придонных, литоральных, планктоноядных, проходных) для ряда морей СССР (Полянский, 1955, 1958; Стрелков, 1960).

Особо влияет на паразитофауну **спячка хозяина**, явление, в котором тесно переплетаются сезонные изменения внешних условий существования и внутреннего состояния организма животного. Динамика паразитофауны животных, впадающих в спячку во время их длительного голодания и полного покоя, посвящено пока небольшое количество работ (Маркова, 1938; Дубинин и Лешкевич, 1945; Дубинина, 1949, 1949а, 1950; Емельянова и Высоковский, 1962; Соснина, 1949; Суханова, 1959, 1962, и др.). Данные по летучим мышам, черепахам, лягушкам, рыбам, залегающим в зимовальные ямы, показывают, что отдельные группы и виды паразитов выработали различные приспособления для перенесения периода спячки (длительная диапауза в развитии кишечных паразитов у летучих мышей; исчезновение некоторых видов перед началом спячки у сурков; прекращение развития эндопаразитов у рыб в зимовальных ямах при мощном развитии пиявок и рачков; адаптации в цикле паразита, когда к моменту начала спячки оказывается приуроченной определенная фаза развития и ряд других). **Миграции животных**, особенно длительные и на большие расстояния, оказывают крайне сильное воздействие на паразитофауну их, при том тем более сильное, чем больше разнятся экологические условия на крайних пунктах миграции (Догель, 1948). Это хорошо иллюстрируется на примерах проходных рыб и перелетных птиц. Изучение динамики паразитофауны лосося на протяжении всей его жизни, на разных ее периодах показало, что фауна мальков состоит из типично пресноводных паразитов. В море рыба нацело освобождается от них и получает новый набор — морских. Морские виды паразитов сопровождают лосося во время его анадромальной миграции в реки, где происходит их постепенная утрата. Прежде всего исчезают наружные паразиты, подвергающиеся непосредственному воздействию пресной воды, затем кишечные. На полостных формах миграция сказывается значительно слабее (Догель и Петрушевский, 1935).

Смена ареалов у перелетных птиц сопровождается переходом на иной пищевой режим, что прямо отражается на их паразитофауне. Характерная биологическая особенность паразитофауны мигрантов — ее двойственность, т. е. происхождение из двух областей — зимовки и гнездовья. Существует и третья категория паразитов, заражение которыми может происходить и на гнездовьях и на зимовке — «южные» паразиты, «север-

ные» и «убиквисты» (Догель, 1949). Выявлена еще одна категория паразитов, которых хозяин получает на миграционных путях. Такие «миграционные формы» могут служить точным индикатором пролетных путей птиц (Белопольская, 1964; Быховская, 1962). Установлено, что паразитофауна перелетных птиц в основном формируется в местах гнездования. Одна из главных причин этого явления — совпадение гнездового периода с сезоном наибольшего разнообразия употребляемой птицами пищи (Быховская, 1962).

Литература по влиянию миграций на паразитофауну животных, весьма обширная и разнообразная, свидетельствует, насколько сложна динамика паразитофауны мигрантов, в которой тесно переплетаются влияния факторов миграций, сезонов года, режима питания, жизненного цикла промежуточных хозяев, образа жизни окончательных хозяев и многое другое (Белопольская, 1956; Быховская, 1953, 1955; Гинецинская, 1949, 1953; Делямуре, 1955; Догель, 1936; Догель и Быховская, 1955; Догель и Каролинская, 1936; Догель и Марков, 1957; Догель и Навцевич, 1936; Догель и Петрушевский, 1933; Дубинин, 1936, 1954; Дубинина, 1937, 1950, 1953; Марков, 1939; Рыжиков, 1956; Шульман, 1957, и др.). Здесь и у паразитов вырабатываются интересные адаптации в морфологии и биологии, направленные к перенесению периода перелета.

Влияние географических факторов на паразитофауну складывается из влияния ландшафтно-климатических зон, размеров площади распространения хозяина и степени ее изолированности, близости местонахождения хозяина к границам своего ареала, влиянию реликтовых условий существования хозяина.

Зоогеографический анализ фауны трематод птиц, проведенный на материале, охватывающем все основные семейства птиц, во всех ландшафтно-географических зонах СССР, показал, что наиболее разнообразен видовой состав трематод в зоне лесов умеренного климата. Зона лесостепи как переходная отличается разнообразным и гетерогенным составом фауны этих паразитов, из которых большинство встречается в смежных зонах — степной и лесной. Зона пустынь умеренного климата (в ее типичных ландшафтах) весьма бедна трематодами, что прямо связано с условиями неблагоприятными для существования их промежуточных хозяев. Наряду с отчетливыми различиями, имеющимися в каждой зоне, наблюдается постепенность перехода в фаунах паразитов от одной зоны к другой при взаимном проникновении отдельных элементов этой фауны из одной зоны в другую (Быховская, 1962). Хороший пример показывает изучение паразитов рыб рек Сибири. По ходу течения эти реки пересекают различные климатические ландшафтные зоны — от пустынь и до арктической тундры. Анализ широтного распределения паразитов позволил разделить их на три группы: северную, южную и распространенную независимо от широты и климатической зоны (Петрушевский и Бауер, 1948). Ряд работ был посвящен закономерностям распределения гельминтов позвоночных на территории СССР (Левашов, 1950, 1953, 1958). Глубокое изучение связей природноочаговых паразитарных болезней с различными географическими ландшафтами привело к развитию нового направления в науке — медицинской географии (Павловский, 1954, 1956).

Зависимость паразитофауны от размеров площади распространения хозяина и от степени ее изолированности отражена в немногих наблюдениях, показывающих резкое обеднение паразитофауны в небольших замкнутых водоемах и на островах (Быховская, 1936; Афанасьев, 1941).

Паразитофауна животного сильно обедняется на границе его ареала. Примером могут служить чехонь и сом в Невской губе (Догель и Петрушевский, 1933), волжская белорыбца (Левашов, 1924), окунь в Ахтаринских лиманах на Азовском море (Б. и И. Быховские, 1940), рептилии Ленинградской обл. близкие к северной границе своего распространения (Марков, 1952), щуки в бассейне Куры, в среднем и верхнем течении Аму-Дарьи и Сыр-Дарьи и на Сахалине (Куперман, 1967) и другие. Это обеднение (качественное и количественное) объясняется тем, что не все про-

межуточные хозяева различных паразитов доходят до границы вида окончательного хозяина и, кроме того, редет плотность популяции окончательных хозяев.

Первая закономерность влияния реликтовых условий существования животного на паразитофауну — это ее обеднение за счет исконных форм паразитов в связи с вымиранием их промежуточных хозяев и пополнением немногими новыми видами, приспособившимися к паразитированию в реликтах. Примером являются каспийский тюлень (Щупаков, 1936; Делямуре, 1955), реликтовая треска из оз. Могильного на о. Кильдине (Догель, 1936; Полянский, 1955), бычок *Myoxocephalus quadricornis* из Онежского оз. (Догель и Розова, 1941). Около половины видов рыб оз. Байкал представлено бычками, считающимися морскими реликтами более или менее древнего происхождения. Исследование их паразитофауны показало наличие нескольких групп паразитов, отражающих кардинальные изменения, происшедшие в судьбе их хозяев за длительный период времени (Догель и Боголепова, 1957).

Полный экологический анализ паразитофауны не может быть сделан без соответствующей зоогеографической оценки, хотя бы в силу того, что сама экология по существу неразрывно связана с географией. Идея гельминтогеографического направления в исследовании паразитических червей впервые была сформулирована К. И. Скрябиным (1924), подчеркнувшим особую важность изучения гельминтов в их связи с географическим характером той или иной местности, с отдельными станциями и предположившим, что глубокая связь биологии паразита с естественно историческими условиями, характеризующими данный географический район, дает право ожидать и наличия в каждой отдельной станции своей специфической фауны паразитов.

Много интересного показал опыт зоогеографического районирования по паразитологическим данным, особенно когда отображается зоогеографическая характеристика всей паразитофауны определенной группы животных-хозяев в местах распространения последних. Так, исследования рыб пресных водоемов нашей страны позволили составить карты распространения и провести районирование паразитофауны, вполне укладывающееся в рамки зоогеографического районирования самих рыб, предложенного Л. С. Бергом (Догель, 1947; Шульман, 1954, 1958). То же было осуществлено в какой-то мере и для паразитов рыб морей Советского Союза (Полянский, 1958). Установлены закономерности распространения гельминтов в ластоногих и китообразных по зоогеографическим областям Мирового океана, отвечающие в основном симметричному расположению явлений жизни в океане, известному для свободноживущих организмов, с некоторыми отклонениями, связанными с особенностями развития паразитических червей (Делямуре, 1955, 1961).

Общее сходство в характере распространения паразитов и свободноживущих организмов видно и из того, что ряд паразитов имеет разорванный ареал, так как на них действовали те же факторы, которые обусловили вымирание их хозяев в периоды морских трансгрессий, регрессий, похолоданий в Сибири и других территориях и их сохранение в Амуре и ряде водоемов Средиземноморской подобласти. Так, *Metagonimus yokogawai*, связанный своим развитием с моллюсками сем. *Melaniidae* (*Prosobranchia* — широко распространены в неогене), встречается в Амуре (эндемичный очаг), на Каспии, в Днепре и Дунае (Маркевич, 1951). Моногенеи *Dactylogyrus extensus* и *D. vastator* имеют своими хозяевами на Амуре — *Cyprinus carpio haemotopterus*, а в Европейской части СССР — *Cyprinus carpio*. *Leuciscus waleckii* на Дальнем Востоке и *Leuciscus idus* в Европейской части Союза являются хозяевами одного вида — *D. robustus* (Гусев, 1955).

Основные закономерности экологической паразитологии были установлены при изучении позвоночных. Гинецинская и Штейн (1961) попытались применить их к характеристике заражения беспозвоночных. В основном формирование их паразитофауны подчиняется тем же зако-

номерностям, что и у позвоночных, однако важнейший фактор — влияние пищи и способ питания хозяина — для беспозвоночных играет минимальную роль. Определяющими факторами здесь оказываются особенности станции обитания беспозвоночных.

Следует отметить, что рассмотрение вопроса о зависимости паразитофауны от любых экологических или физиологических факторов не может быть оторвано от анализа специфичности паразита к его хозяину, поскольку заражение последнего определяется возможностью не только проникновения в него паразита, но и завершения в нем цикла развития или определенной его части. Укажем некоторые руководящие исследования советских паразитологов (Быховский, 1957; Гинецинская, 1967; Гусев, 1955; Догель, 1941, 1947, 1962; Дубинин, 1950; Дубинина, 1966; Киршенблат, 1941; Кнорре, 1937; Орлов, 1953; Павловский, 1946; Полянский, 1955; Скрыбин, 1923; Шульман, 1958; Шульц и Давтян, 1955, и др.).

Многочисленные исследования влияния на паразитофауну животных тех или иных факторов осуществляют, как правило, без какой бы то ни было классификации последних. Первая рациональная классификация экологических факторов была разработана Мончадским (1958, 1961, 1962), положившим в ее основу характер приспособительных реакций организма на воздействие среды, степень их глубины и совершенства. Последнее является показателем древности срока воздействия факторов. Соответственно автор различает две группы: факторы, изменения которых имеют регулярный, закономерно-периодический характер, и факторы, изменяющиеся без закономерной периодичности. Первая группа складывается из факторов первично-периодических (солнечная радиация, свет, температура и их суточная и сезонная периодичность) и вторично-периодических (влажность, пища, факторы водной среды, внутривидовые отношения и др.) — менее древних в отношении воздействия на организмы и поэтому вызывающих менее глубокие и совершенные его реакции. К факторам второй группы относятся влияния деятельности человека, воздействия хищников и все «биотические» факторы, исключая внутривидовые отношения. Использование принципов этой классификации факторов при эколого-паразитологическом анализе (Шульман и Рыбак, 1961) помогает выяснению характера и степени их влияния на паразитофауну хозяина и установлению ведущих в отношении изучаемого явления воздействий из всей совокупности множества факторов внешней среды, представленной у паразитов средами первого и второго порядка.

В заключение коснемся проблемы «паразитоценозов», привлекающей все больше внимания паразитологов. Термин «паразитоценоз» был предложен Е. Н. Павловским в 1934 г. для обозначения всего населения организма животного, включающего не только паразитов, комменсалов и симбионтов, но и компонентов бактериальной флоры. Видовой состав такого комплекса различен у разных хозяев и непостоянен во времени у одной и той же особи (Павловский, 1955, 1961). Этот комплекс, изучаемый на систематико-фаунистическом уровне является «паразитофауной» животного, главным предметом изучения экологической паразитологии. Однако только такое изучение не вскрывает в достаточной мере сущности глубоких, биоценологических взаимоотношений этого паразитарного комплекса между его сочленами, с организмом хозяина, со средой окружающей хозяина, с другими обитателями этой среды. Наличие таких связей и отличает принципиально «паразитоценоз» от списочной фауны паразитов. «Паразитоценоз» является органической частью биоценоза, членом которого является хозяин и требует специального биоценологического подхода к его изучению.

Примером изучения паразитоценозов могут служить исследования биоценозов нор пустыни, проводившиеся Е. Н. Павловским и его сотрудниками (1948) и предусматривавшие анализ биоценологических связей обитателей норы на разных фазах их развития в зависимости от последней, как от биотопа в целом, и по конкретным связям их с хозяином норы

и его постоянными и временными наружными паразитами. Работа С. О. Высоцкой (1967) по выяснению биоценологических связей между эктопаразитами грызунов и обитателями их гнезд как членами паразитоценоза хозяина и биоценоза норы показала, что только одновременное исследование паразитов на хозяине и в его гнезде дает представление об истинной их численности, причем большое значение в определении ее имеет совпадение или несовпадение сроков развития наиболее активных фаз хищников и объектов их питания. Все изменения в паразитоценозе хозяина и биоценозе его норы тесно связаны с сезонными явлениями в биотопе и жизни хозяина, что еще раз подчеркивает первичность этого фактора.

Анализ комплекса членистоногих грызунов Таджикистана показал интересную закономерность формирования этого комплекса по принципу наиболее полного использования небольшого по размерам хозяина как источника пищи и среды обитания, при наименьшей напряженности конкуренции между массовыми видами. Ослабление конкуренции достигается разобщенным распределением отдельных биологических групп видов по различным экологическим нишам и в связи с этим по разным популяциям хозяина, по особям в популяции, наконец по участкам тела на особи (Соснина, 1967). Биоценологическое исследование птичьих гнезд в Таджикистане было осуществлено Л. В. Мулярской (1953). Изучение биоценозов нор и гнезд и паразитоценозов их хозяев, членами которых являются многие переносчики заболеваний, естественно связывают фаунистическую, экологию, биоценологию с учением о тропических и трансмиссивных болезнях человека и животных, эпидемиологией, эпизоотологией (Павловский, 1952, 1957).

Качественный и количественный состав популяции паразитов различных животных определяется не только экологическими факторами, но и характером взаимоотношений между видами, входящими в состав паразитоценоза (Павловский и Грездилов, 1953). Эти отношения могут носить как антагонистический, так и синэргетический характер (Банина, 1952; Грездилов, 1951; Дубинин, 1951; Дубинина, 1949; Карапетян, 1960; Мазурмович, 1957; Маркова, 1955; Петрушевский, 1940, 1955; Полянская, 1954, и др.). Пути, позволяющие подойти к выяснению взаимоотношений в пределах того или иного паразитоценоза, — это не только наблюдение и анализ статистических данных по совместной встречаемости в особи хозяина различных видов паразитов, но и экспериментальный анализ предполагаемых синэргетических или антагонистических отношений между паразитами при условии предельно полного знания его видового состава. Дальнейшее возможно более глубокое раскрытие сущности понятия паразитоценоза поможет реализовать те богатые теоретические и практические перспективные возможности, которые оно содержит.

Сказанным далеко не исчерпываются достижения многочисленными коллективами паразитологов, представляющих крупные научные школы чл.-корр. АН СССР В. А. Догеля и академиков Е. Н. Павловского, К. И. Скрябина, В. Н. Беклемишева. Вся разносторонняя их деятельность породила паразитологию, как новую для нашей страны науку, темпы роста и размах которой не имеют прецедента в прошлом, и высоко подняло ее теоретическое и практическое значение для народного хозяйства и здравоохранения и международный авторитет.

Л и т е р а т у р а ¹

- А г а п о в а А. И. 1966. Паразиты рыб водоемов Казахстана. Алма-Ата : 3—342 (библиография).
Б а у е р О. Н. 1959. Паразиты пресноводных рыб и биологические основы борьбы с ними. Изв. Всесоюз. инст. оз. и речн. рыбн. хоз., 49 : 5—206 (библиография).
Б о л е з н и рыб и меры борьбы с ними. 1966. Алма-Ата : 3—151 (библиография).

¹ Из-за отсутствия возможности привести всю цитированную литературу ограничимся лишь теми источниками, на которые необходимо обратить особое внимание читателя. Сборники и отдельные исследования, содержащие крупные библиографические списки по экологической паразитологии, отмечены особо.

- Быховская И. Е. 1962. Трематоды птиц фауны СССР (экологогеографический обзор). М.—Л. : 1—407 (библиография).
- Быховский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.—Л. : 1—509.
- Вольскис Г. И. 1966. Материалы к фауне трематод птиц Литовской ССР. Тр. АН ЛитССР, сер. В, 3(41) : 123—133.
- Высоцкая С. О. 1967. Биоценотические отношения между эктопаразитами грызунов и обитателями их гнезд. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 23 : 19—60.
- Гаврилова Н. Г. 1966. О паразитофауне рыб Кайрак-Кумского водохранилища. «Биол. осн. рыбн. хоз. Средн. Азии и Казахстана», Алма-Ата : 320—322.
- Гинецинская Т. А. 1965. О природе жизненных циклов трематод. Вестн. ЛГУ, 21 : 5—13.
- Гинецинская Т. А. 1967. Трематоды, их жизненный цикл, биология и эволюция, Автореф. дисс. : 1—31.
- Гинецинская Т. А. и Г. А. Штейн. 1961. Особенности паразитофауны беспозвоночных и применение основных правил экологической паразитологии к характеристике их зараженности. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15(3) : 60—72 (библиография).
- Голикова М. Н. 1961. Эколого-паразитологическое изучение биоценоза некоторых озер Калининградской области. Вестн. ЛГУ, 9 : 46—61.
- Делямуре С. Л. 1955. Гельминтофауна морских млекопитающих в свете их экологии и филогении. М.—Л. : 9—517.
- Догель В. А. 1927. Зависимость распространения паразитов от образа жизни животных-хозяев. В сб.: В честь проф. Н. М. Книповича (1885—1925), М. : 17—43.
- Догель В. А. 1933. Проблемы исследования паразитофауны рыб. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 62(3) : 247—268.
- Догель В. А. 1935. Очередные задачи экологической паразитологии. Тр. Петергоф. биол. инст., 15(2) : 31—48.
- Догель В. А. 1941. Курс общей паразитологии. Л. : 3—288 (библиография).
- Догель В. А. 1949. Биологические особенности паразитофауны перелетных птиц. Изв. АН СССР, сер. биол., 1 : 99—107.
- Догель В. А. 1955. Важнейшие вопросы общей паразитологии, разработанные Е. Н. Павловским и его школой. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 21 : 5—17.
- Догель В. А. 1962. Общая паразитология. Л. : 3—464 (библиография).
- Догель В. А. и Быховский Б. Е. 1934. Фауна паразитов рыб Аральского моря. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 4 : 241—346.
- Догель В. А. и Быховский Б. Е. 1939. Паразиты рыб Каспийского моря. Тр. по компл. изуч. Касп. моря, 7 : 1—150.
- Догель В. А. и Петрушевский Г. К. 1935. Опыт экологического исследования паразитофауны беломорской семги. Вопр. экол. и биоценол., 2 : 137—169.
- Догель В. А. и Петрушевский Г. К. 1957. Обзор работ лаборатории болезней рыб Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства (ВНИОРХ) за 25 лет. Изв. Всесоюзн. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 42 : 14—39 (библиография).
- Дубинин В. Б. и Курочкин Ю. В. 1961. Библиографический указатель работ по паразитологии дельты Волги. Тр. Астраханск. гос. запов., 5 : 370—388.
- Дубинина М. Н. 1966. Ремнецы фауны СССР. М.—Л. : 3—261 (библиография).
- Есиненко-Мариц Н. М. 1965. Характеристика паразитофауны основных промысловых рыб Дубоссарского водохранилища в связи с регулированием стока р. Днестр. «Паразиты жив. и раст.», Кишинев : 17—36.
- Жизненные циклы паразитических червей северных морей. 1966. Тр. Мурм. биол. инст. Кольск. фил. АН СССР им. С. М. Кирова, 10(14) : 3—167 (библиография).
- Изюмова Н. А. 1960. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища. Тр. инст. биол. водохранилищ АН СССР, 3(6) : 283—300.
- Кулаковская О. П., Купчинская О. С. и Ялынская Н. С. 1965. Факторы, определяющие зараженность рыб гвоздичниками в рыбных хозяйствах Львовской области. В сб.: Паразиты и паразитозы чел. и животн., Киев : 256—262.
- Кулачкова В. Г. 1958. Эколого-фаунистический обзор паразитофауны обыкновенной гаги Кандалакшского залива. Тр. Канд. гос. запов., 1 : 103—159.
- К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. 1964. М.—Л. : 3—186 (библиография).
- Куперман Б. И. 1967. Особенности распространения ленточных червей рода *Triaenophorus* Rud. в СССР. Журн. «Паразитол.», 1(1) : 41—47.
- Лутта А. С. 1961. О паразитологических работах в Карелии. Тр. Карел. фил. АН СССР, 30 : 3—23.
- Мазурмович Б. Н. 1957. О взаимоотношениях между паразитическими червями амфибий. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 73(1) : 204—207.
- Малыхова Р. П. 1961. Сезонные изменения паразитофауны некоторых пресноводных рыб озер Карелии. «Вопр. паразитол. Карелии». Тр. Карел. фил. АН СССР, 30 : 55—78.
- Маркевич А. П. 1967. Принципы и пути комплексного изучения паразитологической ситуации в связи с организацией массовых оздоровительных мероприятий. Журн. «Паразитол.», 1(1) : 5—12.

- Мончадский А. С. 1962. Экологические факторы и принципы их классификации. Журн. общ. биол., 23(5) : 370—380.
- Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. 1962. М.—Л. : 3—776 (библиография).
- Основные проблемы паразитологии рыб. 1958. Л. : 5—363 (библиография).
- Ошмарин П. Г. 1959. К изучению специфичной экологии гельминтов. Владивосток : 1—110.
- Павловский Е. Н. 1934. Организм как среда обитания. «Природа», 1 : 80—91.
- Павловский Е. Н. 1937. Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам. Изв. АН СССР, 4 : 1385—1422.
- Павловский Е. Н. 1945. Экологическое направление в паразитологии. Журн. общ. биол., 6(2) : 65—92.
- Павловский Е. Н. 1946. Условия и факторы становления организма хозяином паразита. Зоол. журн., 25(4) : 289—304.
- Павловский Е. Н. 1955. Проблема паразитоценозов, внутривидовые и межвидовые соотношения их с организмом хозяев, значение проблемы для клиники внутренних и заразных болезней. Изв. АН СССР, сер. биол., 3 : 25—32.
- Павловский Е. Н. 1957. О синтезе учения о природной очаговости болезней и теории паразитоценозов. Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунол., 11 : 11—18.
- Павловский Е. Н. 1964. Природная очаговость трансмиссивных болезней. М.—Л. : 4—211.
- Павловский Е. Н. 1965. О паразитологическом изучении биоценозов. Сб. «Паразиты и паразитозы человека и животных», Киев : 25—32.
- Павловский Е. Н. и Гнездилов В. Г. 1939. Экспериментальное исследование над плероцеркоидами лентеца широкого в связи с вопросом о круге их потенциальных хозяев. Тр. Военно-мед. акад., 19 : 97—116.
- Петрушевский Г. К. 1955. К вопросу о паразитоценозах у рыб. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 21 : 44—52.
- Полянский Ю. И. 1955. Материалы по паразитологии рыб северных морей СССР. Паразиты рыб Баренцева моря. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 19 : 5—170.
- Полянский Ю. И. 1966. О некоторых задачах морских эколого-паразитологических исследований. В сб.: Жизненные циклы паразитических червей северных морей. М.—Л. : 3—6.
- Полянский Ю. И. и Шулман С. С. 1956. Возрастные изменения паразитофауны рыб. Тр. Карел. фил. АН СССР, 4 : 3—26.
- Проблемы общей паразитологии. 1937. Сб. докладов студентов семинара. Уч. зап. ЛГУ, 13, сер. биол., 3(4) : 3—118.
- Скрябин К. И. 1924. К фауне паразитических червей пустынь и степей Туркестана. Тр. Гос. Инст. экспер. вет., 2(1) : 78—91.
- Скрябин К. И. 1945. Санитарно-экономическая значимость гельминтозов в народном хозяйстве СССР и проблема их ликвидации. Общее собр. АН СССР 14—17 окт. 1944 г. М.—Л. : 130—144.
- Соснина Е. Ф. 1957. Паразиты мышевидных грызунов Гиссарской долины и южного склона Гиссарского хребта (Таджикистан). Тр. Инст. зоол. и параз. им. акад. Е. Н. Павловского АН Тадж. ССР, 64 : 3—167 (библиография).
- Соснина Е. Ф. 1967. Опыт биоценотического анализа комплекса членистоногих, обнаруживаемых на грызунах. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 23 : 61—99.
- Столяров В. П. 1954. Динамика паразитофауны промысловых рыб Рыбинского водохранилища. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 72(4) : 160—189.
- Толкачева Л. М. 1967. Морфолого-систематическое и экологическое изучение гельминтов диких гусиных птиц низовья Енисея и Норильских озер. Автореф. дисс., М. : 1—23.
- Филиппенко А. А. 1937. Экологическая концепция паразитизма и самостоятельность паразитологии как научной дисциплины. В сб.: Пробл. общ. паразитол. Уч. зап. ЛГУ, 13, сер. биол., 3(4) : 4—14.
- Шевченко Н. Н. 1965. Гельминтофауна биоценоза Северского Донца и пути ее циркуляции в среднем течении реки. Автореф. дисс., Харьков : 3—45.
- Шулман С. С. 1966. Микроспоридии фауны СССР. Изд. «Наука», М.—Л. : 1—507 (библиография).
- Шулман С. С. и Рыбак В. Ф. 1961. Изменения паразитофауны рыб Пертозера и Кончозера за длительный промежуток времени. «Вопр. паразитол. Карелии». Тр. Карел. фил. АН СССР, 30 : 24—54.

THE DEVELOPMENT OF ECOLOGICAL PARASITOLOGY IN THE USSR

I. E. Bychovskaya-Pavlovskaya

S U M M A R Y

Ecological parasitology started its development in the thirties. Its main aim is the study of the dependence of a parasite fauna on changes in the external environment of the host and on changes in the physiological state of the host itself (Dogiel, 1935) and the consideration of the host as the habitat of the parasite (Pavlovsky, 1934). On the basis of ecological-parasitological investigations V. A. Dogiel developed his theory of regularities in the changes of parasite faunas of animals affected by different biotic and abiotic factors. On the same grounds Academician Pavlovsky evolved his doctrine of nidality of transmissible diseases, and Academician K. J. Skrjabin — the theory of the eradication of helminths.

A zoogeographical analysis of the distribution of the parasites and their hosts was carried out and a strong correlation between them was observed.

The study of «parasite coenoses» as an organic part of biocoenoses, the hosts of which are their members, reveals biocoenotic relationships between the members of a parasitic complex, with the host, with the external environment and with other inhabitants of the environment.

The activities of Dogiel's, Pavlovsky's and Skrjabin's schools gave birth to parasitology as a new science in our country and raised its theoretical and practical role to a high level.
