

На правах рукописи

**УШАКОВ
АЛЕКСЕЙ ВЛАДИМИРОВИЧ**

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СОЧЕТАННОСТИ
ПРИРОДНЫХ ОЧАГОВ БИОГЕЛЬМИНТОЗОВ**

Специальность: 03.02.11 – Паразитология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Тюмень-2015

Работа выполнена в Федеральном бюджетном учреждении науки
«Тюменский научно-исследовательский институт краевой инфекционной
патологии» Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и
благополучия человека

Научный консультант: **Степанова Татьяна Фёдоровна**, доктор
медицинских наук, профессор

Официальные оппоненты: **Ромашов Борис Витальевич**,
доктор биологических наук, профессор,
заведующий кафедрой паразитологии и эпизо-
отологии, ФГОУ ВПО «Воронежский государ-
ственный аграрный университет»

Гранович Андрей Игоревич,
доктор биологических наук, заведующий
кафедрой зоологии беспозвоночных, профессор,
ФГОУ ВПО «Санкт-Петербургский государ-
ственный университет»

Довгалёв Анатолий Семёнович,
доктор медицинских наук, профессор, академик
РАМТН, заведующий кафедрой тропических
паразитарных болезней и дезинфекционного
дела, ГБОУ ДПО РМАПО

Ведущая организация: ФБУН «Омский научно-исследовательский
институт природно-очаговых инфекций»
Роспотребнадзора

Защита диссертации состоится « ____ » _____ 201 г. в ____ часов
на заседании диссертационного совета Д 006.011.01 в ФГБНУ «Всероссийский
научно-исследовательский институт фундаментальной и прикладной паразито-
логии животных и растений имени К.И. Скрябина» по адресу: 117218, г.
Москва, ул. Б.Черемушкинская, д.28.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБНУ «ВНИИП
им. К.И. Скрябина»

Автореферат разослан « ____ » _____ 201 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

В.К. Бережко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы.

Проблеме сочетанности природных очагов болезней в последние 50 лет уделяется все более пристальное внимание. Первые публикации о сочетанности природных очагов инфекций в отечественной литературе появились в 50-х – 60-х годах XX века (Павловский, 1955, 1957; Петрищева, 1955 и др.).

При рассмотрении сочетанности природных очагов болезней основной проблемой являлось отсутствие целостной концепции их сочетанности. А, как следствие, не было и соответствующего подхода в изучении сочетанности очагов. Большинство авторов сочетанность очагов регистрировалась на основе выявления возбудителей на одних и тех же территориях (Нецкий и др., 1961; Мизитова и др., 1979; Жовтый, 1983; Буренкова, Михайлова, 2002 и др.). Сочетанность очагов отмечалась также при обнаружении микстинфицированности резервуарных хозяев или переносчиков (Гурбо и др., 1979; Россолов, 1983; Горелова и др., 1998, 2002; Ястребов, 2001 и др.). Сочетанность очагов инфекций выявлялась и при наличии общих паразитарных систем (Ястребов, 1998; Матущенко, 2001 и др.). Таким образом, суть сочетанности очагов сводилась к наличию общей территории очагов или к микстинфицированности хозяев (переносчиков).

До настоящего времени многие исследователи рассматривают сочетанность в основном природных очагов трансмиссивных инфекций. Изучая сочетанность природных очагов, исследователи отмечают совместное существование очагов нескольких инфекций (Хазова, 2006). Большинство исследователей подходят к анализу проблемы с позиций классической паразитологии, которая изучает взаимодействия между особями паразита и хозяина, а так как каждая из особей служит для другой элементом внешней среды, паразитология является разделом аутоэкологии. В отличие от этого, эпизоотология, рассматривающая взаимодействие популяций, является разделом биоценологии (В.Н. Беклемишев, 1970). Понимание сочетанности очагов с позиций аутоэкологии не отвечает сути этого явления, так как сочетанность рассматривается на уровне паразитоценоза организмов возбудителей и организма хозяина (переносчика). С биоценологических позиций

сочетанность природных очагов инфекций исследователями не изучалась. Также не изучалась сочетанность природных очагов биогельминтозов. Аутэкологический подход не раскрывает сути сочетанности природных очагов, так как остаются невскрытыми экологические (абиотические, биотические и эпизоотические) основы их сочетанности, закономерности формирования и функционирования сочетанных очагов. До настоящего времени не рассматривалась роль морфологической структуры и гидрологического режима ландшафта в сочетанности природных очагов биогельминтозов.

Цель и задачи исследования.

Цель работы: выявление абиотических, биотических и эпизоотических условий и факторов, предопределяющих формирование экологических основ сочетанности природных очагов биогельминтозов пойменно-речных экосистем, вскрытие закономерностей и ведущих механизмов формирования этих основ, исследование структуры сочетанных очагов на различных уровнях их взаимодействия. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Осуществить анализ абиотических, биотических и эпизоотических условий и факторов, предопределяющих формирование экологических основ сочетанности природных очагов биогельминтозов пойменно-речных экосистем;
2. Выявить абиотические, биотические и эпизоотические условия и факторы формирования сочетанности очагов биогельминтозов пойменно-речных экосистем, разработать ландшафтно-биоценологическую концепцию сочетанности природных очагов и обосновать соответствующий подход в изучении их сочетанности;
3. Обосновать теоретические представления об абиотических, биотических и эпизоотических основах, закономерностях, механизмах формирования сочетанности и структуре сочетанных природных очагов биогельминтозов пойменно-речных экосистем на различных уровнях взаимодействия очагов;
4. Осуществить анализ сочетанности природных очагов биогельминтозов в пойменно-речных экосистемах Западной и Центральной Сибири;

5. Разработать принципы моделирования сочетанности природных очагов биогельминтозов.

В ходе исследования эти задачи были решены. При этом наряду с материалами, полученными автором, использованы фондовые материалы тем НИР «Эпидемиологический прогноз последствий намечаемой переброски части стока рек Западной Сибири в засушливые районы Среднего региона» и «Оценка роли природной очаговости в лоймопроцессе при описторхозе в связи с антропогенными воздействиями в гиперэндемичной местности», одним из исполнителей которых являлся автор, а также сведения литературы.

Итогом явились следующие **положения, выносимые на защиту**:

1. Сочетанность природных очагов биогельминтозов пойменно-речных экосистем, ландшафтно-биоценологическая концепция как методологическая основа изучения сочетанности очагов данных экосистем;
2. Абиотические, биотические и эпизоотические условия и факторы, предопределяющие формирование экологических основ сочетанности очагов пойменно-речных экосистем;
3. Экологические основы сочетанности очагов, закономерности, механизмы формирования сочетанности и структура сочетанных природных очагов биогельминтозов пойменно-речных экосистем на различных уровнях взаимодействия очагов.

Научная новизна. При выполнении данной работы впервые:

1. Выявлены абиотические, биотические и эпизоотические условия и факторы формирования сочетанности природных очагов биогельминтозов пойменно-речных экосистем, разработана ландшафтно-биоценологическая концепция сочетанности природных очагов и обоснован соответствующий подход в изучении их сочетанности;
2. Доказано, что сочетанность природных очагов биогельминтозов пойменно-речных экосистем обуславливается совокупностью абиотических, биотических и эпизоотических условий и факторов, предопределяющих формирование экологических основ сочетанности природных очагов;

3. Осуществлён анализ взаимодействия природных очагов биогельминтозов пойменно-речных экосистем на основе ландшафтно-биоценологической концепции сочетанности очагов;
4. Установлена и обоснована необходимость анализа сочетанности природных очагов биогельминтозов в отдельных парах очагов;
5. Предложено для характеристики сочетанности природных очагов биогельминтозов использовать понятия уровень, характер, тип и степень сочетанности очагов, позволяющие определять вид сочетанного очага;
6. Установлена сочетанность природных очагов биогельминтозов. Доказано, что на уровне морфологической структуры ландшафта формируются территориально-сочетанные, а на основе многочленных паразитарных систем очагов – однохозяйные, двуххозяйные популяционно-сочетанные и системно-сочетанные очаги биогельминтозов;
7. Разработаны модели, демонстрирующие механизмы сочетанности и структуру сочетанных природных очагов биогельминтозов пойменно-речных экосистем на различных уровнях их взаимодействия;
8. Выведена формула $S = N \times k \times (N - m)$, позволяющая определять количество формирующихся и функционирующих в экосистемах сочетанных природных очагов биогельминтозов, где S – число сочетанных очагов, N – число взаимодействующих очагов, k – коэффициент = 0,5, $m = 1$.

Теоретическая значимость работы заключается в переосмыслении взглядов, преобладающих при изучении проблемы сочетанности природных очагов болезней. Понимание сочетанности очагов, функционирующих в одном ландшафте, с биоценологических позиций позволило обосновать теоретические представления об абиотических, биотических и эпизоотических, т.е. экологических основах сочетанности природных очагов, механизмах формирования сочетанности и структуре сочетанных природных очагов биогельминтозов на различных уровнях взаимодействия очагов. Результатом этого стала разработка и обоснование ландшафтно-биоценологической концепции сочетанности природных очагов болезней

(Ушаков, 2009, 2010). Эта концепция явилась методологической основой изучения сочетанности природных очагов биогельминтозов.

Практическая значимость работы.

Разработка и внедрение в практику исследования сочетанности очагов ландшафтно-биоценологического подхода позволяет вскрыть экологические (абиотические, биотические и эпизоотические) основы сочетанности очагов, закономерности, механизмы формирования и функционирования сочетанных очагов биогельминтозов.

Основные положения диссертации по вопросам санитарно-эпидемиологического надзора в сочетанных очагах описторхоза, дифиллоботриозов и альвеококкоза вошли в методические указания «Санитарно-эпидемиологический надзор в сочетанных очагах гельминтозов», утверждённых Федеральным центром госсанэпиднадзора Минздрава России в 2001 году;

Ландшафтно-биоценологический подход применяется при исследовании абиотических, биотических и эпизоотических условий и факторов, предопределяющих формирование экологических основ сочетанности природных очагов биогельминтозов пойменно-речных экосистем в Федеральном бюджетном учреждении науки «Тюменский научно-исследовательский институт краевой инфекционной патологии» Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека;

Теоретические предложения и практические выкладки диссертации по анализу абиотических, биотических и эпизоотических условий и факторов, предопределяющих формирование экологических основ сочетанности природных очагов биогельминтозов пойменно-речных экосистем, используются в учебном процессе по паразитологии в НИИ паразитологии Курского государственного университета;

Степень достоверности и апробация работы. Материалы диссертации достоверны. Они доложены и обсуждены на: международном симпозиуме «Медицина и охрана здоровья» (Тюмень, 1998, 1999, 2000, 2001, 2002); научной конференции «Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями» (Москва, 2001);

VIII и IX съездах Всероссийского научно-практического общества эпидемиологов, микробиологов и паразитологов (Москва, 2002, 2007); X научной конференции «Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями (диагностика и меры борьбы)» (Москва, 2002); международной научной конференции «Медико-биологические и экологические проблемы здоровья человека на Севере» (Сургут, 2004); международной конференции «Развитие международного сотрудничества в области изучения инфекционных болезней» (Новосибирск, 2004); VI общероссийской научной конференции с международным участием «Успехи современного естествознания» (Сочи, 2005); XIII международном конгрессе по приполярной медицине (Новосибирск, 2006); юбилейной конференции, посвящённой 70-летию открытия вируса клещевого энцефалита (Владивосток, 2007); VII межрегиональной научно-практической конференции с международным участием «Актуальные проблемы обеспечения санитарно-эпидемиологического благополучия населения» (Омск, 2007); Всероссийской конференции «Актуальные аспекты паразитарных заболеваний в современный период» (Тюмень, 2008), научной конференции «Теоретические и практические аспекты современной эпидемиологии» (Москва, 2009); III окружной научно-практической конференции «Актуальные аспекты вирусных инфекций в современный период (эпидемиология, клиника, диагностика, профилактика и лечение)» (Екатеринбург, 2009); Всероссийской конференции с международным участием «Актуальные проблемы природной очаговости болезней» (Омск, 2009); Всероссийской конференции с международным участием «Современные аспекты природной очаговости болезней» (Омск, 2011); Всероссийской конференции «Актуальные аспекты паразитарных заболеваний в современный период» (Ростов-на-Дону, 2011); X съезде Всероссийского научно-практического общества эпидемиологов, микробиологов и паразитологов (Москва, 2012); Всероссийской конференции «Актуальные аспекты паразитарных заболеваний в современный период» (Тюмень, 2013); V съезде Паразитологического общества при РАН «Паразитология в изменяющемся мире» (Новосибирск, 2013), Всероссийской конференции «Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями» (Москва, 2015).

Личный вклад диссертанта. В основу диссертационной работы положены материалы, полученные автором в 28 научных экспедициях, осуществлённых в период с 1982 по 1993 гг. и в 2003-2013 гг. Диссертантом лично определены цель, задачи, объём и методы исследования. Разработана и обоснована ландшафтно-биоценологическая концепция сочетанности природных очагов болезней и соответствующий подход в исследовании их сочетанности. Обоснованы теоретические представления об экологических основах, механизмах формирования сочетанности и структуре сочетанных природных очагов биогельминтозов на различных уровнях взаимодействия очагов. Диссертантом доказано, что сочетанность природных очагов биогельминтозов обуславливается совокупностью экологических условий и факторов, предопределяющих формирование абиотических, биотических и эпизоотических основ сочетанности природных очагов болезней. На основе ландшафтно-биоценологического подхода осуществлён анализ сочетанности природных очагов биогельминтозов. Диссертантом установлена сочетанность природных очагов трематодозов и цестодозов. Доказано, что на уровне морфологической структуры ландшафта формируются территориально-сочетанные очаги, а на основе многочисленных паразитарных систем очагов – однохозяинные, двуххозяинные популяционно-сочетанные и системно-сочетанные очаги биогельминтозов. Диссертантом разработаны модели, демонстрирующие механизмы сочетанности и структуру сочетанных природных очагов на различных уровнях их взаимодействия. Выведена формула $S = N \times k \times (N - m)$, позволяющая определять количество формирующихся и функционирующих в экосистемах сочетанных природных очагов биогельминтозов, где S – число сочетанных очагов, N – число взаимодействующих очагов, k – коэффициент = 0,5, $m = 1$.

Исследования рыб и моллюсков на наличие гемипопуляций биогельминтов проводились в соавторстве с другими специалистами, которые не возражают в использовании результатов совместных исследований (справки имеются в Диссертационном совете). В статьях, написанных в соавторстве, доля материалов автора составляет от 80 до 90%.

Публикации. Научные положения, изложенные в диссертационной работе, опубликованы в 59 печатных работах, в том числе 15 в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Реализация результатов исследования. В методических указаниях «Санитарно-эпидемиологический надзор в сочетанных очагах гельминтозов».- М.: Федеральный центр госсанэпиднадзора Минздрава России, 2001.- 20 с., впервые разработанных и внедренных в качестве элемента эпидемиологического надзора в сочетанных очагах болезней, изложены основные принципы организации санитарно-эпидемиологического надзора в сочетанных очагах описторхоза, дифиллоботриозов, эхинококкозов и токсокароза, приведены критерии эпидемиологического районирования очаговых территорий.

Получен патент на изобретение «Способ определения границ природных очагов биогельминтозов», № 2545707 от 26 февраля 2015 г.

Объём и структура диссертации. Диссертационная работа изложена на 274 страницах текста, набранного на компьютере, содержит 58 рисунков. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, трёх глав собственных исследований, заключения, выводов и приложений. Библиографический указатель содержит 287 источников, из которых 268 работ отечественных и 19 иностранных авторов.

СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал и методы исследования.

В основу диссертационной работы положены материалы, полученные автором в 28 экспедициях, осуществлённых в период с 1981 по 1993 гг. и в 2006-2013 гг. Теоретический раздел работы основывается на анализе 268 источников отечественной и 19 – иностранной литературы, посвящённых вопросам природной очаговости болезней, сочетанности очагов, экологии, биоценологии, паразитологии, паразитоценологии, эпидемиологии, эпизоотологии, ландшафтоведения, гидрологии и медицинской географии.

В бассейнах рр. Тобола и Конды в 1982-1993 гг. осуществлено 14 экспедиций и несколько десятков 2-3 – дневных выездов для сбора материала и наблюдений в поймах рек. На трёх стационарных участках площадью по 50 км² исследования проводились на протяжении всего года путём ежемесячных выездов. В нижнем течении реки Кумы (бассейн р. Конды, Ханты-Мансийский автономный округ – Югра (ХМАО – Югра) количество водоёмов превышало 10 на 1 км², а в общей сложности их на стационаре было более 500. Поэтому повторно исследовались тридцать наиболее крупных пойменных водоёмов. В 1984, 1985 и 1987 годах осуществлены повторные исследования в поймах Конды и Кумы, и впервые – в нижнем течении реки Юконды (ХМАО – Югра, 1985 г.). Эти работы проведены на протяжении 400 км в 20 пойменных участках. Аналогичные исследования проведены на участке р. Ангары (Красноярский край) с 27-го по 495-й км, а также на 13 притоках реки в 2003-2004 гг. Эколого-эпизоотологические исследования в 2006-2013 гг. осуществлены на 37 пойменных водоёмах и 70 участках русла р. Ишим (Тюменская и Омская области). Площадь обследованных биотопов составила не менее 220 км² поймы. Такие же исследования в бассейне р. Тобол (Курганская область) в 2010 г. проведены на 8 притоках, 2 старицах и на 25 участках русла реки. Обследовано около 170 км² пойменных биотопов.

Таким образом, всего обследован 271 водоём, 120 из них по 3-4 раза за период работы, обследовано более 235 участков поймы рек Конды, Кумы, Юконды,

Ангары, Ишима и Тобола. Обследовано более 1390 км² поймы, 150 из них – на стационарах, 200 – при повторных исследованиях в 1983-1987 годах, 164500 м уреза водоёмов, около 40000 из них четырёхкратно. Количественный учёт степени загрязнения экскрементами водяной полёвки проведён на 6000 м уреза различных водоёмов в 3-х и 4-х кратной повторности. Отработано 18270 капкано-ночей. Методом неполного гельминтологического вскрытия (НГВ) (Скрябин, 1928) исследовано 809 экземпляров 14 видов млекопитающих (водяная полёвка, ондатра, обыкновенная лисица, волк, бурый медведь, горноста́й, ласка, светлый хорёк, колонок, куница, норка, песец) и 48 экземпляров 11 видов птиц. Методом формалин-эфирного осаждения (Ritchie et al., 1952) исследовано 4 074 пробы экскрементов водяной полёвки (*Arvicola terrestris*), 126 – ондатры (*Ondatra zibethica*) и 3 – обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*).

Малакофаунистические и ихтиопаразитологические исследования на 224 водоёмах Обь-Иртышского бассейна в 1982-1993 гг. проведены совместно с сотрудниками лаборатории А.Н. Поцелуевым и Р.Г. Фаттаховым, а на 47 водоёмах этого бассейна (2006-2013 гг.) – совместно с Р.Г. Фаттаховым. На участке Ангары с 27-го по 495-й км и на 13 притоках реки в 2003-2004 гг. исследования выполнены совместно с Н.В. Дубовицкой и А.С. Струговой. Поиск моллюсков осуществлялся по схеме, описанной в руководстве С.А. Беэра с соавт. (1987). В водоёмах Обь-Иртышского бассейна обнаружено 36 биотопов первого промежуточного хозяина описторха. Исследовано 525 экземпляров моллюсков родов *Codiella* и *Biithynia*¹. Идентификация видов моллюсков этих родов проводилась на основе конхологического индекса (Старобогатов, 1977). Инвазированность моллюсков ларвальными формами *Opisthorchis felineus* определялась методом эмиссии с последующей компрессией (Беэр и др., 1987). На заражённость метацеркариями трематод исследовано 14692 экземпляра рыб 8 видов сем. *Cyprinidae* (карповые), плероцеркоидами цестод – 246 экземпляров рыб семейств *Thymallidae* (хариусовые), *Esocidae* (щуковые) и 4 видов сем. *Percidae* (окунёвые)². Исследование рыб

¹ Исследования проведены совместно с А.Н. Поцелуевым

² Исследования проведены совместно с Р.Г. Фаттаховым, А.С. Струговой

на метацеркариоз проводилось компрессионным методом (Беэр и др., 1987). Для установления заражённости рыб плероцеркоидами цестод тщательно осматривались внутренние органы. Для уточнения видовой принадлежности метацеркарий экспериментально заражались золотистые хомячки, морские свинки и водяные полёвки. Динамика яйцепродукции *O. felineus* у заражённых лабораторных животных и водяных полёвок изучалась методами копроовоскопии, в последующем животные вскрывались.

Применён обширный набор паразитологических, эпизоотологических, зоо-паразитологических, картографических и других методов, используемых при изучении природно-очаговых болезней. Для отлова млекопитающих применялись дуговые капканы № 0 и 1, птицы отстреливались, млекопитающие крупных и средних размеров добывались охотниками (нами исследовались тушки животных). Для отлова рыбы, главным образом, сем. *Cyprinidae* применялись сети, неводы, «фитили», удочки и т.п. Сбор пресноводных моллюсков осуществлялся с растений вручную, а также скребком и драгой.

Математическая обработка материала осуществлялась с использованием методов вариационной статистики. Оформление результатов проводилось на персональном компьютере при помощи пакета MS Office.

Считаем необходимым обратить внимание на используемый нами термин «инвазия», который в данном контексте, в отличие от понятия «инфекция», используется как синоним термина «биогельминтоз». Также синонимами понятия «биогельминт» служат понятия «возбудитель», «паразит», «трематода», «цестода» и «нематода».

Результаты исследования и обсуждение

Проблеме сочетанности природных очагов болезней исследователи уделяют внимание на протяжении более чем шестидесяти лет. Эти исследования были направлены на изучение сочетанности очагов, передающихся клещами, и носили фрагментарный характер.

Нами впервые в результате комплексных исследований в 28 научных экспе-

дициях в пойменно-речных экосистемах рек Конды, Ишима, Тобола (Обь-Иртышский бассейн) и Ангары (бассейн р. Енисей) с позиций ландшафтно-биоценологической концепции сочетанности природных очагов болезней, выявлены абиотические, биотические и эпизоотические условия и факторы сочетанности очагов, вскрыты закономерности, механизмы и структура сочетанных природных очагов биогельминтозов пойменно-речных и прилегающих к ним экосистем. Доказано, что природные очаги всех биогельминтозов являются сочетанными. Ландшафтно-биоценологическую концепцию сочетанности природных очагов болезней предложено использовать как методологическую основу в исследовании сочетанности очагов паразитозов.

Установлено, что абиотические и биотические основы сочетанности природных очагов биогельминтозов формируются при наличии экологических (абиотических и биотических) условий сочетанности очагов. К ним, на наш взгляд, относятся:

- морфологическая структура ландшафта;
- гидрологический режим ландшафта;
- видовой состав экосистем биоценозов;
- популяции дефинитивных и промежуточных хозяев;
- экологические (биоценотические) связи хозяев возбудителей паразитозов.

Биотические и эпизоотические основы сочетанности очагов биогельминтозов также формируются при взаимодействии между собой идентичных биотических и эпизоотических факторов, предопределяющих формирование биотических и эпизоотических основ сочетанности очагов. Таковыми, по нашему мнению, являются:

- популяции (гемипопуляции) возбудителей;
- паразитарные системы очагов, с формирующимися при их взаимодействии паразитоценозами;
- функциональная структура очагов;
- пространственная структура очагов;
- восприимчивость хозяев возбудителей;

- полигостальность возбудителей;
- механизмы передачи возбудителей.

Таким образом, нами выделены абиотические, биотические и эпизоотические основы сочетанности природных очагов биогельминтозов.

Показано, что абиотические, биотические и эпизоотические основы сочетанности определяют закономерности формирования сочетанности очагов биогельминтозов. Природные очаги, в функциональных структурах которых нет популяций общих хозяев, формируют в фациях и урочищах ландшафта, т.е. на уровне морфологической структуры ландшафта только территориально-сочетанные очаги биогельминтозов. Нами доказано, что морфологическая структура ландшафта выступает непосредственно в качестве фундаментальной абиотической основы сочетанности очагов биогельминтозов. При наличии в функциональных структурах очагов популяции одного типа общих хозяев (дефинитивного, первого или второго промежуточного), объединяющего два очага, формируются однохозяинные популяционно-сочетанные природные очаги биогельминтозов. Присутствие в экосистеме популяций двух типов общих хозяев обуславливает формирование двуххозяинных популяционно-сочетанных природных очагов. Наличие популяций трёх типов общих хозяев, т.е. общих паразитарных систем очагов указывает на формирование системно-сочетанных очагов биогельминтозов. В соответствии с этим закономерно формируются уровень, характер, тип и степень сочетанности очагов, а на их основе определяется вид сочетанного очага. Предложено эти понятия использовать при изучении сочетанности очагов болезней. Исходя из того, что объектами паразитоценологии являются все популяционные паразитарные системы, в том числе, очаги инфекций и инвазий, мы впервые показали, что сочетанность очагов биогельминтозов может осуществляться на уровне паразитоценозов коактирующих гемипопуляций паразитов и популяций хозяев или на уровне паразитоценозов коактирующих паразитарных систем «видов-двойников». На уровне паразитоценозов гемипопуляций мариит и популяций дефинитивных хозяев (млекопитающих, птиц, рыб), гемипопуляций метацеркарий и популяций вторых промежуточных хозяев (рыб сем. *Cyprinidae*) взаимодействие

очагов практически всегда осуществляется в микстинвазированных популяциях этих животных, так как они аккумулируют возбудителей. Заражённость особей моллюсков двумя и более видами возбудителей (микстинвазированность) – явление настолько редкое, что не превышает сотых долей процента. Тем не менее, даже при отсутствии микстинвазированнойности моллюсков, взаимосвязь гемипопуляций возбудителей осуществляется в популяциях моллюсков *Codiella inflata*, *Codiella troscheli* и *Bithynia tentaculata*, т.е. в паразитоценозах популяций моллюсков и гемипопуляций партенит трематод.

Показано, что уровень сочетанности обуславливает характер сочетанности очагов, который определяется как территориально-сочетанный, популяционно-сочетанный или системно-сочетанный. Тип сочетанности очагов характеризуется как инвазионно-инвазионный территориально-сочетанный, инвазионно-инвазионный популяционно-сочетанный и инвазионно-инвазионный системно-сочетанный. Степень сочетанности паразитарных систем очагов определяется как числом общих взаимозаменяемых хозяев (типы хозяев), так и их полиморфностью, т.е. количеством взаимозаменяемых видов, выполняющих функцию того, или иного типа хозяев. Степень сочетанности в территориально-сочетанных очагах (описторхоз (*Opisthorchis felineus*) – бильгарциеллёз (*Bilharziella polonica*) (рис. 1), меторхоз (*Metorchis bilis*) – бильгарциеллёз, описторхоз – постодиплостомоз (*Posthodiplostomum cuticola*), рипидокотилёз (*Rhipidocotyle campanula*) – постодиплостомоз, лигулёз (*Ligula intestinalis*) – постодиплостомоз) за неимением общих хозяев отсутствует. В однохозяинных популяционно-сочетанных очагах степень сочетанности очагов при наличии одного вида одного общего типа хозяев определяется как однохозяинная (рипидокотилёз – параценогонимоз (*Paracoenogonimus ovatus*) (популяция уклеи) (рис. 2), при наличии нескольких видов одного общего типа хозяев она является полиморфной однохозяинной (меторхоз (*Metorchis xanthosomus*) – бильгарциеллёз) (популяции обыкновенной кряквы, чирка-свистунка, свиязи и шилохвости. В двуххозяинных популяционно-сочетанных очагах биогельминтозов степень сочетанности очагов определяется

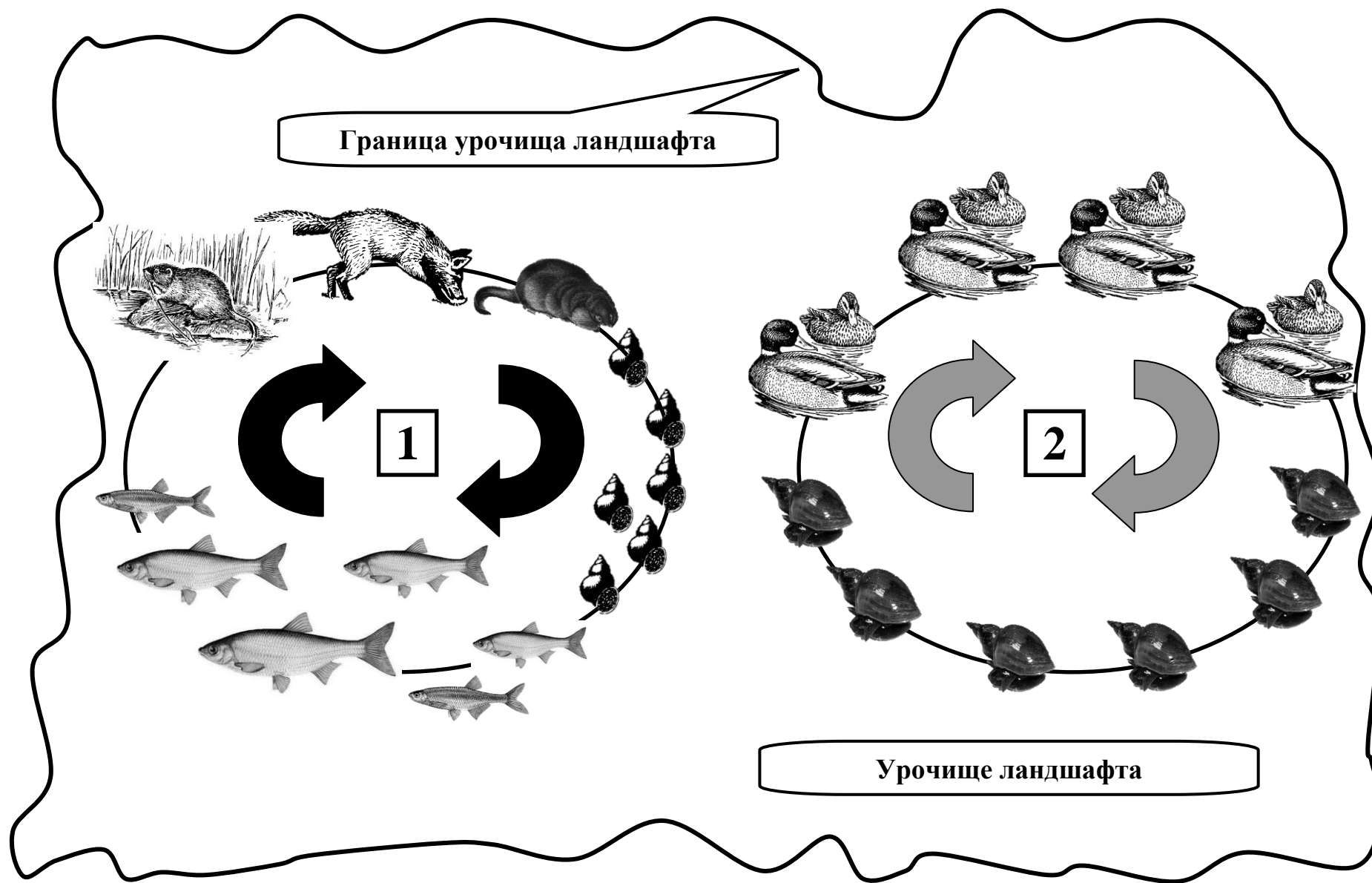
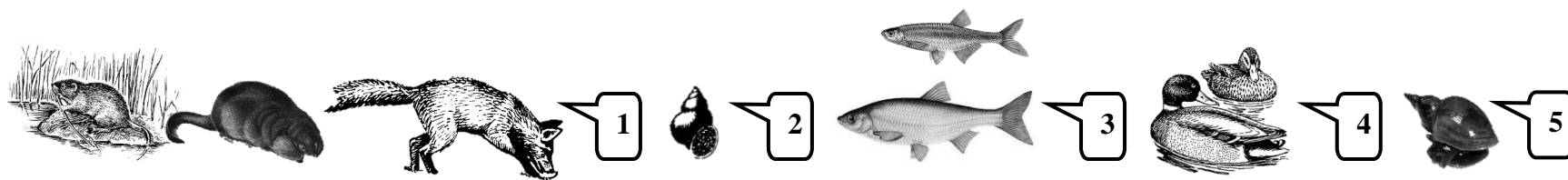


Рис. 1. Схема территориально-сочетанного природного очага *описторхоз – бильгарциеллёз*



Условные обозначения к рис. 1. Схема территориально-сочетанного природного очага описторхоз – бильгарциеллёз, формирующегося на основе многочленной и трёхчленной паразитарных систем очагов биогельминтозов

1 – природный очаг описторхоза; **2** – природный очаг бильгарциеллёза

1 – популяции водяной полёвки, ондатры, обыкновенной лисицы – дефинитивных хозяев описторхоза; 2 – популяции *Codiella inflata* и *C. trosheli* – первых промежуточных хозяев *O. felineus*; 3 – популяции рыб сем. *Syprinidae* – вторых промежуточных хозяев *O. felineus*; 4 – популяции кряквы, чирка-свистунка, свиязи, шилохвости – дефинитивных хозяев *B. polonica*; 5 – популяция *Limnaea stagnalis* – промежуточного хозяина *B. polonica*. Цвет и стрелки указывает на наличие гемипопуляций паразитов и направление движения возбудителей: чёрный – возбудителя описторхоза; серый – возбудителя бильгарциеллёза

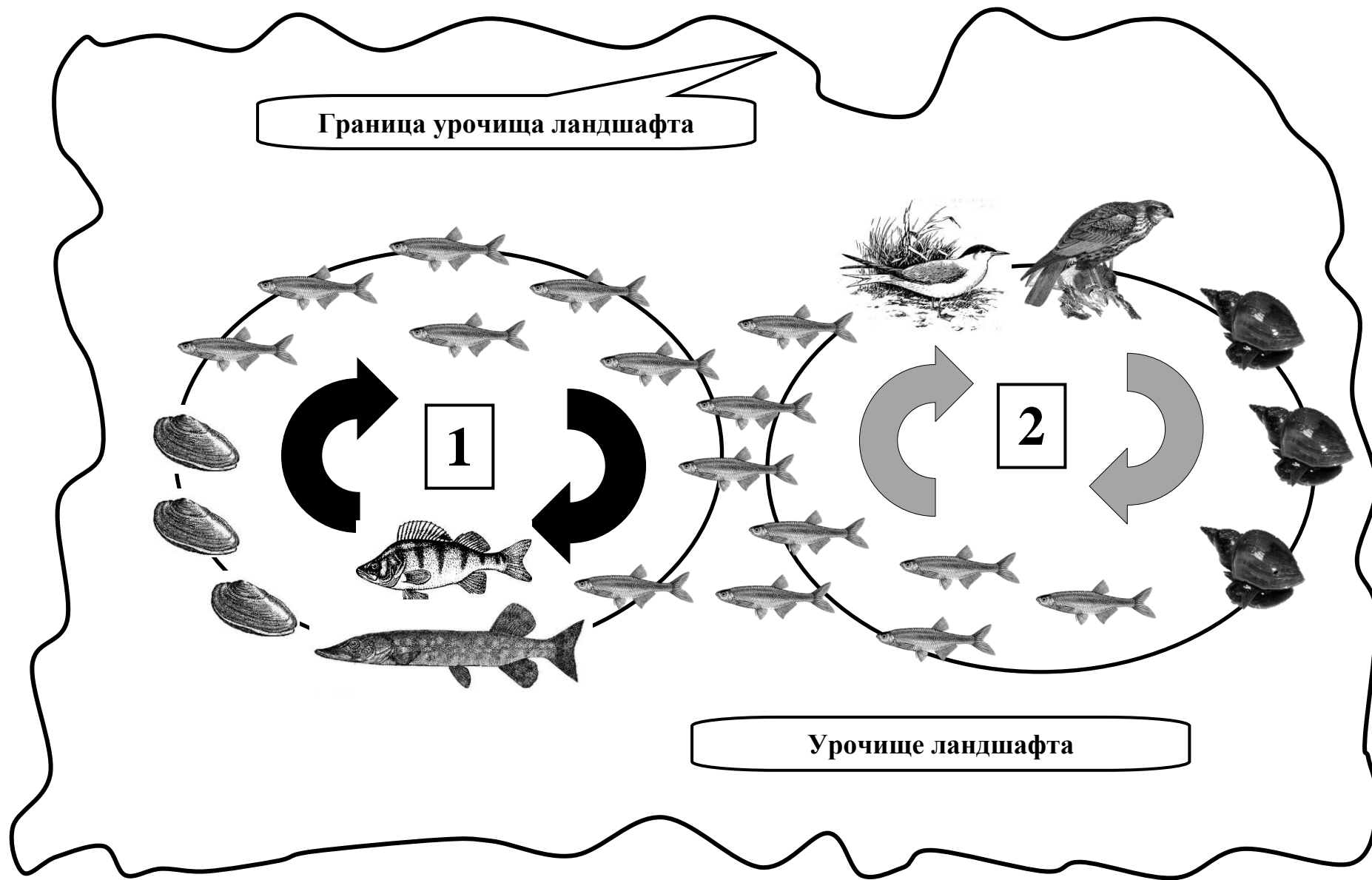
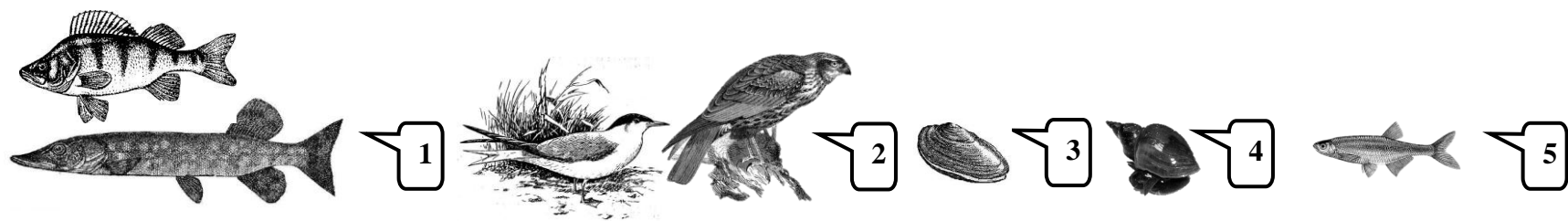


Рис. 2. Схема однохозяйинного популяционно-сочетанного природного очага *рипидокотилёз – паразитогонимоз*



Условные обозначения к рис. 2. Схема однохозяйинного популяционно-сочетанного природного очага рипидокотилёз – параценогонимоз, формирующегося на основе многочисленных паразитарных систем очагов биогельминтозов

1 – природный очаг рипидокотилёза; **2** – природный очаг параценогонимоза

1 – популяции щуки и окуня – дефинитивных хозяев *R. campanula*, 2 – популяции речной крачки, болотного луня – дефинитивных хозяев *P. ovatus*; 3 – популяция *Anodonta cygnea* – первого промежуточного хозяина *R. campanula*; 4 – популяция *L. stagnalis* – первого промежуточного хозяина *P. ovatus*; 5 – популяция уклей – второго промежуточного хозяина *R. campanula* и *P. ovatus*. Цвет и стрелки указывает на наличие гемипопуляций паразитов и направление движения возбудителей: чёрный – возбудителя рипидокотилёза; серый – возбудителя параценогонимоза.

как двуххозяинная (меторхоз (*M. bilis*) – параценогонимоз, меторхоз (*M. xanthosomus*) – параценогонимоз) (популяции речной крачки и уклеи) (рис. 3) или полиморфная двуххозяинная (меторхоз (*M. xanthosomus*) – диплостомоз (*Diplostomum spathaceum*) (популяции обыкновенной чайки, речной крачки, сибирской плотвы и уклеи) или двуххозяинная, но полиморфная однохозяинная (описторхоз – меторхоз (*M. xanthosomus*) (*C. inflata*, *C. troscheli*), меторхоз (*M. xanthosomus*) – лигулэз) (популяции обыкновенной чайки, речной крачки). В системно-сочетанных очагах, например, описторхоз – меторхоз (*M. bilis*) (рис. 4) степень сочетанности очагов определяется как полиморфная трёххозяинная (популяции водяной полёвки, ондатры, обыкновенной лисицы, моллюсков *C. inflata*, *C. troscheli*, сибирской плотвы, сибирского ельца, язя) или полиморфная двуххозяинная (популяции водяной полёвки, ондатры, обыкновенной лисицы, сибирской плотвы, уклеи), или полиморфная однохозяинная (популяции сибирской плотвы, уклеи). Таким образом, показано, что полиморфность степени сочетанности очагов обуславливает функциональную прочность паразитарных систем, предопределяя высокую устойчивость сочетанных очагов биогельминтозов.

Осуществлённый нами анализ функциональной структуры очагов, а также межпопуляционных связей видов, входящих в состав экосистем, показал, что между популяциями хозяев паразитов формируются, в основном, прямые трофические связи, которые играют ведущую роль в сочетанности природных очагов паразитозов. Именно они создают условия для совместной циркуляции паразитов. Как следствие, на основе этих связей функционируют идентичные механизмы передачи возбудителей, обуславливающие наличие эпизоотического процесса двух и более инвазий и формирование коактирующих паразитарных систем очагов. Так, например, в природных очагах описторхоза и меторхоза (*M. bilis*) биоэкологическая связь популяций водяной полёвки и ондатры с моллюсками *C. inflata* и *C. troscheli* является трофической связью. Диссеминируя в пойменно-речных экосистемах на стадии яйца возбудителей описторхоза и меторхоза (*M. bilis*), они заражают данными трематодами *C. inflata* и *C. troscheli*. Последние являются по ха

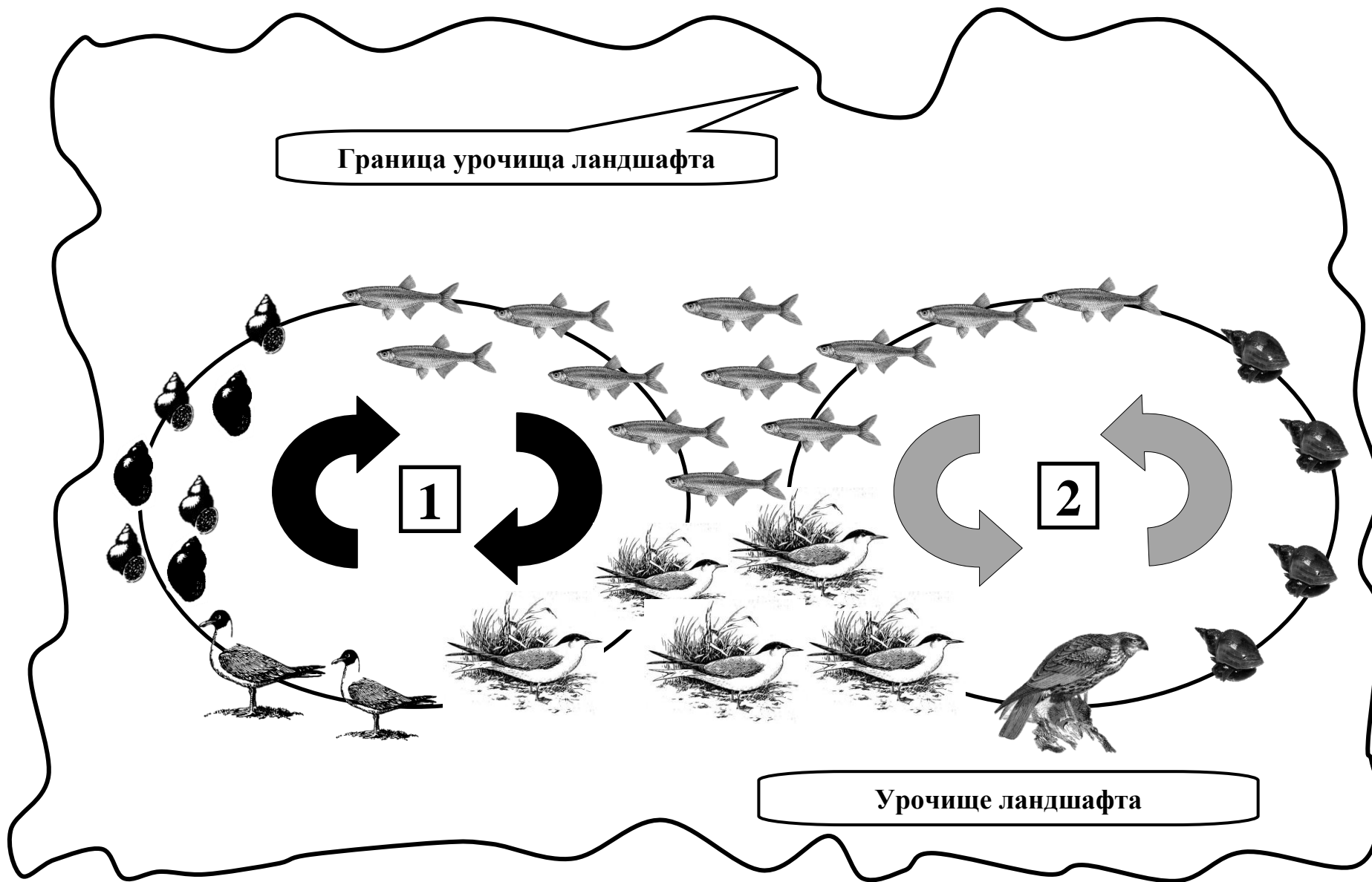
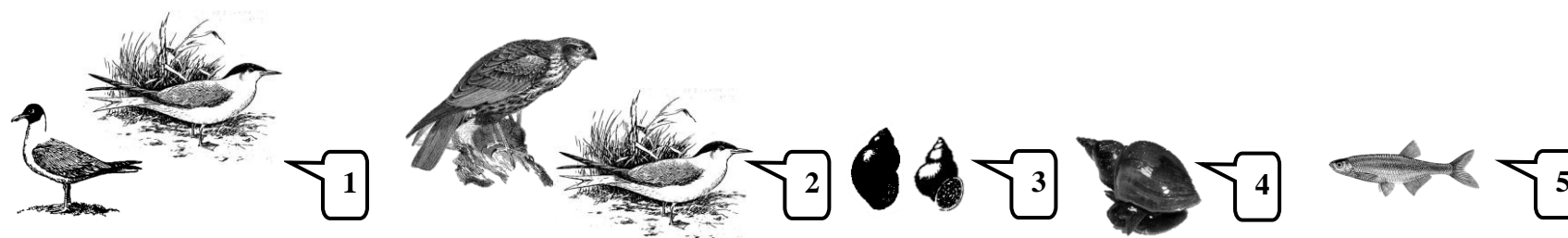


Рис. 3. Схема двуххозяинного популяционно-сочетанного чага меторхоз (*M. xanthosomus*) – параценогонимоз



Условные обозначения к рис. 3. Схема двуххозяинного популяционно-сочетанного природного очага меторхоз (*M. xanthosomus*) – параценогонимоз, формирующегося на основе многочисленных паразитарных систем очагов биогельминтозов

1 – природный очаг меторхоза; **2** – природный очаг параценогонимоза

1 – популяции обыкновенной чайки, речной крачки – дефинитивных хозяев *M. xanthosomus*; 2 – популяции речной крачки и болотного луня – дефинитивных хозяев *P. ovatus*; 3 – популяции *C. inflata*, *C. trosheli* и *B. tentaculata* – первых промежуточных хозяев *M. xanthosomus*; 4 – популяция *L. stagnalis* – первого промежуточного хозяина *P. ovatus*; 5 – популяция уклей – второго промежуточного хозяина *M. xanthosomus* и *P. ovatus*. Цвет и стрелки указывают на наличие гемипопуляций паразитов и направление движения возбудителей: чёрный – возбудителя меторхоза; серый – возбудителя параценогонимоза

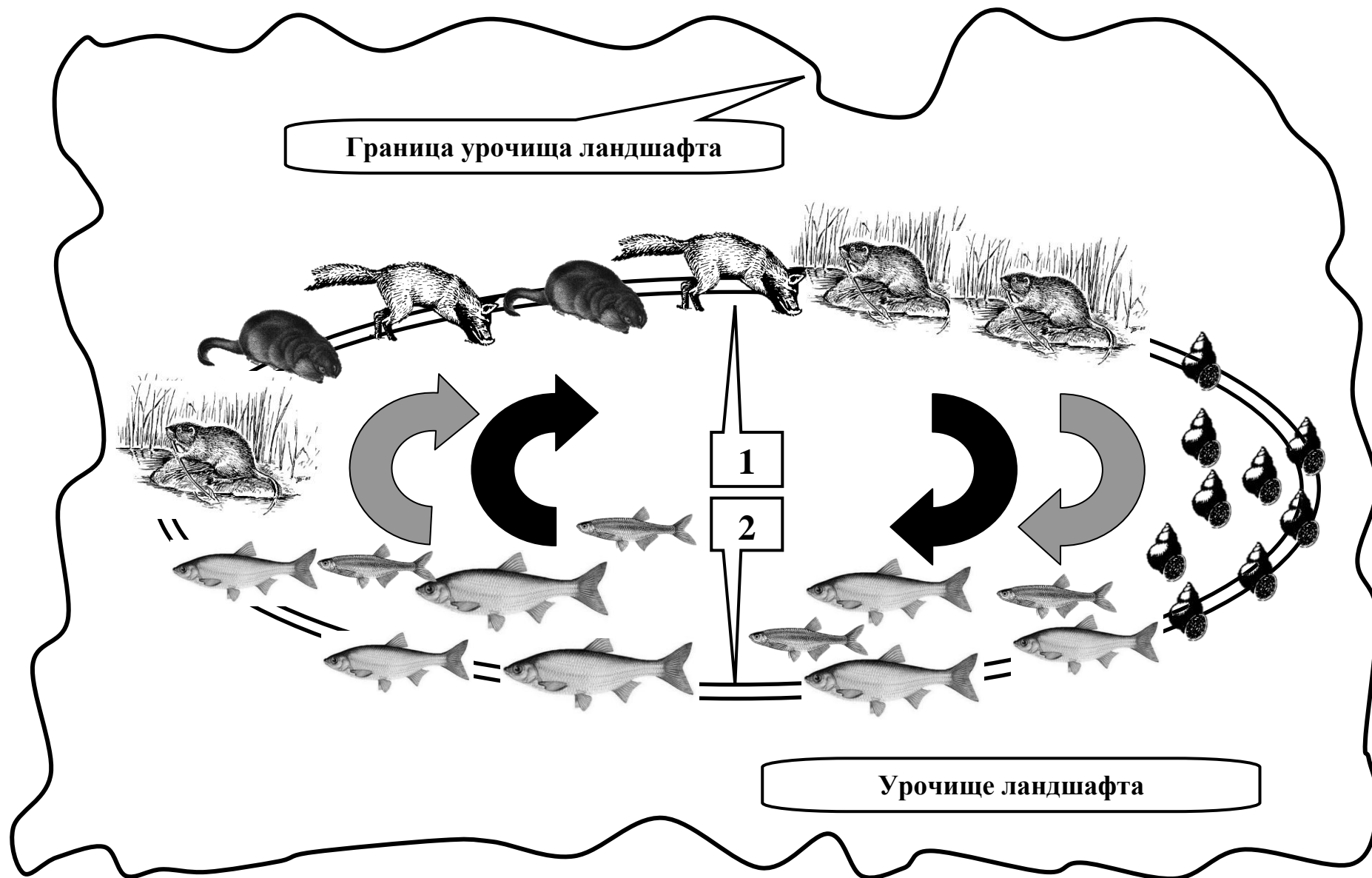
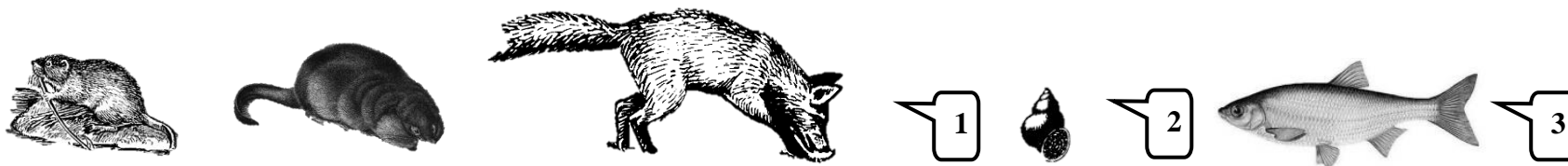


Рис. 4. Схема системно-сочетанного природного очага описторхоз – меторхоз (*M. bilis*)



**Условные обозначения к рис. 4. Схема системно-сочетанного природного очага
описторхоз – меторхоз (*M. bilis*), формирующегося на основе
многочленных паразитарных систем очагов биогельминтозов**

1 – природный очаг описторхоза; **2** – природный очаг меторхоза (*M. bilis*)

1 – популяции водяной полёвки, ондатры, обыкновенной лисицы – дефинитивных хозяев описторха и меторха (*M. bilis*), 2 – популяции *C. inflata* и *C. trosheli* – первых промежуточных хозяев *O. felineus* и *M. bilis*; 3 – популяции рыб сем. *Cyprinidae* (язь, плотва, елец) – вторых промежуточных хозяев *O. felineus* и *M. bilis*. Цвет и стрелки указывают на наличие гемипопуляций паразитов и направление движения возбудителей: чёрный – возбудителя описторхоза; серый – возбудителя меторхоза

рактору питания активными скоблильщиками – детритофагами. Обитая на водных растениях, на листья которых попадают экскременты этих грызунов с содержащимися в них яйцами описторхид, они вместе с детритом поглощают и яйца паразитов. Таким образом, рассматриваемая трофическая связь обуславливает передачу возбудителей сразу двух паразитозов в звене «дефинитивный хозяин – первый промежуточный хозяин», предопределяя сочетанность природных очагов *O. felineus*, *M. bilis* на уровне паразитоценоза гемипопуляций партенит возбудителей и популяций моллюсков *C. inflata* и *C. troscheli*. Трофическая связь популяций кодиелл с популяциями рыб сем. *Cyprinidae* определяется тем, что последние являются бентофагами. В периоды нереста и нагула они заходят и в биотопы моллюсков *C. inflata* и *C. troscheli*. В них рыбы вступают в прямую трофическую связь с этими моллюсками. Данная связь, обуславливая ежегодное посещение рыбами сем. *Cyprinidae* биотопов кодиелл, одновременно с этим предопределяет наличие в них разных возрастных групп рыб этого семейства. Следовательно, эта трофическая связь обуславливает попадание рыб в зону эмиссии церкарий *O. felineus* и *M. bilis*, контакт *C. inflata* и *C. troscheli* и рыб, включение механизма передачи биогельминтозов и формирование эпизоотического процесса, что определяет передачу в популяции рыб возбудителей сразу двух трематодозов в звене «первый промежуточный хозяин – второй промежуточный хозяин» и сочетанность очагов на уровне паразитоценозов гемипопуляций метацеркарий трематод и популяций рыб сем. *Cyprinidae*. Трофическая связь сеголеток и годовиков популяций рыб сем. *Cyprinidae*, инвазированных *O. felineus* и *M. bilis* с популяциями водяной полёвки, ондатры, а также других млекопитающих – дефинитивных хозяев и, одновременно, источников инвазий формируется при поедании ими на пересыхающих пойменных водоёмах снулой рыбы. Таким образом, трофическая связь в звене «второй промежуточный хозяин – дефинитивный хозяин» обуславливает одновременную передачу возбудителей двух трематодозов и предопределяет сочетанность природных очагов трематод сем. *Opisthorchidae* на уровне паразитоценоза гемипопуляций мари и популяций млекопитающих.

Нами впервые установлено, что между собой взаимодействуют не только

двучленные (токсаскаридоз (*Toxascaris leonina*), унцинариоз (*Uncinaria stenocephala*), трёхчленные (альвеококкоз (*Alveococcus multilocularis*), эхинококкоз (*Echinococcus granulosus*), многочленные (описторхоз, меторхоз (*M. bilis*) паразитарные системы возбудителей, т.е. паразитарные системы с одинаковым числом сочленов, но и двучленные и трёхчленные (токсокароз (*Toxocara canis*), альвеококкоз), двучленные и многочленные (токсаскаридоз, описторхоз), трёхчленные и многочленные (альвеококкоз, описторхоз) паразитарные системы, т.е. системы с разным числом сочленов.

Наши исследования показали, что анализ сочетанности природных очагов биогельминтозов целесообразно осуществлять только в парах очагов, поскольку лишь такой анализ даёт возможность выделять те основы сочетанности, которые присущи данным очагам, определять уровень, характер, тип и степень сочетанности очагов, а на их основе – и вид сочетанного очага, что невозможно при одновременном анализе большего количества очагов.

Так, в пойменно-речной экосистеме р. Конды (приток Иртыша) гидрологический режим создает мощные природные предпосылки для обитания околководных грызунов, связанных с ними трофическими связями хищников, моллюсков *S. inflata*, *S. troscheli* и *B. tentaculata*, обуславливая формирование на них эпизоотически активных зон очагов описторхоза (Ушаков, 1997) и меторхозов. Гидрологический режим обуславливает функционирование общих механизмов передачи инвазий во всех звеньях паразитарной цепи и, тем самым, предопределяет формирование и функционирование сочетанных природных очагов, являясь фундаментальной абиотической основой сочетанности природных очагов биогельминтозов пойменно-речных экосистем.

Анализ материалов собственных исследований и сведений литературы показал, что в пойменно-речной экосистеме р. Конды и прилежащих к ней биоценозах функционирует шесть природных очагов паразитозов: описторхоза (*O. felineus*), меторхоза (*M. bilis*), меторхоза (*M. xanthosomus*), бильгарциеллёза (*B. polonica*), дифиллоботриоза (*Diphyllobothrium latum*) и альвеококкоза (*A. multilocularis*). Они формируют пятнадцать видов сочетанных очагов: шесть тер-

риториально-сочетанных, шесть однохозяйных популяционно-сочетанных, один двуххозяйный популяционно-сочетанный и два системно-сочетанных природных очага паразитозов.

Установлено, что сочетанность очагов биогельминтозов может осуществляться, как в ядрах, так и в зонах выноса очагов. В связи с этим, предложено сочетанность очагов паразитозов исследовать по отдельности в ядрах и в зонах выноса очагов.

Показано, что в экосистеме р. Конды паразитарные системы очагов *M. xanthosomus* и *B. polonica*, несмотря на отсутствие общего механизма передачи возбудителей, связаны между собой в ядрах очагов трематодозов популяциями дефинитивных хозяев – обыкновенной кряквы, чирка-свистунка, свиязи и шилохвосты.

Характер распределения рыб сем. *Cyprinidae* в экосистеме р. Конды и данные по их заражённости показали, что сочетанность очагов на уровне второго промежуточного хозяина в экосистемах пойменных водоёмов и притоков третьего порядка – ядрах очагов трематод семейства *Opisthorchidae*, осуществляется в возрастных группах сеголеток и годовиков карповых. В то же время, сочетанность очагов в экосистеме русла р. Конды (приток второго порядка) – зоне выноса очагов *O. felineus*, *M. bilis* и *M. xanthosomus* осуществляется в возрастных группах годовиков, вышедших из пойменных водоёмов в русло Конды, двухлеток и рыб старших возрастных групп. Сочетанность очагов *O. felineus* и *D. latum* осуществляется в зонах выноса этих очагов в популяции обыкновенной лисицы – дефинитивного хозяина трематоды и цестоды. Природные очаги описторхоза и альвеококкоза в экосистеме р. Конды связаны между собой популяциями обыкновенной лисицы и ондатры (а, возможно, и водяной полёвки), объединяющими их паразитарные системы. Установлено, что сочетанность очагов описторхоза и альвеококкоза весьма своеобразна. Особенность сочетанности этих очагов состоит в том, что, с одной стороны, очаги взаимодействуют в зонах выноса очагов на уровне паразитоценоза коактирующих гемипопуляций половозрелых стадий трематоды, цестоды и популяций волка и лисицы – дефинитивных хозяев гельмин-

тов. С другой стороны, очаги связаны в ядре очага описторхоза на уровне паразитоценоза коактирующих гемипопуляций мари́т трематоды, личиночной стадии цестоды и популяции ондатры, являющейся одновременно дефинитивным хозяином *O. felineus* и промежуточным хозяином *A. multilokularis*. Показано, что степень сочетанности очагов характеризуется как однохозяинная, поскольку из двух видов хозяев только обыкновенная лисица является общим дефинитивным хозяином и для *O. felineus*, и для *A. multilokularis*. Ондатра же служит дефинитивным хозяином только для *O. felineus*, а для *A. multilokularis* она является промежуточным хозяином, т.е. для первого служит хозяином одного типа, а для второго – хозяином другого типа. Поэтому она и не определяет степени сочетанности очагов. Степень сочетанности данных очагов не является и полиморфной, так как полиморфность степени сочетанности определяется количеством взаимозаменяемых видов хозяев одного типа. Таким образом, рассматриваемый очаг характеризуется как однохозяинный популяционно-сочетанный природный очаг описторхоз – альвеококкоз. Таким же образом формируется сочетанный природный очаг меторхоз (*M. bilis*) – альвеококкоз, поскольку паразитарные системы природных очагов *M. bilis* и *D. latum* связаны между собой аналогичным образом.

На другом притоке Иртыша в бассейне р. Ишим, вследствие более короткого периода половодья, гидрологический режим не обеспечивает таких мощных природных предпосылок для обитания околородных грызунов, как в экосистеме р. Конды. Соответственно, он в меньшей степени обуславливает связь с ними хищников, моллюсков *C. inflata*, *C. troscheli* и *B. tentaculata*, обуславливая формирование на водоёмах значительно менее активных эпизоотических зон очагов описторхоза и меторхозов. Вместе с тем, нами установлено, что в экосистемах рр. Ишима и Тобола наряду с очагами описторхоза и меторхозов функционируют природные очаги параценогонимоза, диплостомоза, рипидокотилёза, лигулёза и постодиплостомоза (р. Вавилон – приток р. Ишим). Таким образом, и в этих экосистемах гидрорежим обуславливает функционирование общих механизмов передачи инвазий во всех звеньях паразитарной цепи, предопределяя формирование сочетанных природных очагов биогельминтозов.

Анализ материалов собственных исследований и сведений литературы показал, что в экосистеме р. Ишим с притоками общее число сочетанных очагов биогельминтозов равняется 38. На всех участках русла р. Ишим это в основном однохозяйные популяционно-сочетанные очаги (15 видов). Значительно меньше формируется двуххозяйных популяционно-сочетанных (11 видов), территориально-сочетанных (9 видов) и системно-сочетанных (3 вида) очагов. Системно-сочетанные очаги диплостомоз – параценогонимоз функционируют в экосистеме р. Ишим только на территориях Казанского (Тюменская область) и Усть-Ишимского (Омская область) районов. Функционирование очагов на всех участках реки поддерживается одними и теми же видами хозяев. За счёт популяции серой цапли в экосистеме р. Вавилон существует природный очаг постодиплостомоза, который с очагами описторхоза, рипидокотилёза и лигулёза формирует территориально-сочетанные, а с очагами меторхозов (*M. bilis* и *M. xanthosomus*) – однохозяйные популяционно-сочетанные очаги биогельминтозов.

Показано, что очаги описторхоза и лигулёза (в отсутствие инвазированных популяций рыб сем. *Cyprinidae*) во всех биотопах экосистемы р. Ишим формируют территориально-сочетанные очаги. Доказано, что природные очаги рипидокотилёза и лигулёза, описторхоза и параценогонимоза, меторхоза (*M. xanthosomus*) и рипидокотилёза, меторхоза (*M. bilis*) и рипидокотилёза, рипидокотилёза и диплостомоза формируют как территориально-сочетанные (в отсутствие инвазированных популяций рыб сем. *Cyprinidae*), так и однохозяйные популяционно-сочетанные очаги при наличии популяций заражённых рыб этого семейства. Показано, что природные очаги описторхоза и рипидокотилёза, рипидокотилёза и параценогонимоза, лигулёза и параценогонимоза, описторхоза и диплостомоза формируют однохозяйные популяционно-сочетанные очаги в популяциях рыб сем. *Cyprinidae*.

Установлено, что при наличии популяций одного типа хозяев (рыбы сем. *Cyprinidae*) паразитарные системы очагов описторхоза и меторхоза (*M. xanthosomus*), лигулёза и меторхоза (*M. xanthosomus*), лигулёза и меторхоза (*M. bilis*), меторхоза (*M. xanthosomus*) и диплостомоза формируют однохозяйные популяци-

онно-сочетанные очаги. При наличии популяций двух типов хозяев (*C. inflata*, *C. troscheli* и рыбы сем. *Cyprinidae* или птицы и рыбы сем. *Cyprinidae*) они формируют двуххозяиные популяционно-сочетанные очаги. Природные очаги меторхоза (*M. bilis*) и диплостомоза, меторхоза (*M. bilis*) и параценогонимоза, меторхоза (*M. xanthosomus*) и параценогонимоза, лигулёза и диплостомоза формируют двуххозяиные популяционно-сочетанные очаги.

Показано, что природные очаги описторхоза и меторхоза (*M. bilis*) в ядрах очагов, где имеются популяции всех типов хозяев, формируют системно-сочетанные очаги, в зонах выноса очагов в отсутствие популяции общего вида первого промежуточного хозяина они формируют двуххозяиные популяционно-сочетанные очаги. Природные очаги меторхозов (*M. bilis* и *M. xanthosomus*), диплостомоза и параценогонимоза при наличии в ядрах очагов популяций всех типов хозяев формируют системно-сочетанные очаги, а в отсутствие популяции общего вида второго промежуточного хозяина они формируют двуххозяиные популяционно-сочетанные очаги.

Иной гидрологический режим, обусловленный антропогенным воздействием, мы наблюдали в русле р. Алабуги (приток р. Ишим), представляющем собой цепочку отдельных водоёмов, которые остаются после ежегодного восстановления плотин. Последние препятствуют стоку воды, обеспечивая контакт сеголеток, годовиков и рыб двухлетнего возраста с биотопами моллюсков. При проникновении в период разлива в русло р. Алабуги возбудителей меторхоза (*M. bilis*) и диплостомоза из русла реки р. Ишим, экосистема Алабуги становится зоной выноса данных очагов. В ядрах и зонах выноса очагов описторхоза, меторхоза (*M. xanthosomus*), рипидокотилёза и лигулёза в популяциях общих хозяев формируются популяционно-сочетанные природные очаги биогельминтозов. Однохозяиные популяционно-сочетанные очаги паразитозов формируются в экосистеме р. Алабуги при проникновении в ядра и зоны выноса очагов *O. felineus*, *M. xanthosomus*, *R. campanula* и *L. intestinalis* возбудителей из зон выноса очагов меторхоза (*M. bilis*) и диплостомоза, функционирующих в биотопах русла р. Ишим. Очаги рипидокотилёз – меторхоз (*M. bilis*), описторхоз – диплостомоз, рипидокотилёз – ди-

плостомоз в экосистеме р. Алабуги формируются только в популяции сибирской плотвы, так как других общих хозяев у них не выявлено. Двуххозяинные популяционно-сочетанные очаги описторхоз – меторхоз (*M. bilis*), меторхоз (*M. xanthosomus*) – меторхоз (*M. bilis*), лигулёз – меторхоз (*M. bilis*), меторхоз (*M. xanthosomus*) – диплостомоз и лигулёз – диплостомоз формируются при проникновении в экосистему р. Алабуги не только рыб, заражённых метацеркариями трематод, но и дефинитивных хозяев паразитов. Так, зона выноса очага меторхоза (*M. bilis*) формируется на территории очага, куда возбудитель проникает в популяциях обыкновенной лисицы и речной крачки, инвазированных маридами этой трематоды. В очагах диплостомоза зона выноса очага формируется там, куда паразит проникает в популяциях обыкновенной чайки и речной крачки. Таким образом, в зонах выноса очага описторхоза в экосистеме р. Алабуги при проникновении в них возбудителя меторхоза (*M. bilis*) из экосистемы р. Ишим, в популяциях обыкновенной лисицы и сибирской плотвы осуществляется сочетанность очагов на уровне паразитоценозов взаимодействующих гемипопуляций марида трематод и популяции обыкновенной лисицы, метацеркарий трематод и популяции сибирской плотвы. Так же при проникновении в зону выноса очага меторхоза (*M. xanthosomus*) гемипопуляции *M. bilis* в популяции речной крачки из экосистемы р. Ишим, формируется сочетанный очаг на уровне паразитоценозов взаимодействующих гемипопуляций марида *M. xanthosomus*, *M. bilis* и популяции речной крачки, метацеркарий трематод, популяций сибирской плотвы и уклей. Аналогичным образом, формируется двуххозяинный популяционно-сочетанный природный очаг меторхоз (*M. bilis*) – лигулёз, когда гемипопуляции *M. bilis* в популяциях речной крачки и уклей проникают в зону выноса очага лигулёза в экосистеме р. Алабуги. Показано, что очаги описторхоза, меторхоза (*M. xanthosomus*), рипидокотилёза и лигулёза, существующие в экосистеме р. Алабуги, также формируют зоны выноса при проникновении в русло р. Ишим возбудителей из этих очагов

Гидрологический режим аналогичный гидрорежиму бассейна р. Ишим наблюдается в бассейне р. Тобол (приток Иртыша). Анализ собственных материалов и сведений литературы показал, что в пойменно-речной экосистеме р. Тобол

формируются и функционируют девятнадцать видов сочетанных очагов. Наибольшее количество сочетанных очагов (пятнадцать) функционирует в экосистеме пойменного водоёма р. Тобол выше устья р. Суерь. Значительно меньше таких очагов (шесть) в экосистеме другого пойменного водоёма (окрестности д. Кошкина) и биоценозах притоков Тобола (от трёх до десяти). На участках русла Тобола имеется от одного до шести сочетанных очагов. Показано, что, как и в других пойменно-речных экосистемах в ядрах очагов описторхоза на уровне паразитоценозов коактирующих паразитарных систем *O. felineus* и *M. bilis* формируются системно-сочетанные очаги описторхоз – меторхоз (*M. bilis*). На уровне паразитоценозов гемипопуляций партенит, метацеркарий *O. felineus* и *M. xanthosomus*, и, соответственно, популяций кодиелл, сеголеток и годовиков рыб сем. *Cyprinidae*, формируются двуххозяинные популяционно-сочетанные природные очаги описторхоз – меторхоз (*M. xanthosomus*). В русле р. Тобол в зонах выноса очагов описторхоза на уровне паразитоценозов гемипопуляций метацеркарий *O. felineus* и *M. bilis*, *O. felineus* и *M. xanthosomus*, популяций сибирской плотвы и уклей формируются однохозяинные популяционно-сочетанные природные очаги описторхоз – меторхоз (*M. bilis*) и описторхоз – меторхоз (*M. xanthosomus*). Таким образом, сочетанность очагов описторхид кардинально отличается в ядрах и зонах выноса очага описторхоза.

В бассейне р. Ангары в экосистеме Богучанского водохранилища нами выявлены функционирующие паразитарные системы *Diphyllbothrium dendriticum* и *Triaenophorus nodulosus*. Взаимодействующие природные очаги цестод связаны между собой популяциями веслоногих ракообразных (*Eudiatomus gracilis*) и хариуса сибирского (*Thymallus arcticus*), объединяющих их паразитарные системы. Следовательно, очаги инвазий являются сочетанными в популяциях *E. gracilis* и хариуса. Сочетанность очагов осуществляется в ядрах очагов на уровне паразитоценозов коактирующих гемипопуляций процеркоидов цестод и популяций первого промежуточного хозяина, плероцеркоидов *D. dendriticum*, *T. nodulosus* и популяций второго промежуточного хозяина. Данный очаг характеризуется как двуххозяинный популяционно-сочетанный природно-антропоургический очаг дифилл-

лоботриоз (*D. dendriticum*) – триенофороз (*T. nodulosus*).

Анализ материалов собственных исследований и данных литературы позволяет заключить, что в пойменно-речных экосистемах всех обследованных рек формируются и функционируют сочетанные очаги биогельминтозов. Анализ материалов с позиций ландшафтно-биоценологической концепции сочетанности природных очагов, разработанной и обоснованной диссертантом, позволил выявить абиотические, биотические и эпизоотические условия и факторы сочетанности очагов, закономерности, механизмы и структуру сочетанных природных очагов биогельминтозов пойменно-речных и прилегающих к ним экосистем. Установлено, что гидрологический режим ландшафта обуславливает функционирование общих механизмов передачи паразитов, предопределяя формирование сочетанных очагов инвазий. Показано, что сочетанность очагов биогельминтозов может осуществляться как в ядрах, так и в зонах выноса очагов. Установлено, что природные очаги биогельминтозов формируют территориально-сочетанные, популяционно-сочетанные и системно-сочетанные природные очаги инвазий. Показано, что прямые трофические связи играют ведущую роль в сочетанности природных очагов паразитозов, создавая условия для совместной циркуляции паразитов. Установлено, что между собой взаимодействуют паразитарные системы не только с одинаковым, но и разным числом сочленов. Доказано, что анализ сочетанности природных очагов паразитозов целесообразно осуществлять только в парах очагов.

ВЫВОДЫ

1. В пойменно-речной экосистеме р. Конды выявлены природные очаги описторхоза и двух видов меторхозов (*M. bilis* и *M. xanthosomus*). На это указывают заражённость водяной полёвки маритами *O. felineus* (ЭИ $2,1 \pm 1,4\%$, ИИ 1-2 экз.), обнаружение яиц трематод сем. *Opisthorchidae* в $17,1 \pm 1,5\%$ исследованных проб экскрементов грызунов (ИИ от 1 до 67 яиц описторхид), а также в одной из трёх проб экскрементов обыкновенной лисицы, наличие в 17 из 27

обследованных водоёмов биотопов моллюсков *C. inflata*, *C. troscheli* и *B. tentaculata*, инвазированность рыб сем. *Cyprinidae* в русле р. Конды и в её притоках метацеркариями *O. felineus* от 1 до 57%, а метацеркариями *M. bilis* и *M. xanthosomus* от 1 до 80%

2. Обнаружение в пойменных биотопах вилохвостых церкарий трематод семейства *Schistosomatidae*, наличие практически на всех обследованных водоёмах биотопов моллюсков *Limnaea stagnalis* – промежуточных хозяев *B. polonica*. присутствие в этих биотопах обыкновенной кряквы, чирка-свистунка, свиязи, шилохвости – дефинитивных хозяев шистозоматид указывают на функционирование в экосистеме р. Конды очагов шистозоматидного церкариоза (бильгарциеллёза).
3. В экосистеме р. Конды выявлены очаги дифиллоботриоза (*D. latum*) и альвеококкоза. На наличие первых указывает инвазированность собак (до 19,8%); домашних свиней и кошек (до 5,6%), серебристо-чёрных лисиц клеточного содержания (0,6%). О природном характере данных очагов свидетельствуют заражённость обыкновенной лисицы, наличие биотопов *Cyclops kolensis*, *E. gracilis* и *Eudiptomus graciloides*, инвазированность щуки плероцеркоидами *D. latum* в 34,9% и окуня в 1,7%. На функционирование природных очагов *A. multilokularis* в экосистеме Конды указывают заражённость обыкновенной лисицы в 9,7% (ИИ 280 ± 64 экз. альвеококков) и волков в 3,7% случаев (ИИ 1528 экз.).
4. Установлено, что в пойменно-речной экосистеме р. Конды на основе природных очагов описторхоза, меторхозов (*M. bilis* и *M. xanthosomus*), дифиллоботриоза (*D. latum*), альвеококкоза и бильгарциеллёза (*B. polonica*) формируются пятнадцать видов сочетанных очагов. Из них шесть территориально-сочетанных, шесть однохозяинных популяционно-сочетанных, один двуххозяинный популяционно-сочетанный и два системно-сочетанных природных очага биогельминтозов. Общность территориально-сочетанных очагов обуславливается морфологической структурой пойменно-речного и прилегающих к нему ландшафтов. Формирование однохозяинных и двуххозяинных популяционно-сочетанных очагов определяется общностью популяций одного или двух типов

хозяев, а системно-сочетанных природных очагов инвазий единством паразитарных систем «видов-двойников».

5. В экосистемах пойменных водоёмов р. Конды и притоков третьего порядка – ядрах очагов трематод семейства *Opisthorchidae* сочетанность очагов в популяциях второго промежуточного хозяина осуществляется в возрастных группах сеголеток и годовиков карповых. В экосистеме русла р. Конды (приток второго порядка) – зоне выноса очагов *O. felineus*, *M. bilis* и *M. xanthosomus* сочетанность очагов осуществляется в возрастных группах, вышедших из пойменных водоёмов в русло Конды годовиков, двухлеток и рыб старших возрастных групп.
6. В пойменно-речной экосистеме р. Ишим существуют природные очаги описторхоза, меторхозов (*M. bilis* и *M. xanthosomus*), рипидокотилёза, параценогонимоза, диплостомоза, постодиплостомоза и лигулёза. Об этом свидетельствует наличие на водоёмах ондатры, водяной полёвки, обыкновенной лисицы, речной крачки, болотного луня, обыкновенной чайки, серой цапли, щуки, окуня – дефинитивных хозяев биогельминтов и биотопов моллюсков *C. inflata*, *C. troscheli*, *B. tentaculata*, *Anodonta cygnea*, *L. stagnalis*, *Limnaea ovata*, *Limnaea auricularia*, веслоногих ракообразных *Cyclops strenuus*, *Cyclops vicinus*, *E. gracilis*, *E. graciloides* – промежуточных хозяев трематод и цестоды. На функционирование очагов указывает инвазированность рыб сем. *Cyprinidae*, аккумулирующих метацеркарии трематод. Рыбы заражены личинками *O. felineus* в $0,81 \pm 0,33\%$ – $1,3 \pm 0,3\%$, *M. bilis* в $1,89 \pm 0,5\%$ – $5,7 \pm 0,7\%$, *M. xanthosomus* в $26,8 \pm 1,6\%$ – $52,6 \pm 1,56\%$, *D. spathaceum* в $0,14 \pm 0,14\%$ – $0,26 \pm 0,16\%$, *R. campanula* в $13,86 \pm 1,08\%$ – $56,2 \pm 1,5\%$, *P. ovatus* в $0,95 \pm 0,3\%$, *P. cuticola* (2 из 6) и плевроцеркоидами *L. intestinalis* в $1,45 \pm 0,4\%$ – $3,05 \pm 0,54\%$.
7. В экосистеме р. Ишим число сочетанных очагов биогельминтозов равняется тридцати восьми. На всех участках русла р. Ишим это в основном однохозяинные популяционно-сочетанные очаги (15 видов). Значительно меньше формируется двуххозяинных популяционно-сочетанных (11 видов), территориально-сочетанных (9 видов) и системно-сочетанных (3 вида) очагов биогельминтозов.

Функционирование очагов на всех участках реки поддерживается одними и теми же видами хозяев. Системно-сочетанные очаги диплостомоз – параценогонимоз функционируют в экосистеме р. Ишим только на территориях Казанского района Тюменской и Усть-Ишимского района Омской областей. В экосистеме р. Вавилон (Абатский район Тюменской области) существует природный очаг постодиплостомоза, дефинитивным хозяином в котором является популяция серой цапли. Этот очаг с очагами описторхоза, рипидокотилёза и лигулёза формирует территориально-сочетанные очаги, а с очагами меторхозов (*M. bilis* и *M. xanthosomus*) – однохозяинные популяционно-сочетанные очаги биогельминтозов.

8. В пойменно-речной экосистеме р. Тобол функционируют природные очаги описторхоза, меторхозов (*M. bilis* и *M. xanthosomus*), рипидокотилёза, параценогонимоза и диплостомоза. На это указывает присутствие в экосистеме р. Тобол и его притоков обыкновенной чайки, речной крачки, болотного луны, щуки, ондатры, наличие по урезу водоёмов кормовых столиков, экскрементов, нор, ходов этих грызунов – дефинитивных хозяев возбудителей биогельминтозов. Практически на всех обследованных водоёмах имеются биотопы битинии щупальцевой, обыкновенного и овального прудовиков, беззубки, катушки роговой и лужанки. Биотопами моллюсков служат как пойменные водоёмы, так и р. Тобол с притоками. О существовании очагов свидетельствует инвазированность рыб сем. *Cyprinidae*, заражённых метацеркариями *O. felineus* в $19,6 \pm 0,94\%$, *M. bilis* в $1,18 \pm 0,25\%$, *M. xanthosomus* в $15,4 \pm 0,85\%$, *D. spathaceum* в $0,11 \pm 0,08\%$, *R. campanula* в $65,2 \pm 1,1\%$ и *P. ovatus* в $0,22 \pm 0,16\%$. Таким образом, можно заключить, что в пойменно-речной экосистеме р. Тобол функционируют природные очаги описторхоза, двух видов меторхозов, диплостомоза, рипидокотилёза и параценогонимоза.
9. Установлено, что в пойменно-речной экосистеме р. Тобол на основе природных очагов описторхоза, меторхозов (*M. bilis* и *M. xanthosomus*), рипидокотилёза, параценогонимоза и диплостомоза формируются и функционируют двенадцать видов сочетанных очагов. Из них один территориально-

сочетанный, двенадцать однохозяинных популяционно-сочетанных, три двуххозяинных популяционно-сочетанных и три системно-сочетанных природных очага биогельминтозов. Наибольшее количество сочетанных очагов функционирует в экосистемах пойменных водоёмов р. Тобол. Значительно меньше таких очагов в биоценозах притоков Тобола. На некоторых участках русла Тобола имеется по одному сочетанному очагу. Следовательно, количество сочетанных очагов обуславливается числом очагов, функционирующих и взаимодействующих в экосистемах пойменных водоёмов, притоков и русла Тобола.

10. В экосистеме Богучанского водохранилища (р. Ангара) функционируют природный очаг триенофороза и антропоургический очаг дифиллоботриоза (*D. dendriticum*), сформировавшийся в результате антропогенного воздействия на экосистему р. Ангары. Об этом свидетельствует обитание на водоёме серебристой и сизой чаек, заражённость сибирского хариуса плероцеркоидами *D. dendriticum* в $8,84 \pm 2,35\%$ (ИИ 1-2 личинки) и личиночной стадией *T. nodulosus* в $12,24 \pm 2,65\%$ (ИИ 1-6 личинок). Инвазированность рыб указывает на наличие биотопов веслоногих ракообразных (*E. gracilis*) – первых промежуточных хозяев цестод. Наличие плероцеркоидов *D. dendriticum* и *T. nodulosus* у 6-7 летних особей хариусов свидетельствует о том, что они могли инвазироваться только в ядрах очагов биогельминтозов, имеющих в экосистеме водохранилища.
11. В экосистеме данного водохранилища на основе природного очага триенофороза и антропоургического очага дифиллоботриоза (*D. dendriticum*) формируется и функционирует двуххозяинный популяционно-сочетанный природно-антропоургический очаг дифиллоботриоз (*D. dendriticum*) – триенофороз (*T. nodulosus*)
12. Установлено, что в ядрах очагов биогельминтозов при частичном совпадении их функциональных структур формируются однохозяинные популяционно-сочетанные (меторхоз (*M. xanthosomus*) – бильгарциеллёз, описторхоз – рипидокотилёз и др.) и двуххозяинные популяционно-сочетанные (лигуллёз – меторхоз (*M. bilis*), меторхоз (*M. xanthosomus*) – диплостомоз, дифиллоботриоз

(*D. dendriticum*) – триенофороз и др.) очаги биогельминтозов. При полном совпадении функциональных структур в ядрах очагов формируются системно-сочетанные очаги биогельминтозов, например, описторхоз – меторхоз (*M. bilis*), меторхоз (*M. bilis*) – меторхоз (*M. xanthosomus*) и диплостомоз – параценогонимоз. В ядрах очагов биогельминтозов при полном несовпадении их функциональных структур формируются только территориально-сочетанные очаги, такие как описторхоз – бильгарциеллёз, описторхоз – постодиплостомоз, рипидокотилёз – постодиплостомоз и постодиплостомоз – лигулёз.

13. В зонах выноса очагов биогельминтозов при частичном совпадении их функциональных структур формируются однохозяйные популяционно-сочетанные (рипидокотилёз – меторхоз (*M. bilis*), описторхоз – диплостомоз, лигулёз – параценогонимоз и др.) и двуххозяйные популяционно-сочетанные (описторхоз – меторхоз (*M. bilis*), лигулёз – меторхоз (*M. bilis*), меторхоз (*M. xanthosomus*) – диплостомоз, диплостомоз – параценогонимоз, дифиллоботриоз (*D. dendriticum*) – триенофороз и др.) очаги биогельминтозов. В зонах выноса очагов биогельминтозов при полном несовпадении их функциональных структур формируются только территориально-сочетанные очаги, такие как описторхоз – дифиллоботриоз (*D. dendriticum*), меторхоз (*M. bilis*) – дифиллоботриоз (*D. dendriticum*) и др.
14. Вскрыты экологические (абиотические, биотические и эпизоотические) основы сочетанности природных очагов биогельминтозов, закономерности и ведущие механизмы сочетанности очагов, исследована структура сочетанных природных очагов биогельминтозов пойменно-речных и прилегающих к ним экосистем. Установлено, что природные очаги биогельминтозов являются сочетанными, как в ядрах, так и в зонах выноса очагов. Разработана и обоснована ландшафтно-биоценологическая концепция сочетанности природных очагов болезней и соответствующий подход в изучении сочетанности природных очагов биогельминтозов.

Практические предложения

1. Внедрять в практику работы учреждений и организаций Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека ландшафтно-биоценологический подход в выявлении абиотических, биотических и эпизоотических условий и факторов, предопределяющих формирование экологических основ сочетанности природных очагов биогельминтозов пойменно-речных экосистем;
2. Вводить в практику работы учреждений и организаций Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека систему эколого-эпизоотологического мониторинга сочетанных очагов биогельминтозов пойменно-речных экосистем, предусматривающего сбор информации по ландшафтной приуроченности очагов, гидрологической характеристике территорий, оценке водоёмов (очаговых территорий) с позиции наличия в них абиотических, биотических и эпизоотических условий и факторов, предопределяющих формирование экологических основ сочетанности очагов биогельминтозов;
3. Рекомендовать осуществлять анализ сочетанности природных очагов биогельминтозов в отдельных парах очагов, использовать для характеристики сочетанности природных очагов биогельминтозов понятия уровень, характер, тип и степень сочетанности очагов, позволяющие определять вид сочетанного очага, применять модели, демонстрирующие механизмы сочетанности и структуру сочетанных природных очагов биогельминтозов пойменно-речных экосистем на различных уровнях их взаимодействия, использовать формулу $S = N \times k \times (N - m)$ для определения количества функционирующих в экосистемах сочетанных природных очагов биогельминтозов, в которой S – число сочетанных очагов, N – число взаимодействующих очагов, k – коэффициент = 0,5, $m = 1$.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Ушаков А.В., Скарედнов Н.И. Биологические основы формирования феномена сочетанности очагов зоонозов // Медицина и охрана здоровья-98: Тез. докл. и сообщен. Междунар. симпоз.- Тюмень, 1998.- С. 169.
2. Ушаков А.В., Скарעדнов Н.И. Фундаментальные экологические основы сочетанности очагов зоонозов // Медицина и охрана здоровья-98: Тез. докл. и сообщен. Междунар. симпоз.- Тюмень, 1998.- С. 178.
3. Ушаков А.В., Скарעדнов Н.И. Ведущие экологические основы ассоциированности природных очагов зоонозов // Актуальн. вопр. экол., гигиены, эпидемиол. безопасн. населен.: Мат-лы межрегион. науч.-практ. конф.- Сыктывкар, 1999.- С. 140-141.
4. Ушаков А.В., Скарעדнов Н.И. Биоэкологические основы ассоциированности природных очагов зоонозов // Актуальн. вопр. экол., гигиены, эпидемиол. безопасн. населен.: Мат-лы межрегион. науч.-практ. конф.- Сыктывкар, 1999.- С. 141-143.
5. Ушаков А.В. Птицы в ассоциированных природных очагах трематодозов // Актуальн. вопр. экол., гигиены, эпидемиол. безопасн. населен.: Мат-лы межрегион. науч.-практ. конф.- Сыктывкар, 1999.- С. 150-152.
6. Ушаков А.В., Скарעדнов Н.И. Механизм передачи возбудителей - основа формирования и функционирования ассоциированных природных очагов зоонозов // Медицина и охрана здоровья-99: Мат-лы междунар. симпоз.: Научн. вестн. Тюм. мед. академ.- № 3-4.- Тюмень, 1999.- С. 103.
7. Ушаков А.В., Скарעדнов Н.И. Эпидемиологический надзор в ассоциированных природных очагах зоонозов // Теория и практ. борьбы с паразитарн. болезн.: Мат-лы докл. научн. конф.- М., 2001.- С. 281-282.
8. Ушаков А.В. Характер сочетанности природных очагов зоонозов // Медицина и охрана здоровья-2001: Мат-лы междунар. симпоз.: Научн. вестн. Тюмен. Мед. академии.- № 4.- Тюмень, 2001.- С. 87.

9. Ушаков А.В., Скарედнов Н.И. Гидрологический режим ландшафтов как фундаментальная абиотическая основа ассоциированности природных очагов зоонозов // Актуальн. аспекты прир.-очаг. болезн.: Мат-лы межрегион. научн.-практ. конф., посвящ. 80-летию Омского НИИПИ.- Омск, 2001.- С. 239-240.
10. Ушаков А.В. Глобальный характер ассоциированности природных очагов зоонозов // Актуальн. аспекты прир.-очаг. болезн.: Мат-лы межрегион. научн.-практ. конф. - Омск, 2001.- С. 199-200.
11. Ушаков А.В. Уровни, характер и степень сочетанности природных очагов зоонозов // Мат-лы VIII съезда Всеросс. общ-ва эпи-дем., микробиол. и паразитологов: Сб. статей в 4 тт., т. 1.- Москва, 2002.- С. 415-416.
12. Ушаков А.В. Сочетанные природные очаги трематодозов Западной Сибири // Теор. и практ. борьбы с паразит. болез. (зоонозы): Мат-лы докл. науч. конф.- вып. 3.- М., 2002.- С. 345-346.
13. **Ушаков А.В., Скарעדнов Н.И. Об основах ассоциированности природных очагов зоонозов // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни.- 2002,- № 2.- С. 45-48.**
14. Ушаков А.В. Природные очаги зоонозов: уровень, характер и степень сочетанности // Мат-лы обл. науч.-практ. конф.- Тюмень, 2002.- С. 135-138.
15. Ушаков А.В. Этапы становления сочетанности природных очагов зоонозов // Медицина и охрана здоровья: Мат-лы междунар. симпоз.- Тюмень, 2002.- С. 106.
16. Ушаков А.В. Основы сочетанности паразитарных систем и природных очагов зоонозов // Экологические основы сочетанности природных очагов эндемичных паразитозов в Западной Сибири.- Тюмень, 2001.- С. 19-42.
17. **Ушаков А.В. Сочетанность природных очагов зоонозов: современное состояние проблемы (обзор литературы) // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни.- 2004,- № 3.- С.43-48.**
18. Ушаков А.В. Сочетанные природные очаги инфекций и инвазий Тюменской области // Медико-биологические и экологические проблемы здоровья человека на Севере: Мат-лы Междунар. науч. конф.- Сургут, 2004.- С. 367-370.

19. Ушаков А.В. Сочетанные природные очаги туляремии, описторхоза и меторхозов в пойменно-речных геосистемах р. Конды // Развитие международ. сотрудничества в области изучения инфекционных болезней: Мат-лы междунар. конф.- Новосибирск, 2004.
20. Ушаков А.В. Экологический мониторинг сочетанных природных очагов описторхоза и туляремии в пойменно-речной геосистеме р. Конды // Современ. наукоёмк. технологии: Мат-лы заочн. электрон. конф. "Пробл. экологич. мониторинга".- 2005.- № 6.- С. 46-47.
21. Ушаков А.В. Сочетанные природные очаги зоонозов Тюменской области // Успехи современ. естествознания: Мат-лы 6-й науч. конф.- 2005.- № 10.- С. 81-82.
22. Ушаков А.В. Сочетанные природные очаги инфекций и инвазий Западной Сибири // Успехи современ. естествознания: Мат-лы конф., посв. 10-летию РАЕ.- М., 2006.- № 3.- С. 73-74.
23. Ушаков А.В. О сочетанности природных очагов зоонозов и сапронозов в полярных экосистемах Тюменской области // Мат-лы 13 Международ. конгресса по приполяр. медицине.- Новосибирск, 2006.- С. 222.
- 24. Ушаков А.В. Экологические основы сочетанности природных очагов трематодозов. 1. Однохозяйные и двуххозяйные популяционно-сочетанные очаги трематодозов в пойменно-речной экосистеме р. Конды // Мед. параз. и паразит. болезн.- 2006.- № 4.- С. 3-8.**
- 25. Ушаков А.В. Экологические основы сочетанности природных очагов трематодозов. 2. Системно-сочетанные очаги трематодозов в пойменно-речной экосистеме р. Конды // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни.- 2007.- № 1.- С. 3-8.**
- 26. Ушаков А.В., Степанова Т.Ф., Пекло Г.Н. Экологические основы сочетанности природных очагов лептоспироза, клещевого энцефалита и иксодовых клещевых боррелиозов в экосистемах подзоны северной лесостепи Тюменской области // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни.- 2007.- № 2.- С. 12-17.**

27. Ушаков А.В. Характер сочетанности природных очагов болезней // Мат-лы IX съезда Всерос. науч.-практ. общ. эпидем., микробиол. и паразитол.- М., 2007.- т. 3.- С. 231-232.
28. Ушаков А.В. Территориально-сочетанный и однохозяйные популяционно-сочетанные природные очаги трематодозов экосистемы р. Конды // Фундамент. исслед.: Мат-лы IV Междунар. науч. конф. Фундамент. и приклад. пробл. медиц. и биол.- 2007.- № 7.- С. 35.
- 29. Ушаков А.В. Сочетанность природных очагов клещевого энцефалита, иксодовых клещевых боррелиозов и лептоспироза в экосистемах северной лесостепи Тюменской области // Дальневост. журн. инфекц. патол.- 2007.- № 11.- С. 105-106.**
30. Ушаков А.В. Уровень и характер сочетанности природных очагов болезней // Успехи современного естествознания: Мат-лы III междунар. науч. конф. “Фундамент. и приклад. пробл. медиц. и биологии”.- 2007.- № 9.- С. 63-64.
31. Ушаков А.В. Об основах сочетанности природных очагов лептоспироза, клещевого энцефалита и иксодовых клещевых боррелиозов в экосистемах подзоны северной лесостепи Тюменской области // Актуальн. пробл. обеспеч. санитар.-эпидемиол. благополуч. населения: Мат-лы VII межрегион. науч.-практич. конф. с международ. участием.- Сб. статей в 2 т.- т. 1.- Омск, 2007.- С. 300-301.
32. Ушаков А.В. Сочетанность природных очагов омской геморрагической лихорадки и туляремии в различные периоды их функционирования в экосистемах лесостепной зоны Западной Сибири // Актуальн. аспекты паразитар. заболеваний в современ. период: Тезисы докл. Всероссийской конф.- Тюмень, 2008.- С. 220-223.
33. Ушаков А.В. Сочетанность природных очагов описторхоза и туляремии в различные периоды функционирования очага инфекции в пойменно-речной экосистеме р. Конды // Актуальн. аспекты паразитар. заболеваний в современ. период: Тезисы докл. Всероссийской конф.- Тюмень, 2008.- С. 224-225.
34. Ушаков А.В. Сочетанность природных очагов описторхоза и меторхозов в пойменно-речной экосистеме р. Конды // Актуальн. аспекты паразитар. заболеваний.

в современ. период: Тезисы докл. Всероссийской конф.- Тюмень, 2008.- С. 226-227.

35. Ушаков А.В. Сочетанность природных очагов болезней в экосистемах биоценозов Западной Сибири // Актуальн. пробл. сохран. здоровья населен. Сибири: Мат-лы VIII межрегион. науч.-практ. конф. с международ. участ.- Омск, 2008.- т. 1.- С. 402-405

36. Ушаков А.В. Ландшафтно-биоценологическая концепция сочетанности природных очагов болезней. Экологические условия, определяющие формирование абиотических и биотических основ сочетанности природных очагов болезней // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни.- 2009.- № 4.- С. 3-9.

37. Ушаков А.В. Сочетанные природные очаги вирусных, риккетсиозных и бактериальных инфекций в подзоне южной тайги Тюменской области // **Здоровье населения и среда обитания.- 2009.- № 7.- С. 36-39**

38. Ушаков А.В. Современное состояние проблемы сочетанности природных очагов болезней и перспективы её дальнейшего изучения // Актуальные проблемы природной очаговости болезней»: Мат-лы Всеросс. конф. с международ. участ., посвящ. 70-летию теории акад. Е.Н. Павловского о природной очаговости болезней.- Омск, 2009 г.- С. 141-142.

39. Ушаков А.В. Сочетанность природных очагов зоонозов и сапронозов в экосистемах субарктической и арктической тундры Тюменской области // Мат-лы обл. науч.-практ. конф., посв. 65-летию образов. госсанэпидслужбы Тюм. обл.- Тюмень, 2009.- С. 120-122.

40. Ушаков А.В. Ландшафтно-биоценологическая концепция сочетанности природных очагов болезней. Экологические факторы, определяющие формирование биотических и эпизоотических основ сочетанности природных очагов болезней // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни.- 2010.- № 1.- С. 3-10.

41. Ушаков А.В. Механизм формирования сочетанности природных очагов трематодозов и туляремии в пойменно-речной экосистеме р. Конды в раз-

личные периоды эпизоотической активности очага инфекции // Мед. параз. и паразит. болезни.- 2011.- № 3.- С. 15-20.

42. Ушаков А.В., Степанова Т.Ф. О сочетанности очагов биогельминтозов в ядрах и зонах выноса формирующих их очагов // Современные аспекты природ. очаговости болезней: Мат-лы Всерос. конф. с международ. участ.- Омск, 2011.- С. 130-131.
43. Ушаков А.В., Степанова Т.Ф. О сочетанности очагов биогельминтозов в пойменно-речной экосистеме р. Алабуги // Актуал. аспекты паразитар. заболеваний в современ. период: Тез. докл. Всерос. конф.- Ростов-на-Дону, 2011.- С. 191-195.
- 44. Ушаков А.В. Экологические условия и факторы, предопределяющие формирование экологических основ сочетанности очагов *Diphyllbothrium dendriticum* и *Triaenophorus nodulosus* в пойменно-речной экосистеме р. Ангары // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни.- 2012.- № 2.- с. 3-7.**
- 45. Ушаков А.В., Степанова Т.Ф. О видах сочетанных природных очагов болезней. Сообщение 1. Территориально-сочетанные очаги инфекций и инвазий // Здоровье населения и среда обитания.- 2012.- № 6.- С. 42-44.**
- 46. Ушаков А.В., Степанова Т.Ф. О видах сочетанных природных очагов болезней. Сообщение 2. Однохозяйные и двуххозяйные популяционно-сочетанные очаги инфекций и инвазий // Здоровье населения и среда обитания.- 2012.- № 7.- С. 22-24.**
- 47. Ушаков А.В., Степанова Т.Ф. О видах сочетанных природных очагов болезней. Сообщение 3. Системно-сочетанные и псевдосистемно-сочетанные очаги инфекций и инвазий // Здоровье населения и среда обитания.- 2012.- № 11.- С. 32-34.**
48. Ушаков А.В., Степанова Т.Ф. Проблема сочетанности природных очагов болезней и перспективы её дальнейшего изучения // Итоги и перспект. обеспеч. эпидемич. благополучия населен. Российской Федерации: Мат-лы X съезда Всерос. науч.-практ. общ-ва эпидемиол., микробиол. и паразитол.- 2012.- т. 2.- С. 206.
49. Ушаков А.В. Особенности формирования сочетанности природных очагов описторхоза и меторхозов // Итоги и перспект. обеспеч. эпидемич. благополучия

- населен. Российской Федерации: Мат-лы X съезда Всерос. науч.-практ. общ-ва эпидемиол., микробиол. и паразитол.- 2012.- т. 2.- С. 385.
50. Ушаков А.В. Отличие механизмов формирования сочетанности природных очагов описторхоза и туляремии в различные периоды эпизоотической активности очага инфекции // Итоги и перспект. обеспеч. эпидемич. благополучия населен. Российской Федерации: Мат-лы X съезда Всерос. науч.-практ. общ-ва эпидемиол., микробиол. и паразитол.- 2012.- т. 2.- С. 385-386.
51. Ушаков А.В., Степанова Т.Ф. Экологические условия, предопределяющие формирование абиотических основ сочетанности природных очагов болезней // Мат-лы науч.-практ. конф., посв. 90-летию образов. гос. санэпидслужбы РФ.- Тюмень, 2012.- С. 150-153.
52. Ушаков А.В., Степанова Т.Ф. Экологические условия, предопределяющие формирование биотических основ сочетанности природных очагов болезней // Мат-лы науч.-практ. конф., посв. 90-летию образов. гос. санэпидслужбы РФ.- Тюмень, 2012.- С. 154-158.
53. Ушаков А.В., Степанова Т.Ф. Экологические факторы, предопределяющие формирование биотических основ сочетанности природных очагов болезней // Мат-лы науч.-практ. конф., посв. 90-летию образов. гос. санэпидслужбы РФ.- Тюмень, 2012.- С. 159-163.
54. Ушаков А.В., Степанова Т.Ф. Экологические факторы, предопределяющие формирование эпизоотических основ сочетанности природных очагов болезней // Мат-лы науч.-практ. конф., посв. 90-летию образов. госсанэпидслужбы РФ.- Тюмень, 2012.- С. 164-167.
55. Ушаков А.В. Проблема сочетанности природных очагов болезней: современное состояние и перспективы её дальнейшего изучения // Актуальн. аспекты паразитар. заболеван. в соврем. период: Тез. докл. Всерос. конф.- Тюмень, 2013.- С. 170-174.
56. Ушаков А.В. Экологические основы сочетанности природных очагов болезней // Актуальн. аспекты паразитар. заболеван. в соврем. период: Тез. докл. Всерос. конф.- Тюмень, 2013.- С. 174-180.

57. Ушаков А.В. Закономерности формирования механизма пульсации природного очага описторхоза в пойменно-речной экосистеме р. Конды // Паразитология в изменяющемся мире: Мат-лы V съезда Паразитол. об-ва при РАН и Всерос. конф. с междунар. участ.- Новосибирск, 2013.- С. 199.
- 58. Ушаков А.В. Экологические основы и механизм пульсации природного очага описторхоза в сочетанном очаге описторхоз – туляремия // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни.- 2015.- № 2.- с. 10-15.**
59. Ушаков А.В. О сочетанности природных очагов паразитозов в зонах выноса очагов в экосистеме русла р. Алабуги (Казанский район Тюменской области) «Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями»: Мат-лы докл. науч. конф.- М., 2015.- вып. 16.- с. 446-449.