

УДК 576.895.132

DOI: 10.31016/1998-8435-2019-13-3-11-24

Эколого-фаунистический анализ нематод отряда *Spirurida* – паразитов животных Узбекистана

Фируза Джалалиддиновна Акрамова, Джалалиддин Азимович Азимов,
Эркинжон Бердикулович Шакарбоев, Улугбек Абдулакимович Шакарбаев,
Адолат Усмонбоевна Мирзаева, Феруза Эргашевна Сафарова,
Ислом Муратбаевич Арепбаев, Мухаммедияр Шадимуратович Торемуратов

Институт зоологии АН РУз., Узбекистан, 100053, ул. Богишамол, 232 б, e-mail: ushakarbaev@mail.ru

Поступила в редакцию: 12.06.2019; принята в печать: 17.07.2019

Аннотация

Цель исследований: изучение видового разнообразия и некоторых особенностей биоэкологии нематод отряда *Spirurida* – паразитов животных Узбекистана.

Материалы и методы. Собраны и исследованы образцы половозрелых нематод отряда *Spirurida* от домашних и диких популяций животных из всех областей Узбекистана и Республики Каракалпакстан. Исследованы насекомые – промежуточные хозяева некоторых видов рассматриваемых нематод по общепринятым методам. Анализируются некоторые биоэкологические особенности представителей подотрядов *Spirurata*, *Camallanata*, *Gnathostomata*, *Filariata*.

Результаты и обсуждение. Изучено современное видовое разнообразие нематод отряда *Spirurida* у рыб, птиц и млекопитающих Узбекистана. У исследованных животных отряд представлен четырьмя – *Spirurata*, *Camallanata*, *Gnathostomata*, *Filariata*. Общее число видов исследуемого отряда составило 145, из них у рыб зарегистрировано 16 видов, у птиц – 81, у млекопитающих – 48 видов. Ядро фауны *Spirurida* составляют представители *Spirurata* и *Filariata*, которые широко распространены у соответствующих хозяев в биогеоценозах Узбекистана. Жизненные циклы отмеченных нематод протекают с участием промежуточного и резервуарного (= паратенического) хозяев. К первым относятся представители отрядов *Coleoptera*, *Ephemeroptera*, *Orthoptera*, *Coleoptera* и *Diptera*, ко вторым – карпообразные рыбы. Эволюция передачи инвазии промежуточным хозяином дефинитивному способствовала формированию и функционированию разных типов паразитарной системы.

Ключевые слова: *Spirurida*, *Spirurata*, *Camallanata*, *Gnathostomata*, *Filariata*, *Arachnida*, *Insecta*, Узбекистан.

Для цитирования: Акрамова Ф. Д., Азимов Д. А., Шакарбоев Э. Б., Шакарбаев У. А., Мирзаева А. У., Сафарова Ф. Э., Арепбаев И. М., Торемуратов М. Ш. Эколого-фаунистический анализ нематод отряда *Spirurida* – паразитов животных Узбекистана // Российский паразитологический журнал. 2019. Т. 13. № 3. С. 11–24.

DOI: 10.31016/1998-8435-2019-13-3-11-24

© Акрамова Ф. Д., Азимов Д. А., Шакарбоев Э. Б., Шакарбаев У. А., Мирзаева А. У.,
Сафарова Ф. Э., Арепбаев И. М., Торемуратов М. Ш.

Ecological and Faunistic Analysis of Spirurida Order Nematodes – Zooparasites of Uzbekistan

Firuz D. Akramova, Dzhalaliddin A. Azimov, Erkinzhon B. Shakarboev, Ulugbek A. Shakarbaev, Adolat U. Mirzaeva, Feruza E. Safarova, Islom M. Arepbaev, Mukhammediyar Sh. Toremuratov

Institute of Zoology Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan, 232 b, Bogishamol Street, Uzbekistan, 100053, e-mail: ushakarbaev@mail.ru

Received on: 12.06.2019; accepted for printing on: 17.07.2019

Abstract

The purpose of the research is to study species diversity and some features of life history of Spirurida order nematodes - zooparasites of Uzbekistan.

Materials and methods. Specimens of adult Spirurida order nematodes of domestic and wild animals' population from all regions of Uzbekistan and Karakalpak Republic were collected and studied. Insects, the intermediate hosts of some species of concerned nematodes, were studied according to established methods. Some bioecological features of species Spirurata, Camallanata, Gnathostomata, Filariata suborders are analyzed.

Results and discussion. Modern species diversity of Spirurida order nematodes of Uzbekistan fish, birds and mammals was studied. The order is presented by four species Spirurata, Camallanata, Gnathostomata, Filariata in studied animals. The total amount of studied order species was 145, where 16 species were recorded in fish, 81 species in birds, and 48 species in mammals. Species of Spirurata and Filariata which are widely distributed in desired hosts in Uzbekistan biogeocoenosis are the center of Spirurida fauna. Life cycles of indicated nematodes are carried out involving intermediate and reservoir (= paratenic) hosts. Specimens of Copepoda, Ephemeroptera, Orthoptera, Coleoptera and Diptera belong to the first, carp-like fish belong to the second. Evolution of infection transfer by intermediate host to definitive promotes formation and functioning of different types of parasitic systems.

Keywords: Spirurida, Spirurata, Camallanata, Gnathostomata, Filariata, Arachnida, Insecta, Uzbekistan.

For citation: Akramova F. D., Azimov D. A., Shakarboev E. B., Shakarbaev U. A., Mirzaeva A. U., Safarova F. E., Arepbaev I. M., Toremuratov M. Sh. Ecological and faunistic analysis of Spirurida order nematodes - zooparasites of Uzbekistan. *Rossiyskiy parazitologicheskii zhurnal = Russian Journal of Parasitology*. 2019; 13 (3): 11–24. DOI: 10.31016/1998-8435-2019-13-3-11-24

Введение

Спируриды – самый крупный и наиболее специализированный отряд класса Nematoda. От большинства других групп, эти нематоды отличаются большим разнообразием мест обитания и другими признаками биологического прогресса. Значительная часть спирурид адаптировалась к паразитированию в организме позвоночных, включая человека. Вызываемые ими заболевания животных и человека, по общему признанию паразитологов, относятся к разряду глобальных проблем социально-экономического значения [1]. Поэтому чрезвычайно важно изучение видового разнообразия спирурид отдельных групп животных-хозяев в конкретных территориях.

В этом отношении, комплексное исследование эколого-фаунистических особенностей нематод отряда Spirurida – паразитов позвоночных животных Узбекистана является актуальной задачей со-

временной паразитологии. Более того, сведения о фауне спирурид у отдельных групп позвоночных животных [15, 36, 37] недостаточны и устарели. Об этом свидетельствуют результаты возобновленных исследований отдельных таксономических групп спирурид [20].

Материалы и методы

В основу настоящей работы легли материалы полевых и экспериментальных исследований, проведенные в течение 2010–2018 гг. в лаборатории Общей паразитологии Института зоологии АН РУз, на кафедре экологии Каракалпакского государственного университета.

Паразитологический материал от домашних, диких и промысловых животных собирали из Республики Каракалпакстан и 12 областей Узбекистана. Степень зараженности рыб,

птиц и млекопитающих спируридами устанавливали гельминтологическими вскрытиями животных, а также исследованием отдельных их органов по известным методам [5, 23].

Исследовано 2635 экз. рыб, более 3750 экз. птиц и 1600 экз. млекопитающих. Видовое определение спирурид проводили по общепринятым методам паразитологии [6, 26–29, 34, 35, 39, 40].

В местах концентрации птиц и млекопитающих собрано и исследовано большое число кровососущих членистоногих и насекомых из различных зон весной, летом и осенью с целью выявления инвазированности их личинками спирурид известными методами [3,

12]. Обнаруженных личинок нематод фиксировали в 1,5–2,0%-ном формалине. Основную часть личинок исследовали живыми.

Результаты и обсуждение

У исследованных групп позвоночных животных Узбекистана зарегистрировано 145 видов нематод отряда Spirurida, которые оказались представителями четырех подотрядов – Spirurata Railliet, 1914, Camallanata Chitwood, 1938, Gnathostomata Skrjabin et Ivashkin, 1973 и Filariata Skrjabin, 1915 (табл. 1).

Общие сведения о фауне спирурид у отдельных групп позвоночных животных приведены в табл. 2.

Таблица 1

Общее число видов нематод отряда Spirurida, обнаруженных у позвоночных животных Узбекистана

Отряд	Число видов нематод		
	рыб	птиц	млекопитающих
Spirurata	8	28	24
Camallanata	7	-	1
Gnathostomata	1	-	1
Filariata	-	53	22
Всего	16	81	48

Таблица 2

Видовое и таксономическое разнообразие Spirurida – паразитов животных Узбекистана

Таксон	Хозяева ¹	
	промежуточные (отряды)	резервуарные (классы)
<i>Паразиты рыб</i>		
Spirurata		
Rhabdochonidae:	Ephemeroptera	Рыбы
<i>Rhabdochona gnedini</i> Skrjabin, 1946		
<i>Rh. chodukini</i> Osmanov, 1957		
<i>Rh. denudata</i> (Dujardin, 1845)		
<i>Rh. sulaki</i> Saidov, 1953		
<i>Rh. longicauda</i> Dzhalilov, 1964		
<i>Rh. fortunatovi</i> Dinnik, 1933		
<i>Rh. hellichii</i> (Šramek, 1901)		
Desmidocercidae:	Copepoda	Рыбы
<i>Desmidocercella numidica</i> Seurat, 1920		
Camallanata		
Camallanidae:	Copepoda	
<i>Camallanus lacustris</i> (Zoega, 1776)		
<i>C. truncatus</i> (Rudolphi, 1814)		
<i>Spirocamallanus siluri</i> Osmanov, 1964		

¹ По данным наших исследований и др. авторов, которые приведены в тексте настоящей работы.

Продолжение таблицы 2

Таксон	Хозяева	
	промежуточные (отряды)	резервуарные (классы)
Phylometridae:	Соперода	
<i>Phylometra obturans</i> (Prenant, 1886)		
<i>Ph. ovata</i> (Zeder, 1803)		
<i>Ph. abdominalis</i> Nybelin, 1928		
<i>Ph. intestinalis</i> Dogiel et Bychowsky, 1934		
Gnathostomata		
Gnathostomidae:	Соперода	Рыбы и др. животные
<i>Gnathostoma hispidum</i> Fedtchenko, 1872		
Паразиты птиц		
Spirurata		
Spiruridae:	Orthoptera, Isoptera	
<i>Cyrnea eurycerca</i> Seurat, 1914		
<i>C. capitellata</i> (Schneider, 1866)		
<i>C. parotti</i> Seurat, 1917		
<i>Hartertia obesa</i> Seurat, 1915		
<i>H. rotundata</i> (Linstow, 1883)		
Acuaridae:	Orthoptera, Copepoda	
<i>Acuaria gruveli</i> (Gendre, 1913)		
<i>A. hamulosa</i> (Diesing, 1851)		
<i>A. anthuris</i> (Rudolphi, 1814)		
<i>A. gracilis</i> (Gendre, 1912)		
<i>A. tenuis</i> (Dujarden, 1845)		
<i>Dispharynx nasuta</i> (Rudolphi, 1819)		
<i>Cosmocephalus capellae</i> Yamaguti, 1935		
<i>C. obvelatus</i> (Creplin, 1825)		
<i>C. jaenschi</i> Johnston et Mawson, 1914		
<i>Skrjabinocara squmata</i> (Linstow, 1883)		
Tetrameridae:	Amphipoda	Рыбы
<i>Tetrameres fissispina</i> (Diesing, 1861)		
<i>T. ihuillieri</i> (Seurat, 1918)		
<i>T. gubanovi</i> Shigin, 1957		
Desmidocercidae:	Соперода	Рыбы
<i>Desmidocercella numidica</i> Seurat, 1920		
Streptocaridae:	Соперода	Рыбы
<i>Streptocara crassicauda</i> (Creplin, 1829)		
Physolopteridae:	Coleoptera	
<i>Physoloptera alata</i> Rudolphi, 1819		
<i>Ph. crosi</i> Seurat, 1914		
Schistophoridae:		
<i>Torquatella balanocephala</i> (Gendre, 1922)		
<i>Stellobronema acuariana</i> (Gushanskaja, 1937)		
Gongylonematidae:		
<i>Gongylonema ingluvicola</i> Ransom, 1904		
<i>Gongylonema mesasiatica</i> Sultanov, 1961		
Thelaziidae:	Orthoptera	
<i>Oxyspirura petrovi</i> (Skrjabin, 1929)		
<i>Oxyspirura schulzi</i> (Skrjabin, 1929)		

Продолжение таблицы 2

Таксон	Хозяева	
	промежуточные (отряды)	резервуарные (классы)
Filariata		
Aproctidae:	Orthoptera	
<i>Aprocta cylindrica</i> Linstow, 1883		
<i>A. caprimulgi</i> (Kazubski, 1958)		
<i>A. crassa</i> Raillet et Henry, 1910		
<i>A. matronensis</i> Railliet et Henry, 1910		
<i>A. rotundata</i> (Linstow, 1903)		
<i>A. obtusa</i> (Dujarden, 1945)		
<i>Aproctoides striata</i> Sonin, 1961		
<i>Squamofilaria coraciae</i> (Gmelin, 1790)		
<i>Pseudoprocta decarata</i> Li, 1933		
Splendidofilariidae:	Diptera	
<i>Splendidofilaria pawlovskiyi</i> Skrjabin, 1923		
<i>S. brevispiculum</i> Singh, 1949		
<i>S. mavis</i> (Leiper, 1909)		
<i>S. gvozdevi</i> Sonin et Baruš, 1978		
<i>Sacronema eurycerca</i> Wehr, 1939		
<i>S. pseudolabiata</i> Belogurov, Daja et Sonin, 1966		
<i>Skrjabinocta natali</i> Borgarenco, 1990		
<i>Ornithofilaria skrjabini</i> (Petrov et Tshertkova, 1949)		
<i>O. papillocerca</i> (Lubimov, 1946)		
<i>O. mavis</i> (Leiper, 1909)		
<i>Vagrifilaria sinensis</i> (Li, 1933)		
<i>Parornithofilaria lienalis</i> (Orloff, 1947)		
Dipteriaenidae:	Orthoptera	
<i>Dipteriaena ozouxi</i> (Railliet et Henry, 1909)		
<i>D. falconis</i> (Connal 1912)		
<i>D. graculi</i> (Maplestone, 1931)		
<i>D. henryi</i> Blanc, 1919		
<i>D. isabellina</i> Koroliowa, 1926		
<i>D. nocti</i> Hoeppli et Hsu, 1929		
<i>D. obtusa</i> (Rudolphi, 1802)		
<i>D. pungens</i> (Schneider, 1866)		
<i>D. schikhobalovi</i> Spasskaja, 1949		
<i>D. sokolovi</i> Skrjabin, 1916		
<i>D. tricuspis</i> (Fedtschenko, 1874)		
<i>D. unguiculata</i> (Rudolphi, 1819)		
<i>D. microphallos</i> Li, 1933		
<i>Dicheilonema ciconiae</i> (Schrank, 1788)		
<i>Hamatospiculum cylindricum</i> (Zeder, 1803)		
<i>H. guttatum</i> (Schneider, 1866)		
<i>Petrovifilaria mongolica</i> (Petrov et Ivaschkina, 1954)		
<i>Serratospiculum guttatum</i> (Schneider, 1866)		
<i>S. chungii</i> Hoeppli et Hsu, 1929		
<i>S. tendo</i> (Nitzsch, 1819)		
Lemdaniidae:	Diptera	
<i>Lemdana behningi</i> Lewaschoff, 1929		

Продолжение таблицы 2

Таксон	Хозяева	
	промежуточные (отряды)	резервуарные (классы)
<i>Eulemdana clava</i> (Wedl, 1856)		
<i>Cardiofilaria pavlovskiyi</i> Strom, 1937		
<i>Dirofilarionema ulari</i> (Gagarin, 1954)		
<i>Pseudalemdana corvicola</i> (Schikhobalowa, 1948)		
<i>Pelecitus fulicaeatrae</i> (Diesing, 1861)		
<i>Paronchocerca armenica</i> Tshertkova, 1945		
<i>P. rousseloti</i> Chabaud et Biocca, 1951		
<i>P. bumpae</i> Anderson et Prestwood, 1969		
<i>P. mansoni</i> Faust, 19966		
<i>P. tonkinensis</i> (Chow, 1939)		
<i>P. sonini</i> Borgarenko, 1984		
<i>Паразиты млекопитающих</i>		
Spirurata		
Spiruridae:	Coleoptera	Рыбы, амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие
<i>Spirura rytipleuritis</i> (Deslongchams, 1824)		
<i>S. talpae</i> (Gmelin, 1790)		
<i>Ascorops strongilina</i> (Rudolphi, 1819)		
<i>Physocephalus sexalatus</i> (Molin, 1860)		
<i>Vigisospirura potekhini</i> (Tschermikowa, 1934)		
<i>Spirocerca lupi</i> (Rudolphi, 1809)		
Habronematidae:	Diptera	
<i>Habronema muscae</i> (Carter, 1861)		
<i>H. microstoma</i> (Schneider, 1866)		
<i>Drascheia megastoma</i> (Rudolphi, 1819)		
<i>Parabronema skrjabini</i> Rassowska, 1924		
Physolopterae:	Coleoptera	
<i>Physoloptera preputiale</i> Linstow, 1889		
<i>Ph. sibirica</i> Petrow et Gubanow, 1931		
Gongylonematidae:	Coleoptera	
<i>Gongylonema pulchrum</i> Molin, 1857		
<i>G. verricosum</i> (Giles, 1892)		
<i>G. neoplasticum</i> (Fibiger et Didlevsen, 1914)		
<i>G. problematicum</i> Schulz, 1924		
<i>Rictularia affinis</i> Jägerskiöld, 1904		
<i>R. merionesi</i> Davlatov, 1970		
<i>R. sibiricensis</i> Morosov, 1959		
<i>R. amurensis</i> Schulz, 1927		
Thelaziidae:	Diptera	
<i>Thelazia rhodesi</i> (Desmarests, 1827)		
<i>Th. gulosa</i> Railliet et Henry, 1910		
<i>Th. leesei</i> Railliet et Henry, 1910		
<i>Th. petrovi</i> Tuchmanianz et Schachurina, 1962		
<i>Th. skrjabini</i> Erschow, 1928		
Camallanata		
Dracunculidae:	Copepoda	
<i>Dracunculus medinensis</i> (Linnaeus, 1758)		

Окончание таблицы 2

Таксон	Хозяева	
	промежуточные (отряды)	резервуарные (классы)
Gnathostomata		
Gnathostomatidae:	Copepoda	
<i>Gnathostoma hispidum</i> Fedtschenko, 1872		
Filariata		
Filariidae:	Diptera	
<i>Parafilaria multipapillosa</i> (Condamine et Dzouly, 1878)		
Dipetalonemidae:	Diptera, Arachnida	
<i>Dipetalonema vitae</i> (Krepkogorskaya, 1933)		
<i>D. evansi</i> (Lewis, 1882)		
<i>Dirofilaria immitis</i> (Leidy, 1865)		
<i>D. repens</i> Railliet et Henry, 1911		
Onchocercidae:	Diptera	
<i>Onchocerca reticulata</i> Diesing, 1841		
<i>O. cervicalis</i> Railliet et Henry, 1910		
<i>O. caprae</i> (Linstow, 1883)		
<i>O. lienalis</i> (Stiles, 1892)		
<i>O. fasciata</i> Railliet et Henry, 1910		
<i>Litomosia dogieli</i> Bogdanov et Vladimirov, 1956		
<i>L. skarbilovitchi</i> Petrov et Tschertkova, 1954		
<i>Skrjabinodera saiga</i> Gnedina et Vsevolodov, 1947		
<i>Micipsella numidica</i> (Seurat, 1917)		
Setariidae:	Diptera	
<i>Setaria equina</i> (Abildgaard, 1789)		
<i>S. bernardi</i> Railliet et Henry, 1911		
<i>S. digitata</i> (Linstow, 1906)		
<i>S. labiatopapillosa</i> (Alessandrini, 1848)		
<i>S. cervi</i> (Rudolphi, 1819)		
Stephanofilariidae:	Diptera	
<i>Stephanofilaria stilesi</i> Chitwood, 1934		
<i>St. assamensis</i> Pande, 1936		

Спируриды – один из самых больших по числу видов отряд нематод. Представители его паразитируют у позвоночных всех классов [39]. Очень широко они представлены у различных экологических групп - птиц, млекопитающих и незначительно у рыб Узбекистана. Среди отмеченных нами 145 видов нематод отряда наиболее широко зарегистрированы представители подотрядов Filariata и Spirurata. Филяриаты найдены только у птиц и млекопитающих.

Рыбы оказались инвазированными 16 видами из трех подотрядов Spirurata, Camallanata и Gnathostomata. Специфическими паразитами оказались 14 видов. Для *Desmidocercella numidica* и *Gnathostoma hispidum* рыбы являются резервуарными хозяевами. Половоз-

релые стадии этих нематод паразитируют соответственно у рыбоядных птиц и млекопитающих [22].

Птицы оказались наиболее распространенными хозяевами спирурид и в условиях Узбекистана. Нами найдены 81 вид, принадлежащие к двум подотрядам - Spirurata и Filariata, половозрелые стадии которых являются специфическими хозяевами исследуемых нематод. По богатству видовой разнообразия спирурид вторую позицию занимают млекопитающие, у которых отмечены 48 видов нематод, относящихся к четырем подотрядам – Spirurata, Filariata, Camallanata и Gnathostomata.

Таким образом, ядро фауны спирурид позвоночных Узбекистана составляют представители подотрядов Spirurata и Filariata.

Рассматривая спинуриды в аспекте их локализации в позвоночном – хозяине, следует отметить более или менее постоянное местопребитание для представителей надвидовых, крупных таксонов. Например, преобладающее число видов подотряда *Spirurata* у позвоночных животных локализуется в пищеварительной системе. Только виды двух семейств – *Thelaziidae* (7 видов) и *Desmidocercidae* (1 вид) – паразитируют вне пищеварительного тракта, телязииды – в конъюнктивальном мешке глаза птиц и млекопитающих, десмидоцерциды – в воздухоносных мешках птиц.

Характеризуя локализации филяриат, нужно, прежде всего, отметить разнообразие мест паразитирования их в организме птиц и млекопитающих. Спируриды других групп не имеют такого обилия «биотопов» в теле окончательного хозяина [17]. Ни один представитель подотряда *Filariata* не обитает в зрелом состоянии в пищеварительном тракте птиц и млекопитающих, который является обычным местом локализации для подавляющего большинства нематод других таксономических групп.

Представители филяриат, регистрируемые нами, локализовались в следующих органах и системах птиц: подкожная клетчатка, воздухоносные мешки, орбитальные и носовые полости, полость тела, кровеносное русло, мышечная ткань, сердце, суставные сумки конечностей, у млекопитающих – кожа, подкожная клетчатка, мышечная ткань, сухожилия, связки, полость тела, кровеносное русло и лимфатические узлы.

До недавнего времени считалось обычным местом локализации зрелых популяций *S. labiatopapillosa* различные участки брюшной полости крупного рогатого скота [9, 39]. Однако, результаты исследования последних лет [4] показали, что они локализуются и в лимфатических узлах брыжейки крупного рогатого скота. В связи с этим, мы рассматриваем локализацию сетарий (*S. labiatopapillosa*) в особой группе паразитов со смешанной локализацией в организме дефинитивного хозяина – брюшной полости и лимфатических узлах.

Локализация видов, объединяемых отрядом *Spirurida*, довольно разнообразна. В частности, эти особенности, вероятно, закрепились в ходе эволюции паразито-хозяинных отношений, что свидетельствует о широком диапазоне адаптации филяриат к парази-

рованию в организме дефинитивных хозяев – птиц и млекопитающих.

Жизненные циклы изученных представителей отряда *Spirurida*, как известно, протекают со сменой хозяев – они принадлежат к группе гетероксенных паразитов. Общее в биологии видов подотряда *Spirurata* заключается в следующем. В яйцах паразита, выделяемых дефинитивным хозяином во внешнюю среду, содержится сформированная личинка первой стадии. Яйцо заглатывается промежуточным хозяином. Роль последнего выполняют представители членистоногих и насекомых, обитатели водных или наземных экосистем. К ним относятся многочисленные виды отрядов *Coleoptera*, *Orthoptera*, *Copepoda*, *Ephemeroptera*, *Diptera* и [12, 16, 20, 26, 35, 38, 39]. В данную схему иногда включаются и резервуарные (= паратенические) хозяева. В качестве резервуарных хозяев целого ряда видов нематод отмечены рыбы и представители других классов позвоночных. В этом случае паратенический хозяин служит объектом питания окончательного хозяина. В организме окончательного хозяина инвазионная личинка достигает зрелой стадии – имаго.

В отличие от представителей спинурат, *Camallanata*, паразитирующие преимущественно у рыб (*Camallanidae*, *Phylometridae*), а также млекопитающих (*Dracunculidae*), живородящие. Личинки выбрасываются в воду. В воде личинки заглатываются циклопами – промежуточными хозяевами. Попав в пищеварительную трубку циклопа, личинки дважды линяют и становятся инвазионными и заражают позвоночных хозяев. Заражение происходит двояким путем: при заглатывании инвазированных циклопов с водой или при поедании резервуарных хозяев – карповых рыб, содержащих личинок камалланат, попавших в их организм с циклопами [16, 38, 39].

Схемы жизненных циклов представителей *Gnathostomata* характеризуются тем, что самки откладывают яйца, которые выделяются во внешнюю среду вместе с испражнениями животных. В течение нескольких дней в яйце развивается личинка. Личинка покидает яйцевую скорлупку. В воде личинки сохраняют жизнеспособность до 20–30 сут. Для дальнейшего развития личинки гнатостом должны быть проглочены циклопом. Попав в пищеварительную трубку циклопа, личинка

гнатостомы активно проникает в полость его тела, где дважды линяет и на 10–12-е сутки достигает инвазионной стадии. Как установил О. В. Головин [7], в цикле развития *G. hispidum* могут принимать участие и резервуарные хозяева – рыбы и амфибии. В наших исследованиях, в качестве резервуарного (= паратенического) хозяина этой нематоды установлены карпообразные рыбы [21, 22].

Заражение окончательного хозяина – свиней гнатостомы происходит двумя путями – при заглатывании с водой инвазированных циклопов или при поедании резервуарных хозяев (рыб), инвазированных личинками паразита.

По биологическим особенностям филяриат подразделяют на две группы. Циклы развития этих групп довольно резко различаются и могут быть примерами разных типов развития, характерных для филярий птиц и млекопитающих. Основные различия этих циклов заключаются в том, что у одних групп филярий самки живородящие (отрождают микрофилярий), промежуточными хозяевами которых являются кровососущие членистоногие; заражение окончательных хозяев происходит при укусе кровососа – переносчика, у других – самки яйцекладущие, промежуточные хозяева – растительноядные и сапрофитоядные насекомые; заражение птиц и млекопитающих происходит при поедании инвазированных промежуточных хозяев [2, 17, 18, 20, 30–32, 39].

По первому типу происходит развитие представителей Aprocridae и Diplotriaenidae – паразитов птиц. Самки откладывают яйца с толстостенной оболочкой (скорлупкой) и с сформированной личинкой. Яйца с испражнениями зараженных птиц выбрасываются во внешнюю среду. Роль промежуточных хозяев выполняют прямокрылые (Orthoptera). В условиях Узбекистана таковыми являются саранчовые – Acrididae, представители ряда родов (*Melanoplus*, *Calliptamus*, *Dociostaurus*, *Locusta*, *Bryodema* и др.). В организме их личинка, вышедшая из проглоченного яйца, развивается до инвазионной стадии после двукратной линьки. Заражение происходит при поедании птицами промежуточных хозяев [4].

Второй тип развития, судя по изученным видам филяриат, характерен для целого ряда представителей – паразитов птиц и млекопитающих. Нематоды паразитируют в органах,

не имеющих сообщение с внешней средой (в замкнутых системах). Зрелая самка отрождает микрофилярий, которые проникают в лимфу и кровь. Промежуточными хозяевами являются кровососущие членистоногие класса насекомых (Insecta) и паукообразных (Arachnida).

Вместе с кровью птиц и млекопитающих членистоногие заглатывают микрофилярий соответствующих видов филярий. В организме промежуточных хозяев микрофилярии растут, дважды линяют и превращаются в личинок инвазионной для окончательного хозяина стадии. При укусе членистоногих через поврежденную кожу инвазионные личинки филярий проникают в кровь животных – окончательных хозяев.

Развитие филярий в организме дефинитивного хозяина происходит очень медленно и половой зрелости они достигают через несколько месяцев после заражения.

Механизм заражения филяриями – трансмиссивный, через кровососущих двукрылых семейств Muscidae, Culicidae, Simuliidae и Ceratopogonidae. Наибольшее эпизоотологическое значение в условиях Узбекистана имеют виды родов *Liperosia*, *Stomoxys*, *Haematobia*, *Culex*, *Aedes*, *Anopheles*, *Simulium*, *Odagmia*, *Friesia* и *Culicoides* [20].

Анализируя хозяев регистрируемых нами спинурид, позвоночных животных Узбекистана, прежде всего, следует сказать, что это почти исключительно птицы и млекопитающие разных экологических групп. Из общего числа фауны спинурид (145 видов) паразитов позвоночных, специфическими оказались для птиц – 81 вид, млекопитающих – 48 и для рыб – 14.

Спинуриды характеризуются чрезвычайно разнообразной организацией, биологией, экологией на всех стадиях развития.

Формируемые ими паразитарные системы, на примере Узбекистана, реализуются с участием рыб, птиц и млекопитающих, которые можно отнести к следующим 3 типам: Spirurida – рыбы, Spirurida – птицы и Spirurida – млекопитающие, которые в свою очередь состоят из разных модификаций в зависимости от таксономической принадлежности паразитов в рамках существующих подотрядов.

По вопросу о систематике надвидовых таксонов в пределах этого отряда в современной

литературе нет единого мнения. Известные воззрения на систему отряда Spirurida рассмотрены рядом авторов [2, 8, 13, 14, 19, 20, 24, 33, 38, 39, 41, 43-46]. Мы воздерживаемся от анализа предложенных систем Spirurida указанных авторов.

В изучении этой группы образовались два течения, которые еще более усложнили дальнейшие исследования. С точки зрения одних исследователей, отряд Spirurida рассматривается в формате двух подотрядов – Spirurata и Camallanata, другие же включают в Spirurida от трех до пяти подотрядов. Все эти точки зрения не получили широкого признания. Следует отметить, что с делением высших таксонов Spirurida и их объема прослеживаются два методических подхода: первый – безмерное расширение объема отдельных подотрядов (как например, подотряда Spirurata), которое осложняет диагностируемость и второй – обоснование новых подотрядов, надсемейств и семейств, снабжая их четким дифференциальным диагнозом. Мы придерживаемся второго подхода – как наиболее оптимального.

В настоящей работе мы придерживаемся системы, предложенной М. Д. Сониным [33]. Согласно этой системе, отряд Spirurida рассматривается в составе пяти подотрядов – Spirurata Railliet, 1914; Camallanata Chitwood, 1936; Cucullanata Skrjabin et Ivaschkin, 1968; Gnathostomata Skrjabin et Ivaschkin, 1973 и Filariata Skrjabin, 1915². В принимаемом нами варианте в систему отряда спирурида внесли некоторые изменения в состав подотряда Filariata [2].

В состав Filarioidea включаем следующие семейства: Filariidae, Setariidae, Onchocercidae, Dipetalonemidae и Stephanofilariidae, которые являются специфичными паразитами млекопитающих. При этом, мы восстанавливаем Setaridae, Dipetalonemidae и Stephanofilariidae в ранг правомочных семейств, что соответствует данным литературы [25, 28]. Семейство Dipetalonemidae рассматриваем в составе двух подсемейств – Dipetaloneminae Wehr, 1935 и Dirofiliariinae Wehr, 1935.

Одновременно, подсемейство Lemdaninae Lopez-Neurga, 1956 мы рассматриваем в ранге семейства Lemdanidae (Lopez-Neurga, 1956, sub.

fam.) в составе надсемейства Diplotriaenoidea взамен исключенного из этого таксона Oswaldofilariidae. Семейство Lemdanidae объединяет паразитов птиц, входивших ранее в состав семейства Oswaldofilariidae, за исключением паразитов амфибий и рептилий.

Основываясь особенностях морфологии, биологии и экологии филариат во всех стадиях их развития, отмеченные рядом исследователей и обобщив собственные исследования по рассматриваемым паразитам, полагаем, что вся совокупность нематод, объединяемых в настоящее время в составе подотряда Filariata, состоит из четырех групп, обозначенных в ранге надсемейств. Таким образом, модифицированная система подотряда Filariata выглядит следующим образом (рис. 1).

Перечень подотрядов, включенных в отряд Spirurida, представлен в приведенной ниже схеме:

Класс Nematoda Rudolphi, 1808

Подкласс Secernentea (Linstow, 1905)

Отряд Spirurida Chitwood, 1938

Подотряды: 1. Spirurata Railliet, 1914

2. Camallanata Chitwood, 1936

3. Cucullanata Skrjabin et Ivaschkin, 1968

4. Gnathostomata Skrjabin et Ivaschkin, 1973

5. Filariata Skrjabin, 1915

Заключение

Сравнительно-паразитологический анализ результатов полевых и экспериментальных исследований нематод отряда Spirurida раскрывает некоторые пути формирования фауны последних у исследованных животных Узбекистана. Отряд включает представителей четырех подотрядов – Spirurata, Filariata, Camallanata и Gnathostomata. Общее число видов Spirurida состоит из 145 видов. Ядро фауны Spirurida в биогеоценозах исследуемого региона составляют представители двух подотрядов - Spirurata и Filariata.

В жизненных циклах изученных видов Spirurida участвуют многочисленные группы беспозвоночных, главным образом, классов Insecta, Crustacea и Arachnida, выполняющих роль промежуточного хозяина. В качестве

²Как здесь, так и в дальнейшем, мы употребляем окончание “ата” для обозначения подотрядов.

ПОДОТРЯД	НАДСЕМЕЙСТВО	СЕМЕЙСТВО	ХОЗЯЕВА
FILARIATA (Skrjabin, 1915)	Aproctoidea (Yorke et Maplestone, 1926)	Aproctidae (Yorke et Maplestone, 1926)	— Птицы
		Splendidofilariidae (Chabaud et Choquet, 1953)	
	Diplotriaenoidea (Skrjabin, 1915)	Diplotriaenidae (Skrjabin, 1915)	
		Lemdanidae (Lopez-Neyra, 1956, sub. fam.)	
	Filarioidea (Weinland, 1858)	Filariidae Cabbold, 1879	— Млекопитающие
		Onchocercidae (Leiper, 1911)	
		Setariidae (Yorke et Maplestone, 1926)	
		Dipetalonemidae Wehr, 1935	
		Stephanofilariidae Wehr, 1935	
	Oswaldofilarioidea superfam. nov.	Icosiellidae (Anderson, 1958, sub.fam.)	— Амфибии
		Oswaldofilariidae (Chabaud et Choquet, 1953)	— Рептилии

Рис. 1

резервуарных (= паратенических) хозяев для некоторых видов зарегистрированы в нашем материале карпообразные рыбы.

Ряд видов исследуемых нематод являются возбудителями серьезных гельминтозов животных и человека, что требует систематического мониторинга численности их популяции в наземных и водных ценозах.

На основании анализа морфо-биологических особенностей и выраженной гостальной специфичности внесены некоторые изменения в систему подотряда Filariata.

Благодарность

В процессе работы мы пользовались консультацией сотрудников лаборатории энтомологии, ихтиологии и гидробиологии Института зоологии АН РУз кандидатов биологических наук У. Мирзаева, Н. Лебедевой, М. Медетова по соответствующим объектам наших исследований, за что выражаем им искреннюю благодарность.

Работа выполнена в рамках фундаментального проекта Академии наук Республики Узбекистан ВА-ФА-Ф-5-007.

Литература

1. Азимов Д. А., Дадаев С. Д., Акрамова Ф. Д., Сапаров К. А. Гельминты жвачных животных Узбекистана. Ташкент: Фан, 2015. 224 с.
2. Азимов Д. А., Сапаров К. А., Акрамова Ф. Д. Модернизация системы нематод подотряда Filariata Skrjabin, 1915 // ДАН Рес. Узбекистан. Ташкент. 2016. № 1. С. 93–96.
3. Агринский Н. И. Насекомые и клещи, вредящие сельскохозяйственным животным. М., 1962. 288 с.
4. Акрамова Ф. Д., Азимов Д. А., Шакарбаев У. А., Мирзаева А. У., Гаипова М. Э., Сапаров К. А. Фауна и экология гельминтов у крупного рогатого скота Узбекистана // Российский паразитологический журнал. М., 2017. Вып. 3. С. 209–213.
5. Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
6. Висманис К. О., Ломакин В. В., Ройтман В. Д., Семенова М. К., Трофименко В. Я. Тип Немателминты – Nematelminthes. Определитель паразитов пресноводных рыб. Л.: Наука, 1987. С. 199–310.
7. Головин О. В. Нематоды гнатоостоматиды и особенности их биологии // Тез. докл. совещ. по проблемам паразитол. Ленинград, 1955. С. 45–46.

8. Дроздовский Э. М. О делении класса Nematoda на подклассы на основе данных сравнительной анатомии и эмбриологии // Тез. докл. науч. конф. Всес. о-ва гельминтол. М., 1980. С. 58–59.
9. Зубаирова М. М., Атаев А. М. Фауна и особенности распространения нематод из подотрядов Spirurata и Filariata у крупного рогатого скота в разрезе вертикальной поясности Дагестана // Паразитология. М., 2010. 44 (6). С. 525–529.
10. Ивашкин В. М., Мухамадиев С. А. Определитель гельминтов крупного рогатого скота. М., 1981. 260 с.
11. Ивашкин В. М., Двойнос Г. М. Определитель гельминтов лошадей. Киев: Наукова думка, 1984. 163 с.
12. Кабилов Т. К. Гельминты позвоночных животных Узбекистана, развивающиеся с участием насекомых. Ташкент: Фан, 1983. 128 с.
13. Малахов В. В. Нематоды: строение, развитие, система и филогения. М.: Наука, 1986. 216 с.
14. Малахов В. В., Рыжиков К. М., Сонин М. Д. Система крупных таксонов нематод: подклассы, отряды, подотряды // Зоол. журнал. М., 1982. Т. 61, Вып. 8. С. 1125–1134.
15. Османов С. О. Паразиты рыб Узбекистана. Ташкент: Фан, 1971. 532 с.
16. Пугачев О. Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды. Санкт-Петербург, 2004. С. 3–71.
17. Рыжиков К. М., Губанов Н. М., Толкачева Л. М., Хохлова И. Г., Зиновьева Е. Н., Сергеева Т. П. Гельминты птиц Якутии и сопредельных территорий. Нематоды и акантоцефалы. М.: Наука, 1973. 204 с.
18. Рыжиков К. М., Гвоздев Е. В., Токобаев М. М. и др. Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. М.: Наука, 1979. С. 222–231.
19. Рыжиков К. М., Сонин М. Д. Система нематод – паразитов позвоночных животных // Паразитология. М., 1981. Т. 15, Вып. 6. С. 510–518.
20. Сапаров К. А. Фауна, распространение и экология филяриат птиц и млекопитающих Узбекистана: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 2016. 66 с.
21. Safarova F. E., Akramova F. D., Azimov D. A., Golovanov V. I., Shakarboev E. B. Endohelminths of Cypriniform fish from waterbodies of the Syrdarya river: fauna and distribution // Vestnik zoologii. Kiev, 2015. № 49(1). P. 451–458.
22. Сафарова Ф. Э. Гельминты рыб семейства Cyprinidae водоемов северо-востока Узбекистана: автореф. дис. ... д-ра философии (PhD). Ташкент, 2017. 41 с.
23. Скрябин К. И. Методы гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М., Л.: Изд. МГУ, 1928. 45 с.
24. Скрябин К. И., Ивашкин В. М. Эволюция паразитических нематод подкласса Secernentea в экологическом аспекте // Труды ГЕЛАН, 1968. Вып. 19. С. 169–185.
25. Скрябин К. И., Шихобалова Н. П. Филярии животных и человека. М.: Сельхозгиз., 1948. 608 с.
26. Скрябин К. И., Петров А. М. Основы ветеринарной нематодологии. М.: Колос, 1964. 527 с.
27. Скрябин К. И., Соболев А. А., Ивашкин В. М. Спирураты животных и человека и вызываемые ими заболевания. Основы нематодологии. М.–Л.: Наука, 1967. Т. 16. 622 с.
28. Сонин М. Д. Основы нематодологии. Филяриаты животных и человека и вызываемые ими заболевания. Апроктоидеи. М.: Наука, 1966. Т. 17. Ч. 1. 360 с.
29. Сонин М. Д. Основы нематодологии. Филяриаты животных и человека и вызываемые ими заболевания. Диплотриаеноидеи. М.: Наука, 1968. Т. 21. Ч. 2. 389 с.
30. Сонин М. Д. Филогенетические взаимоотношения различных групп филяриат и модификация системы нематод этого подотряда // Труды ГЕЛАН. 1971. Вып. 22. С. 162–181.
31. Сонин М. Д. Промежуточные хозяева филяриат и их экологические связи с дефинитивными хозяевами // Экология и таксономия гельминтов. М.: Наука, 1973. С. 159–174.
32. Сонин М. Д. Основы нематодологии. Филяриаты животных и человека и вызываемые ими заболевания. Филярииды, онхоцерцины. М.: Наука, 1975. Т. 24. Ч. 3. 395 с.
33. Сонин М. Д. Исследования по систематике нематод, паразитирующих у животных // Труды ГЕЛАН СССР. М., 1976. Т. 26. С. 81–93.
34. Сонин М. Д. Основы нематодологии. Филяриаты животных и человека и вызываемые ими заболевания. М.: Наука, 1977. Т. 28. 220 с.
35. Сонин М. Д., Баруш В. Нематоды диких куриных птиц Палеарктики. М., 1996. С. 117–134.
36. Султанов М. А. Гельминты птиц Узбекистана. Ташкент: Фан, 1963. 468 с.
37. Султанов М. А., Азимов Д. А., Гехтин В. И., Муминов П. А. Гельминты домашних млекопитающих Узбекистана. Ташкент: Фан, 1975. 188 с.

38. Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. Морфология, систематика, филогения гельминтов. М.: Наука, 1970. 491 с.
39. Anderson R. K. Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission. New York: CAB International, 2000; 650 p.
40. Baruš V., Sergeeva T. P., Sonin M. D., Ryzhikov K. M. Helminths of Fish-Eating Birds of the Palearctic Region I. Nematoda. Moscow – Prague, 1978; 319 p.
41. Chabaud A. G. Sur le cycle evolutif des spirurides et de nematodes ayant une biologie comparable valeur systematique des caracteres biologiques. Ann. Parasitol. Humaine et compare. Germany, 1954; 29(42): 206–358.
42. Chabaud A. G. Keys to the nematode parasites of vertebrates. Keys to subclasses, orders and superfamilies. London, 1974; 6–17.
43. Chabaud A. G., Choquet M. T. Nouvel essai de classification des Filaries (superfamille Filaroidea). Ann. parasitol. humaine et compare. 1953; 2(28): 172–192.
44. Chabaud A. G., Anderson R. C. Nouvel essai de classification des Filaries (superfamille Filaroidea). Ann. parasitol. humaine et compare. 1959; 1-2(34): 64–87.
45. Chitwood B. G. Arevised classification of the Nematoda. В кн.: Работы по гельминтологии. М., 1937; 69–80.
46. Chitwood M. B. Nematoda: evolutionary trends and relationships in taxonomy. J. Parasitol. 1971; 57(4): 80–93.
7. Golovin O. V. Nematodes-gnatostomatida and the patterns of their biology. *Abstracts of meeting on problem of parasitology*. Leningrad, 1955; 45-46. (In Rus.)
8. Drozdovskiy E. M. About the division of the Nematoda class into subclasses based on the data of comparative anatomy and embryology. *Abstracts of the Scientific conference of All-Union Society of helminthology*. Moscow, 1980; 58-59. (In Rus.)
9. Zubairova M. M., Ataev A. M. Fauna and spreading patterns of nematodes of Spirurata and Filariata suborders in cattle across vertical zonality of Dagestan. *Parazitologiya = Parasitology*. Moscow, 2010; 44(6): 525-529. (In Rus.)
10. Ivashkin V. M., Mukhamadiev S. A. Field guide of cattle's helminths. Moscow. 1981: 260. (In Rus.)
11. Ivashkin V. M., Dvoynos G. M. Field guide of horses' helminths. Kiev: Naukova Dumka Publ., 1984: 163. (In Rus.)
12. Kabilov T. K. Uzbekistan vertebrate animals' helminths progressing with the participation of insects. Tashkent: Fan Publ., 1983: 128. (In Rus.)
13. Malakhov V. V. Nematodes: the structure, evolution, system and race development. Moscow: Nauka Publ., 1986: 216. (In Rus.)
14. Malakhov V. V., Ryzhikov K. M., Sonin M. D. The system of large taxons of nematodes: subclasses, orders, suborders. *Zoologicheskii zhurnal = Journal of Zoology*. Moscow, 1982; 61(8): 1125-1134. (In Rus.)
15. Osmanov S. O. Fish's parasites in Uzbekistan. Tashkent: Fan Publ., 1971: 532. (In Rus.)
16. Pugachev O. N. Check list of fresh-water fish's parasites in North Asia. St. Petersburg, 2004: 3-71. (In Rus.)
17. Ryzhikov K. M., Gubanov N. M., Tolkacheva L. M., Khokhlova I. G., Zinoveva E. N., Sergeeva T. P. Birds' helminths in Yakutia and cross-border regions. Nematodes and thorn-headed worms. Moscow: Nauka Publ., 1973: 2004. (In Rus.)
18. Ryzhikov K. M., Gvozdev E. V., Tokobaev M. M. et.al. Field guide of rodents' helminths in the USSR fauna. Moscow: Nauka Publ., 1979: 222-231. (In Rus.)
19. Ryzhikov K. M., Sonin M. D. The system of nematodes the vertebrate animals' parasites. *Parazitologiya = Parasitology*. Moscow, 1981; 15(6): 510-518. (In Rus.)

References

1. Azimov D. A., Dadaev S. D., Akramova F. D., Saparov K. A. Helminths of ruminant animals of Uzbekistan. Tashkent: Fan Publ., 2015; 224. (In Rus.)
2. Azimov D. A., Saparov K. A., Akramova F. D. System modernization of nematodes of Filariata Skrjabin suborder. 1915. *Acad. Sci. of Uzbekistan*. Tashkent. 2016; 1: 93-96. (In Rus.)
3. Agrinskiy N. I. Insects and ticks blasting live-stock animals. Moscow, 1962; 288. (In Rus.)
4. Akramova F. D., Azimov D. A., Shakarbaev A. U., Gaipova M. E., Saparov K. A. Fauna and ecology of helminths in cattle of Uzbekistan. *Rossiyskiy parazitologicheskii zhurnal = Russian Journal of Parasitology*. 2017; 3: 209-213. (In Rus.)
5. Bykhovskaia-Pavlovskaya I. E. Fish parasite. Study guide. L: Nauka Publ., 1985; 121. (In Rus.)
6. Vismanis K. O., Lomakin V. V., Roytman V. D., Semenova M. K., Trofimenko V. Ya. Type

20. Saparov K. A. Fauna, distribution and ecology of birds' and mammals' filariasis in Uzbekistan: avtoref. diss. Dr. Biol. Sci. Tashkent, 2016: 66. (In Rus.)
21. Safarova F. E., Akramova F. D., Azimov D. A., Golovanov V. I., Shakarboev E. B. Endohelminths of Cypriniform fish from waterbodies of the Syrdarya river: fauna and distribution. *Vestnik zoologii =Annals of zoology*. Kiev, 2015; 49(1): 451-458. (In Rus.)
22. Safarova F. E. Helminths of fish of Cyprinidae family in the ponds of the North-East of Uzbekistan: avtoref. diss. PhD. Tashkent, 2017: 41. (In Rus.)
23. Skriabin K. I. Methods of helminthological necropsy of vertebrate animals including human. Moscow, L. Moscow State University Publ., 1925: 45. (In Rus.)
24. Skriabin K. I., Ivashkin V. M. Evolution of parasitic nematodes of Secernentea subclass in ecological aspect. *Materials of the Helminthological Laboratory of the USSR Academy of Sciences*. 1968; 19: 169-185. (In Rus.)
25. Skriabin K. I., Shikhobalov N. P. Filaria of animals and human. Moscow. Selkhozgiz publ., 1948: 608. (In Rus.)
26. Skriabin K. I., Petrov A. M. Fundamental concepts of veterinarian nematodology. Moscow: Kolos Publ., 1964: 527. (In Rus.)
27. Skriabin K. I., Sobolev A. A., Ivashkin V. M. Seuratidae of animals and human and diseases caused by them. Fundamental concepts of nematodology. Moscow-L: Nauka Publ., 1967; 16: 622. (In Rus.)
28. Sonin M. D. Fundamental concepts of nematodology. Filariasis of animals and human and diseases caused by them. Aprotoidei. Moscow: Nauka Publ., 1966; 17(1): 360. (In Rus.)
29. Sonin M. D. Fundamental concepts of nematodology. Filariasis of animals and human and diseases caused by them. Diplostriaenoidei. Moscow: Nauka Publ., 1966; 17(1): 360. (In Rus.)
30. Sonin M. D. Phylogenetic relationships of different filariasis groups and modification of the nematode system of this suborder. *Materials of the Helminthological Laboratory of the USSR Academy of Sciences*. 1971; 22: 162-181. (In Rus.)
31. Sonin M. D. The intermediate hosts of filariasis and their ecological relationships with definitive hosts. *Ecology and taxonomy of helminths*. Moscow: Nauka Publ., 1973: 159-174. (In Rus.)
32. Sonin M. D. Fundamental concepts of nematodology. Filariasis of animals and human and diseases caused by them. Filarias, onchocercin. Moscow: Nauka Publ., 1975; 17(3): 395. (In Rus.)
33. Sonin M. D. Studies on the systematics of nematodes parasitizing in animals. *Materials of the Helminthological Laboratory of the USSR Academy of Sciences*. Moscow, 1976; 26: 81-93. (In Rus.)
34. Sonin M. D. Fundamental concepts of nematodology. Filarias of animals and human and diseases caused by them. Moscow: Nauka Publ., 1977; 28: 220. (In Rus.)
35. Sonin M. D., Barush V. Palearctic wild chicken nematodes. Moscow, 1996: 117-134. (In Rus.)
36. Sultanov M. A. Birds' helminths in Uzbekistan. Tashkent: Fan Publ., 1963: 468. (In Rus.)
37. Sultanov M. A., Azimov D. A., Gekhtin V. I., Muminov P. A. Domestic mammals' helminths in Uzbekistan. Tashkent: Fan Publ., 1975: 188. (In Rus.)
38. Shults R. S., Gvozdev E. V. Fundamental concepts of general helminthology. Morphology, systematics and race development of helminths. Moscow: Nauka Publ., 1970: 491. (In Rus.)
39. Anderson R. K. Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission. New York: CAB International, 2000: 650
40. Baruš V., Sergeeva T. P., Sonin M. D., Ryzhikov K. M. Helminths of Fish-Eating Birds of the Palearctic Region 1. Nematoda. Moscow – Prague, 1978: 319.
41. Chabaud A. G. Sur le cycle evolutif des spirurides et de nematodes ayant une biologie comparable valeur systematique des caracteres biologiques. *Ann. Parasitol. Humaine et compare*. Germany, 1954; 29(42): 206-358.
42. Chabaud A. G. Keys to the nematode parasites of vertebrates. Keys to subclasses, orders and superfamilies. London, 1974: 6-17.
43. Chabaud A. G., Choquet M. T. Nouvel essai de classification des Filaries (superfamille Filarioidea). *Ann. parasitol. humaine et compare*. 1953; 2(28): 172-192.
44. Chabaud A. G., Anderson R. C. Nouvel essai de classification des Filaries (superfamille Filarioidea). *Ann. parasitol. humaine et compare*. 1959; 1-2(34): 64-87.
45. Chitwood B. G. Arevised classification of the Nematoda. In: *Works on helminthology*. Moscow, 1937: 69-80.
46. Chitwood M. B. Nematoda: evolutionary trends and relationships in taxonomy. *J. Parasitol.* 1971; 57(4): 80-93.