

РЕПТИЛИИ ФАУНЫ СССР КАК ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ
И РЕЗЕРВУАРНЫЕ ХОЗЯЕВА ГЕЛЬМИНТОВ

В. П. Шарпило

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР, Киев

Анализируется роль рептилий в циркуляции гельминтов. В жизненных циклах 11 видов рептилии выступают в роли промежуточных хозяев и являются резервуарными хозяевами для 56 видов. Рассматриваются различные аспекты участия рептилий в циркуляции гельминтов и в заражении дефинитивных хозяев. Высказывается точка зрения, что заражение через резервуарных хозяев — явление вторичное и связано с изменениями в трофических связях животных и в составе биоценозов в процессе их эволюционного развития.

В сложную систему циркуляции гетероксенных гельминтов наряду с другими позвоночными в качестве промежуточных и резервуарных хозяев вовлечены и рептилии. Сейчас можно уже достаточно уверенно говорить о том, что эта группа животных — реально существующее звено в циркуляции паразитических червей и без учета ее роли контролировать все каналы, по которым осуществляется в природе циркуляция многих видов паразитических червей, в том числе и ряда патогенных, не представляется возможным.

На территории СССР к настоящему времени у рептилий зарегистрированы личинки 67 видов гельминтов, представленных инвазионными стадиями трематод, цестод, акантоцефал и нематод, которые объединяются 8 отрядами, не менее чем 24 семействами и 36 родами. Если к этому добавить, что общая зараженность рептилий личинками по сравнению с другими наземными позвоночными очень высока и достигает 30% (см. таблицу), их широкое участие в циркуляции паразитических червей станет еще более очевидным.

Как промежуточные хозяева рептилии участвуют в жизненных циклах 11 видов гельминтов — представителей двух классов — трематод и цестод. При этом для 5 видов цестод сем. Dipylidiidae: *Diplopylidium acanthotetra*, *D. noelleri*, *D. skrjabini*, *Diplopylidium* sp. и *Joyeuxiella echinorchinchoides* — паразитов хищных млекопитающих — они служат облигатными промежуточными хозяевами. Только с обязательным участием рептилий завершаются жизненные циклы этих паразитов и обеспечивается само их существование как биологических видов. Для остальных 6 видов: трематод *Strigea strigis* и *S. sphaerula* и цестод *Cladotaenia cirsi*, *Mesocestoides lineatus*, *Mesocestoides* sp. I и II — паразитов врановых, хищных птиц и млекопитающих рептилии выступают в роли факультативных промежуточных хозяев, облигатными хозяевами являются амфибии и грызуны. И хотя роль рептилий при этом явно второстепенна, она не может сбрасываться со счета прежде всего из-за их высокой зараженности. Достаточно отметить, что метациркуляторами *S. strigis* и *S. sphaerula* обыкновенные ужи, например, обычно заражены на 100% при интенсивности инвазии до нескольких сот и даже тысяч экземпляров в одном хозяине.

Тем не менее, если судить по числу видов, роль рептилий как промежуточных хозяев в целом следует признать незначительной, особенно по сравнению с такими группами животных, как рыбы и даже амфибии.

В чем же причина того, что экологически широко дифференцированная и достаточно многочисленная в природе группа позвоночных, представленная

Зараженность пресмыкающихся фауны СССР личиночными формами гельминтов

| Пресмыкающиеся (семейство) | Исследо- вано (в экз.) | Заражено | | | | | | | | | |
|-------------------------------|------------------------------|----------|------|-------------|------|-----------|------|---------------------|------|------------|------|
| | | всего | | трематодами | | цестодами | | акантоце- фалами | | нематодами | |
| | | экз. | % | экз. | % | экз. | % | экз. | % | экз. | % |
| Черепашки | | | | | | | | | | | |
| Мягкотелые | 2 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Пресноводные | 129 | 2 | 1.6 | — | — | — | — | — | — | 2 | 1.6 |
| Сухопутные | 2 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Всего | 133 | 2 | 1.5 | — | — | — | — | — | — | 2 | 1.5 |
| Ящерицы | | | | | | | | | | | |
| Гекконовые | 154 | 61 | 39.6 | — | — | 34 | 22.1 | 21 | 13.6 | 16 | 10.4 |
| Агамовые | 508 | 140 | 27.5 | — | — | 42 | 8.3 | 38 | 7.5 | 103 | 20.3 |
| Варановые | 2 | 2 | — | — | — | 1 | — | 2 | — | 1 | — |
| Веретеницевые | 111 | 27 | 24.3 | — | — | 2 | 1.8 | 2 | 1.8 | 25 | 22.5 |
| Сцинковые | 97 | 26 | 27.4 | — | — | 2 | 2.1 | 14 | 14.7 | 14 | 14.7 |
| Ящерицы | 2152 | 418 | 19.4 | 3 | 0.1 | 40 | 1.9 | 151 | 7.0 | 265 | 12.3 |
| Всего: | 3024 | 674 | 22.3 | 3 | 0.1 | 121 | 4.0 | 228 | 7.5 | 424 | 14.0 |
| Змеи | | | | | | | | | | | |
| Слепозмейки | 23 | 1 | 4.3 | — | — | — | — | — | — | 1 | 4.3 |
| Удавы | 14 | 6 | 42.8 | — | — | 2 | 14.3 | 2 | 14.3 | 4 | 28.6 |
| Ужовые | 540 | 352 | 65.2 | 195 | 36.1 | 33 | 6.1 | 63 | 11.7 | 190 | 35.2 |
| Аспиды | 1 | 1 | — | — | — | 1 | — | — | — | — | — |
| Гадюки | 221 | 157 | 71.0 | 115 | 52.0 | 8 | 3.6 | 26 | 11.8 | 71 | 32.1 |
| Ямкоголовые | 28 | 13 | 46.4 | 5 | 17.9 | 3 | 10.7 | 3 | 10.7 | 5 | 17.9 |
| Всего | 827 | 530 | 64.1 | 315 | 38.1 | 47 | 5.7 | 94 | 11.4 | 271 | 32.8 |
| Итого | 3984 | 1206 | 30.3 | 318 | 8.0 | 168 | 4.2 | 322 | 8.1 | 697 | 17.5 |

Примечание. Таблица основана на результатах исследований автора.

в нашей фауне более чем 150 видами, используется в качестве промежуточных хозяев лишь небольшим числом видов паразитических червей?

Основная причина, как нам представляется, заключается в особенностях исторически сформировавшихся трофических связей различных животных с рептилиями, так как именно на основе этих связей происходит формирование системы паразит—хозяин у большинства гетероксенных видов гельминтов. При этом, как известно (Догель, 1947), промежуточными хозяевами обычно становятся такие виды животных, которые составляют основу пищи данного хозяина.

Проведенный под этим углом зрения анализ обширной литературы, касающейся трофических связей различных животных с рептилиями, показал, что, несмотря на достаточно широкое использование рептилий в пищу многими группами животных (в фауне СССР не менее 70 видов птиц, 25 видов млекопитающих и около 30 видов пресмыкающихся), ни у одной из этих групп, кроме нескольких специализированных видов — герпетофагов, рептилии не являются основным кормом. Подавляющее число животных использует рептилий лишь в качестве дополняющего и замещающего корма.

Видимо, на протяжении всей истории формирования современных сообществ исследуемого региона трофические связи с рептилиями у большинства консументов (потенциальных дефинитивных хозяев) не достигали уровня и степени постоянства, необходимых для их широкого вовлечения в циркуляцию паразитических червей в качестве биологически обязательного промежуточного звена. В пользу этого свидетельствует следующее. Все виды гельминтов, для которых рептилии служат облигатными промежуточными хозяевами, распространены только в самых южных районах страны, в зоне пустынь и полупустынь, где численность рептилий наиболее высока, период их активности охва-

тывает большую часть года и где они чаще становятся добычей различных животных. Несомненно, это не случайное совпадение, а отражение объективной закономерности, подтверждающей первостепенное значение трофических связей в рассматриваемом процессе.

Как бы там ни было, остается, однако, фактом то, что и рептилии как промежуточные хозяева играют вполне определенную роль в циркуляции гельминтов и служат источником инвазии этой группой паразитов птиц сем. Strigidae, Corvidae и Accipitridae и млекопитающих сем. Canidae и Felidae.

В качестве резервуарных хозяев рептилии фауны СССР участвуют в жизненных циклах 56 видов гельминтов, включающих представителей 4 классов — трематод, цестод, акантоцефал и нематод. Приводим их список. Trematoda — *Codonnocephalus urnigerus*, *Alaria alata*, *Neodiplostomum spathoides*, *N. major*, *Paracoenogonimus ovatus*; Cestoda — *Spirometra erinaceieuropaei*; Acanthocephala — *Hemiechinoma* sp., *Lucheia adlucheia*, *Corynosoma strumosum*, *Prosthorhynchus transversus*, *Centrorhynchus aluconis*, *C. lesiniformis*, *C. spinosus*, *Centrorhynchus* sp., *Sphaerirostris teres*, *Sphaerirostris* sp., *Gordiorhynchus clitorideus*, *Mediorhynchus papillosus*, *Moniliformis moniliformis*, *Oligacanthorhynchus* sp., *Macracanthorhynchus catulinus*; Nematoda — *Eustrongylides excisus*, *Filaroididae* gen. sp. I и II, *Ascarididae* gen. sp., *Anisakis schupakovi*, *Contracaecum microcephalum*, *C. spiculigerum*, *Contracaecum* sp., *Spiroxys contortus*, *Ascarops strongylina*, *Physocephalus sexalatus*, *Spirocera lupi*, *Vigisospirura potekhini*, *Habronema* sp., *Tetrameres* sp., *Streptocara crassicauda*, *Gongylonema* sp., *Rictularia* sp., *Physaloptera clausa*, *Physaloptera* sp. I и II, *Physalopteridae* gen. sp., *Agamospirura agkistrodonis*, *A. biruchi*, *A. lenkoranensis*, *A. longioesophaga*, *A. magna*, *A. natricis*, *A. paramacracanthis*, *A. phrynocephali*, *A. punctata*, *A. tigrina*, Nematoda gen. sp. I и II.

Как резервуарные хозяева рептилии несомненно уникальны: в фауне СССР нет других позвоночных, которые могли бы конкурировать с ними ни по таксономическому разнообразию личинок, ни по зараженности ими.

В основе разнообразия и высокой зараженности рептилий (резервуарных хозяев) личинками лежит широкое перекрытие их «спектров питания» с таковыми других позвоночных, в частности птиц (Богданов, 1965). Именно перекрытие спектров питания открывает доступ в организм рептилий разнообразному и многочисленному составу личинок не свойственных им гельминтов. Постепенно накапливаясь в организме рептилий, личинки проявляют способность сохраняться здесь, не теряя инвазионности, в течение долгого времени, вплоть до нескольких лет (Назарова, 1963; Савинов, 1969; Шарпило, 1975; Нобмаг, 1941, и др.) (см. рисунок). Этому способствует не только значительная продолжительность индивидуальной жизни рептилий, намного превышающая таковую промежуточных хозяев, особенно членистоногих, но, по-видимому, в меньшей степени и их пойкилотермность.

Основными источниками инвазии рептилий — резервуарных хозяев — личинками служат беспозвоночные (преимущественно членистоногие) — промежуточные хозяева, от которых рептилии заражаются не менее чем 30 видами (53.5% от общего числа). На долю позвоночных (амфибий и рыб) как источника инвазии приходится 17 (26.8%) видов. Источники заражения остальными видами личинок остаются неустановленными, однако можно предполагать, что таковыми для большинства из них также являются членистоногие. Наряду с «внешними» источниками инвазии существуют и «внутренние» — заражение одних видов или групп рептилий от других. Наблюдениями в природе и экспериментами установлено, в частности, что змеи-заурофаги заражаются личинками в основном или даже исключительно от ящериц — энтомофагов. Этим, кстати, хорошо объясняется высокая зараженность некоторых змей цистакантами родов *Centrorhynchus* и *Sphaerirostris* и некоторыми личинками нематод, промежуточными хозяевами которых являются насекомые.

Оценивая роль рептилий — резервуарных хозяев — в заражении дефинитивных хозяев, отметим, что она неоднозначна. В числе паразитирующих у них личинок имеются виды: *Corynosoma strumosum*, *Anisakis schupakovi*, *Moniliformis moniliformis* (паразиты млекопитающих сем. Phocidae, Otariidae, Sciuridae), *Prosthorhynchus transversus*, *Streptocara crassicauda* (паразиты птиц сем. Anatidae)

и Turdidae) и другие, заразиться которыми дефинитивные хозяева не могут из-за отсутствия трофических связей с рептилиями. Все эти личинки, попав в организм рептилий из промежуточных хозяев — рыб и членистоногих, практически выпадают из циркуляционного русла и оказываются в своеобразной

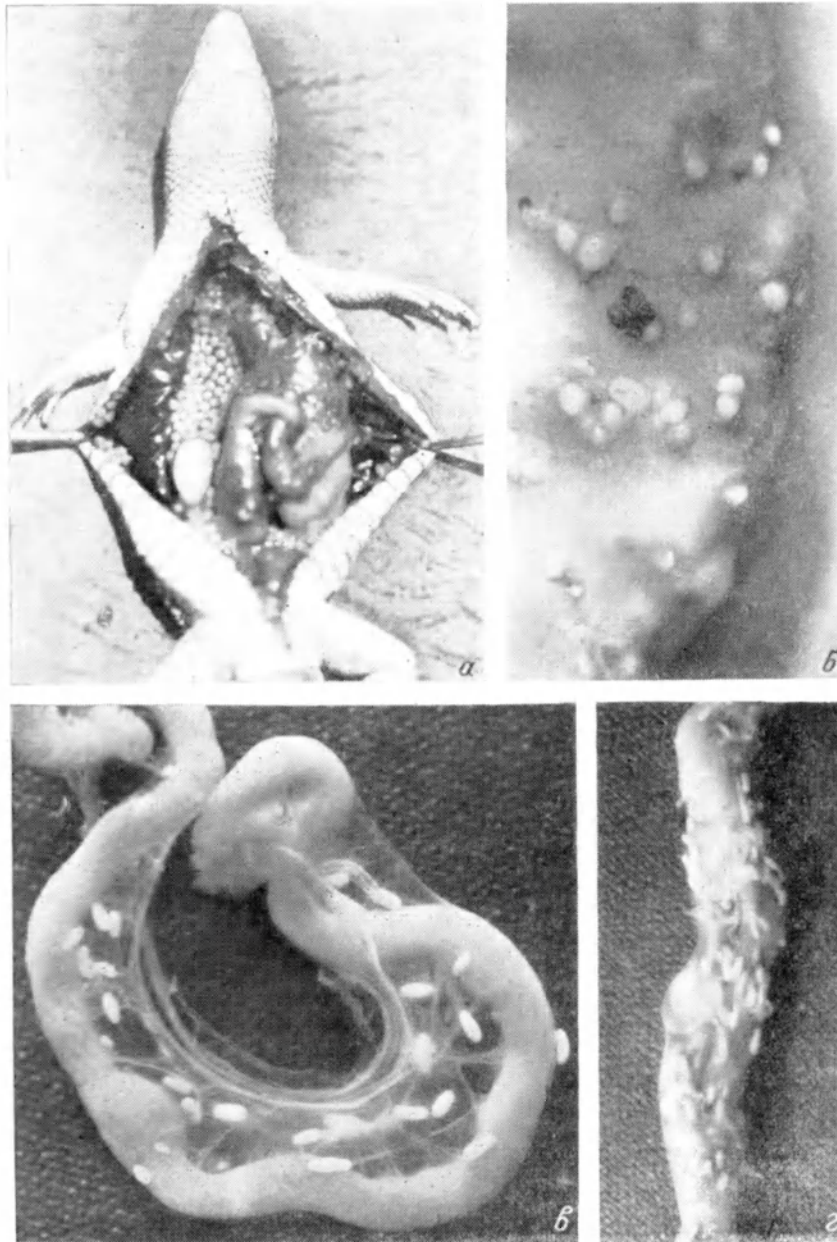


Рис. Примеры зараженности рептилий личинками гельминтов.

a — тетраиридии *Mesocestoides lineatus* в полости тела змееголовки; *б* — цистицеркоиды *Diplopylidium noelleri* на наружной стенке кишечника каспийского геккона; *в* — цистаканты *Centrorhynchus aluconis* на брыжейке поперечнополосатого полоза; *г* — цистаканты *Centrorhynchus* sp. на наружной стенке кишечника поперечнополосатого полоза.

ловушке. В этом проявляется роль рептилий как элиминаторов инвазионных стадий гельминтов. Элиминационная роль рептилий распространяется, вероятно, на более широкий круг личиночных форм, однако судить об этом можно будет в полной мере после установления видовой принадлежности личинок, остающихся еще неидентифицированными (группа *Agamospiruga* и др.).

Наряду с вышеперечисленными среди личинок, обнаруженных у рептилий, имеется ряд видов: *Alaria alata*, *Spirometra erinacei europaei*, *S. lupi*, *Vigisospirura potekhini*, *Macracanthorhynchus catulinus* (паразиты млекопитающих сем. Canidae, Felidae, Mustelidae), *Neodiplostomum spathoides*, *N. major*, *Centrorhynchus aluconis*, *C. spinosus*, *Mediorhynchus papillosus*, *Sphaerirostris teres* (паразиты птиц сем. Accipitridae, Falconidae, Strigidae и Corvidae) и другие, возможность заражения которыми дефинитивных хозяев от рептилий не вызывает сомнения. В этом нетрудно убедиться, приняв во внимание место, которое занимают рептилии в пищевом балансе дефинитивных хозяев данных паразитов. Так, у млекопитающих (лисица, шакал, енотовидная собака) — хозяев *Alaria alata*, *Spirometra erinacei europaei*, *Macracanthorhynchus catulinus* и других в зависимости от состояния их кормовой базы и других причин на долю рептилий может приходиться от 0.7 до 48% (Руковский, 1950; Корнеев, 1954; Обтемперанский, 1956; Ишунин, 1968; Палваниязов, 1974, и др.). В пище птиц (сарычи, орлы, некоторые соколы, сычи) — хозяев *Neodiplostomum spathoides*, *N. major*, *Centrorhynchus aluconis* и других — от 0.4 до 100% (Шварц, 1947; Гибет, 1960; Козлов, 1960; Рябов, 1969; Сухинин, 1971, и др.).

Участие рептилий — резервуарных хозяев — в заражении дефинитивных хозяев перечисленными видами гельминтов, следовательно, вполне реально. Более того, в заражении такими видами, как *Macracanthorhynchus catulinus*, *Spirocercas lupi* и другие, рептилиям наряду с другими резервуарными хозяевами принадлежит несомненно ведущая роль (Рыжиков, 1954; Шарпило, 1979).

Являясь непосредственным источником заражения дефинитивных хозяев, рептилии одновременно служат звеном в передаче личинок рассматриваемых здесь видов другим компонентам биоценоза — резервуарным хозяевам более высокого трофического уровня. Предпосылкой к этому служит способность личинок к пассажам, в том числе многократным, от одного резервуарного хозяина к другому (Шарпило, 1965; Савинов, 1969; Рыженко, 1969). В результате в биоценозе формируется своеобразная сеть (или система, по Савинову, 1969) резервуарных хозяев, включающая нередко десятки видов различных животных, благодаря которым создаются многочисленные дополнительные каналы инвазии дефинитивных хозяев. Именно такими каналами, придающими надежность и устойчивость всей эпизоотологической цепи, обусловлено широкое распространение *Alaria alata* — одного из наиболее обычных паразитов хищных млекопитающих сем. Canidae нашей фауны.

Таким образом, рептилии фауны СССР как резервуарные хозяева участвуют в циркуляции нескольких десятков видов гельминтов — паразитов птиц сем. Accipitridae, Falconidae, Corvidae, Strigidae, Ardeidae, Anatidae, Turdidae и млекопитающих сем. Canidae, Felidae, Mustelidae, Sciuridae, Suidae, Bovidae, Phocidae и Otariidae и вместе с другими компонентами биоценозов — резервуарными хозяевами — обеспечивают широкое распространение и высокую численность одних видов паразитических червей и служат ловушками для других.

Как видно на примере рептилий — резервуарных хозяев, роль хозяев этой категории в циркуляции паразитических червей довольно многогранна, о чем свидетельствуют и данные Савинова (1969), касающиеся изучения путей циркуляции мезоцеркарий *Alaria alata*. Здесь мы хотели бы обратить внимание еще на один аспект, связанный с участием резервуарных хозяев в освоении гельминтами новых дефинитивных хозяев в процессе исторического преобразования биоценозов.

При анализе путей заражения животных гельминтами нетрудно заметить, что в ряде случаев заражение дефинитивных хозяев осуществляется в основном или почти исключительно через резервуарных хозяев. Мы уже отмечали, что именно этим путем осуществляется заражение такими видами, как *Macracanthorhynchus catulinus* и *Spirocercas lupi*. Благодаря резервуарным хозяевам (брюхоногие моллюски) становится возможным интенсивное заражение нрыковых уток цестодами рода *Microsomacanthus* (Ryśavy, 1961; Спасская, 1966). Практически только через резервуарных хозяев (рыбы) происходит заражение плотоядных многими видами нематод отряда Dioctophymidea (Карманова, 1968). Важную или даже основную роль играют резервуарные хозяева и в за-

ражении кунных нематодами семейств Crenosomatidae, Filaroididae и др. (Контримавичус, 1969). Список подобных примеров можно значительно расширить.

Такой нестандартный путь заражения дефинитивных хозяев от резервуарных (а не промежуточных!) представляет, вероятно, вторичное явление. И связан он несомненно с биоценоотическими процессами — изменением трофических связей животных и состава биоценозов в процессе их эволюционного развития. Только так, с нашей точки зрения, можно объяснить отклонение направления потока инвазионных личинок от основного русла, а затем и полное его переключение на дополнительные каналы (Шарпило, 1979). В связи с этим нам кажется возможным рассматривать дефинитивных хозяев, заражение которых постоянно осуществляется только или в основном через резервуарных хозяев, вторичными, вклинившимися в жизненные циклы указанных видов гельминтов уже после того, когда система гельминт — первичный хозяин была сформирована.

Таковыми хозяевами следует, по-видимому, считать нырковых уток — хозяев цестод *Microsomacanthus*, заражающихся, как отмечалось, в основном от резервуарных хозяев — брюхоногих моллюсков. Эволюционное становление этих цестод шло, видимо, в связи с представителями рода *Anas*, их первичными хозяевами, у которых, в отличие от нырковых уток, хорошо развит цедильный аппарат, позволяющий отфильтровывать планктон, в том числе и промежуточных хозяев этих цестод — ракообразных.

К вторичным хозяевам *Macracanthorhynchus catulinus* и *Spirocerca lupi* следует, по-видимому, отнести таких хищников, как лисица, шакал, собака и другие, основным источником инвазии которых служат позвоночные, в том числе и рептилии — резервуарные хозяева. Заражение указанных хозяев от насекомых — промежуточных хозяев — маловероятно или крайне ограничено. Первичными хозяевами этих паразитов были, по-видимому, какие-то более мелкие насекомоядные хищники такие, как корсак, в пище которого насекомые занимают одно из главных мест.

Вероятно, вторичными являются и все ныне существующие хозяева нематод *Dioctophyme renale* — паразита хищных плотоядных. Заражение хищников этим паразитом непосредственно от водных олигохет — промежуточных хозяев возможно лишь теоретически. Основной источник их инвазии — резервуарные хозяева — рыбы (Карманова, 1968). Нам представляется, что становление *D. renale* как вида шло с участием каких-то ныне уже вымерших животных, связанных с водной средой, для которых олигохеты были по крайней мере частью корма или систематически попадали в их организм с другой пищей или водой. Судя по величине этого паразита (самки достигают метровой длины), ими могли быть достаточно крупные животные. Крайняя патогенность его для современных облигатных хозяев лишь подчеркивает относительную молодость новой системы паразит—хозяин. Способность *D. renale* инвазировать не только плотоядных, но и других животных — факультативных хозяев, а также человека, подтверждая экологическую пластичность данного паразита, делает вполне реальным предположение о возможности его перехода от одних хозяев к другим.

В приведенных выше случаях мы сталкиваемся с переходом гельминтов к новым хозяевам, что обусловлено участием в этом процессе резервуарных хозяев. Реальность этого явления как такового принимается рядом исследователей (Контримавичус, 1969; Скрябина, 1974; Ивашкин, 1978; Кеннеди, 1978; Odening, 1965, и др.). Подтверждено оно и неоспоримыми данными, полученными при акклиматизации животных (Ломакин, 1974). Виды гельминтов, у которых имеются резервуарные хозяева, получают в этой связи дополнительные преимущества. Видимо, неслучайно явление резервуарного паразитизма широко распространено у различных групп паразитических червей и, следовательно, активно поддерживается естественным отбором.

Как можно заключить из приведенных данных, циркуляция гельминтов в структурно-функциональном отношении представляет собой сложный динамичный процесс, опирающийся не только на промежуточных, но в меньшей мере на резервуарных хозяев. При участии последних формируются дополнительные каналы, по которым нередко к дефинитивным хозяевам направляется

большая часть или даже весь поток инвазионных личинок от промежуточных хозяев и создаются своеобразные дублирующие системы (Шарпило, 1979). Благодаря им ряд видов гельминтов смог, по-видимому, сохраниться на протяжении значительных исторических периодов и дойти до нашего времени из других геологических эпох, несмотря на элиминацию естественным отбором первичных дефинитивных хозяев.

Дальнейшее изучение путей и закономерностей циркуляции гельминтов с участием резервуарных хозяев, динамики этого процесса и биоценологических регулирующих механизмов имеет несомненный теоретический и практический интерес. Рептилии как резервуарные хозяева в связи с разнообразным составом паразитирующих у них личинок могут служить для этого удобной модельной группой животных.

Литература

- Богданов О. П. Экология пресмыкающихся Средней Азии. Ташкент, Наука, 1965. 213 с.
- Гибет Л. А. Численность хищных птиц и ее связь с грызунами в степной зоне Северного Казахстана. — В кн.: Орнитология. Вып. 3. М., Наука, 1960, с. 278—291.
- Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л., Учпедгиз, 1947. 371 с.
- Ивашкин В. М. Замещение хозяев в жизненных циклах нематод позвоночных. — В кн.: Научные и прикладные проблемы гельминтологии. М., Наука, 1978, с. 43—48.
- Ишунин Г. И. Гибель пресмыкающихся от хищников в Узбекистане. — В кн.: Герпетология Средней Азии. Ташкент, Изд-во ФАН, 1968, с. 51—60.
- Карманова Е. М. Диоктофимидеи животных и человека и вызываемые ими заболевания. — В кн.: Основы нематодологии. Т. 20. М., 1968. 259 с.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология. М., Мир, 1978, 230 с.
- Козлов Н. П. Питание и численность степных птиц в засушливых районах Ставрополья. — В кн.: Орнитология. Вып. 3. М., Наука, 1960, с. 270—277.
- Контримавичус В. Л. Гельминтофауна кунных и пути ее формирования. М., Наука, 1969. 430 с.
- Корнеев А. П. Енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* на Украине. — Тр. Зоол. музея Киев. ун-та, 1954, № 4, с. 13—72.
- Ломакин В. В. Эколого-фаунистический анализ нематод рыб Каспийского моря. — Тр. ГЕЛАН, 1974, т. 26, с. 86—96.
- Назарова Н. С. Экспериментальные данные по перезаражению различных животных личинками нематоды *Spigocerca lupi*. — В кн.: Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними. М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 238—240.
- Обтемперанский С. И. Сравнительный анализ питания енотовидной собаки, лисы и барсука в Воронежской обл. — Бюл. о-ва естествоиспыт. при Воронеж. ун-те, 1956, т. 10, с. 97—100.
- Палванизов М. Хищные звери пустынь Средней Азии. Нукус, 1974. 319 с.
- Руковский Н. Н. Материалы по питанию енотовидной собаки в Астраханской области. — Бюл. МОИП, 1950, т. 55, вып. 5, с. 33—34.
- Рыженко Г. Ф. Биология и морфология *Spirometra erinacei-europei* (Rudolphi, 1819) — возбудителя спирометроза и спарганумоза животных и человека. — Автореф. канд. дис. М., 1969. 21 с.
- Рыжиков К. М. Резервуарный паразитизм у гельминтов. — Тр. ГЕЛАН, 1954, т. 7, с. 200—214.
- Рябов В. Ф. Биология питания степного орла и курганника в Северо-Западном Казахстане. — В кн.: Орнитология в СССР. Ч. 2. Ашхабад, Ылым, 1969, с. 71—86.
- Савинов В. А. Системы резервуарных хозяев гельминтов. — Уч. зап. Калинин. пед. ин-та, 1969, т. 67, с. 55—86.
- Скрябина А. С. Гельминты осетровых рыб. М., Наука, 1974. 168 с.
- Спасская Л. П. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М., Наука, 1966. 659 с.
- Сухинин А. Н. Экология сов и хищных птиц Бадхыза. Ашхабад, Ылым, 1971. 101 с.
- Шарпило В. П. О способности акантелл рода *Centrorhynchus* (*Acanthocephala*, *Gigantorhynchidae*) к прохождению через резервуарных хозяев. — Матер. к науч. конф. ВОГ. Ч. 4. М., 1965, с. 312—317.
- Шарпило В. П. Экспериментальное изучение продолжительности жизни инвазионных личинок гельминтов в резервуарных хозяевах. — В кн.: Матер. 7-й конф. паразитологов УССР. Ч. 2. Киев, 1975, с. 264—266.
- Шарпило В. П. О биологической сущности резервуарного паразитизма и его значения в эволюции жизненных циклов гельминтов. — Вест. зоол., 1979, № 1, с. 3—13.
- Шварц С. С. Специализация в отношении пищевого режима у степной пустельги. — Природа, 1947, № 8, с. 66—67.
- Hobmaier M. Description and extramammalian life of *Crenosoma mephitidis* n. sp. (Nematoda) in skuns. — J. Parasitol., 1941, N 3, p. 229—232.
- Odening K. Der Lebenszyklus von *Neodiplostomum spathoides* Dubois (Trematoda, Strigeidae) im Raum Berlin nebst Beiträgen zur Entwicklungsweise verwandter Arten. — Zool. Jahrb. Syst., 1965, Bd 32, S. 559—551.
- Ryšavý B. Vyuvojevý cyklus tasemnice *Dicranotaenia coronula* (Dujardin, 1845) Railliet, 1892 (Cestoidea, Hymenolepididae). — Zool. Listy, 1961, vol. 10, N 2, p. 97—100.

REPTILES OF THE FAUNA OF THE USSR, INTERMEDIATE
AND RESERVOIR HOSTS OF HELMINTHS

V. P. Sharpilo

S U M M A R Y

A role of reptiles in the circulation of helminths is analysed. Reptiles serve as intermediate hosts for 11 species of trematodes and cestodes and as reservoir hosts for 56 species of trematodes, cestodes, nematodes and acanthocephalids. A participation of reptiles in the circulation of helminths and in the infection of definitive hosts is considered. The infection through reservoir hosts is assumed to be a phenomenon of secondary order stipulated by changes in the trophic links of animals and by changes in the composition of biocoenoses during their evolutionary development.
