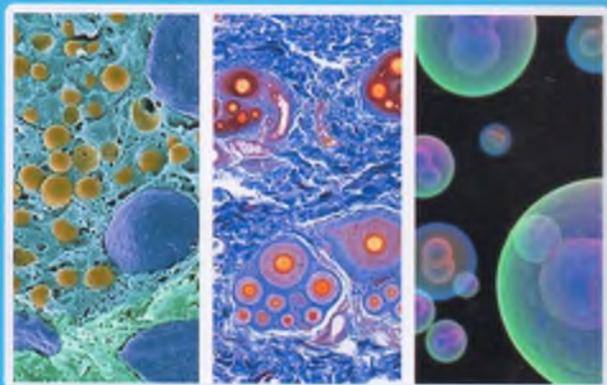


55.1
A-18

АБРАМАТОВ М. Б., КУЧБОЕВ А. Э.

**НЕМАТОДЫ РОДА *HAEMONCHUS*
(NEMATODA: TRICHOSTRONGYLIDAE):
МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И
МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ПОДХОДЫ К ИХ
ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ**



УДК 595.132.7.

ББК 55.1

А 18

Абраматов М. Б., Кучбоев А. Э. Нематоды рода Haemonchus (Nematoda: Trichostrongylidae): морфологические и молекулярные подходы к их дифференциации. Монография. – 2019 г. – 100 стр.

Выполненная работа представляет комплекс целенаправленных исследований, а полученные результаты значительный вклад в теоретическую и прикладную гельминтологию. Результаты морфологических и молекулярно-генетических исследований гемонхов могут использоваться при изучении и определении других групп паразитов. Это вносит определенный вклад в решение ряда проблем, связанных с молекулярной диагностикой и контролем патогенных нематод домашних животных в естественных биоценозах Узбекистана.

Материалы монографии могут быть использованы в теоретической и прикладной зоологии, экологии и соответствующих лекционных курсах по общей паразитологии и гельминтологии в высших учебных заведениях, лицеях и колледжах, а также ветеринарной службе.

Под общей редакцией академика Академии наук Республики
Узбекистан Д. А. Азимова.

Рецензенты:

Рузиев Б. Х. – кандидат биологических наук, доцент КарГУ.
Тангиров Х. Т. – кандидат биологических наук, доцент ТерГУ.

Материалы монографии заслушаны и одобрены на заседании кафедры Экология и почвоведения (протокол № 3 от 26 сентября 2019 г.), на заседании Совета факультета Естественный науки (протокол № 2 от 27 сентября 2019 г.) и на заседании Совета Термезского государственного университета (протокол № 3.5.1 от 15 октября 2019 г.).

© М. Абраматов, А. Кучбоев, 2019 год.

© Издательство "Насаф", 2019 год.

ISBN 978-9943-18-253-0

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Животноводство в Узбекистане является одной из ведущих отраслей народного хозяйства. Получаемые продукты занимают большой удельный вес в товарах широкого потребления.

В настоящее время, из-за распространения ряда паразитарных болезней, в животноводческих хозяйствах имеет место снижение ряда количественных и качественных показателей. Одним словом, комплекс паразитов оказывают негативные воздействия на развитие животноводства во всех регионах Узбекистана.

Следует отметить, что стимулом для развития животноводства стали постановления Президента Республики Узбекистан от 23 марта 2006 года № ПП-308 «О мерах по стимулированию увеличения поголовья скота в личных подсобных, дехканских и фермерских хозяйствах» и от 21 апреля 2008 года № ПП-842 «О дополнительных мерах по усилению стимулирования увеличения поголовья скота в личных подсобных, дехканских и фермерских хозяйствах и расширения производства животноводческой продукции». В связи с этим первостепенной задачей является изучение современного эпизоотического состояния по гельминтозам и разработка эффективных мер борьбы и профилактики заболеваний.

Нематоды рода *Haemonchus* Cobbold, 1898 паразитируют в сычуге жвачных животных и широко представлены в наземных экосистемах Узбекистана [1, 2, 8, 19, 21, 26, 27, 31, 34, 46]. Тем не менее до настоящего времени не сложилось единого мнения о валидности видов, рассматриваемого рода [2, 10, 12, 37, 38, 39, 40, 67, 72, 106, 107, 113, 119, 128, 131, 153, 166, 167, 173]. Различные версии о валидности видов *H. contortus* и *H. placei* высказывались авторами на основе использования морфологических и цитологических методов исследования.

Дискуссиями о валидности гемонхов авторы предлагают проведение соответствующих исследований с использованием морфологических и молекулярно-генетических методов. Кроме того, необходимость выяснения механизмов адаптации паразита к изменяющимся условиям среды их обитания и функцио-

нальных взаимосвязей между партнерами, представляют чрезвычайный интерес для оптимизации методов и разработки средств профилактики заболевания.

Вопросы морфологии и таксономии нематод рода *Haemonchus* Cobbold, 1898 и их метаболические процессы в системе «паразит-хозяин» еще недостаточно изучены. В доступной нам литературе сведений о структуре популяции и других особенностях экологии, рассматриваемых нематод, вообще отсутствовали. Кроме того недостаточно изучен мониторинг эпизоотического процесса при гемонхозе животных. А имеющиеся материалы по этим вопросам значительно устарели [2, 21, 31].

Настоящая работа выполнена в соответствии с государственной программой прикладных научных исследований ФА-А10-ТО36 «Разработка современных методов и средств борьбы с паразитарными болезнями сельскохозяйственных и охотничье-промысловых животных» (2009-2011гг.).

Цель исследования. Целью настоящей работы является комплексное исследование сравнительной морфологии и молекулярной таксономии нематод рода *Haemonchus* Cobbold, 1898, а также изучение функциональных и метаболических процессов партнеров в системе «паразит-хозяин» в биогеоценозах Узбекистана.

Задачи исследования:

- изучение сравнительной морфологии видов нематод рода *Haemonchus*;
- исследование молекулярно-генетических аспектов дифференциации гемонхов *H. contortus* и *H. placei* на основе нуклеотидных последовательностей второго внутреннего спейсера (ITS-2) рибосомальной ДНК;
- изучение функциональных взаимоотношений рода *Haemonchus* в системе «паразит-хозяин»;
- определение особенностей аэробного и тканевого дыхания нематод *H. contortus* в условиях *in vitro*;
- изучение мониторинга эпизоотического процесса при гемонхозе животных и разработка оптимальных принципов борьбы и профилактики инвазии.

Объект и предмет исследования. Объекты исследований нематоды рода *Haemonchus*, домашние жвачные животные и

антгельминтные препараты. Предмет исследований — определение токсонимической структуры, динамики развития и численности инвазии, изучение физиолого-биохимических и молекулярно-генетических аспектов нематод, мониторинг эпизоотического процесса и оптимизация методов борьбы и профилактики гемонхоза животных.

Методы исследования. В работе использованы гельминтологические, экологические, зоологические, молекулярно-генетические и физиолого-биохимические методы.

Научная новизна. На основе морфологических и молекулярно-генетических исследований выяснена валидность двух видов гемонхов *Haemonchus contortus* и *Haemonchus placei* паразитирующих у овец и крупного рогатого скота. При сравнении нуклеотидов спейсерных участков гена рибосомальной ДНК между *H. contortus* и *H. placei* обнаружено различие 2,6 % в нуклеотидной последовательности, что показывает их различия. Выяснены эколого-функциональные взаимоотношения рода *Haemonchus* в системе «паразит-хозяин». В сравнительном аспекте изучено аэробное и тканевое дыхание нематод *Haemonchus contortus* и *Parabronema skrjabini* и определена активность ферментов дыхательной цепи митохондрии. Проведен мониторинг эпизоотического процесса при гемонхозе животных и оптимизированы методы и принципы профилактики инвазии.

Научная и практическая значимость результатов исследования. Выполненная работа представляет комплекс целенаправленных исследований, а полученные результаты — значительный вклад в теоретическую и прикладную гельминтологию. Результаты морфологических и молекулярно-генетических исследований гемонхов могут использоваться при изучении и определении других групп паразитов. Это вносит определенный вклад в решение ряда проблем, связанных с молекулярной диагностикой и контролем патогенных нематод домашних животных в естественных ценозах Узбекистана.

Материалы монографии могут быть использованы в теоретической и прикладной зоологии, экологии и соответствующих лекционных курсах по общей паразитологии и гельминтологии в высших учебных заведениях, лицеях и колледжах, а также ветеринарной службе.

ГЛАВА 1. АСПЕКТЫ ИЗУЧЕННОСТИ НЕМАТОД РОДА *HAEMONCHUS* SOBOLD, 1898-ЭНДОПАРАЗИТОВ ЖВАЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

К роду гемонхов К. И. Скрябин и др. [44] отнесли 12 видов. На территории СНГ у домашних жвачных животных зарегистрировано три вида *Haemonchus contortus* Rudolphi, 1803, *H. longistipes* Railliet et Henry, 1909 и *H. tataricus* Evranova, 1940.

К первому виду L.J. Almeida [58] причислил и самок, описанных как *H. atectus* Lebedev, 1929, *H. pseudocontortus* Lebedev, 1929 и *H. fuhrmani* Kamensky, 1929. Он считал что по изменчивым превульвальным кутикулярным образованиям дифференцировать гемонхов невозможно. Эти же авторы причислили к *H. contortus* и гемонхов, описанных как *Strongylus placei*, 1893 (= *H. placei*). Однако, F.H.S. Roberts et al. [166], на основании опытов пришли к выводу что у домашних жвачных Австралии паразитируют *H. contortus* и *H. placei*. По данным австралийских исследователей у первого вида спикулы короче и составляют 0.440 мм, крючки правой и левой спикул находятся от их дистальных концов, соответственно на 0.044 и 0.024 мм. Длина придатка полового конуса превышает его ширину в 1.5 раза. Инвазионные личинки длиной 0.760 мм.

По данным F.H.S. Roberts et al. [166] у овец 93.8% самок имели языкообразный превульвальный клапан и кроме того регистрировались другие типы самок. Все отнесены к виду *H. contortus*.

У крупного рогатого скота доминировали самки (93.3%) с шишковидным выпячиванием в области вульвы. Были выявлены и другие типы самок которые отнесены к *H. placei*.

K.C. Bremner [72] выяснил что *H. placei* достигает половозрелой стадии на 11 сутки, т. е. дольше чем *H. contortus*. В 1955 году он сообщил что у самцов обеих видов число хромосом одинаково ($2n=11$), но у *H. contortus* они более чем в 2 раза короче хромосом *H. placei*.

В. Д. Певнева [37] выявила такое же число хромосом у самцов гемонхов домашних жвачных на территории бывшего СССР, тогда как у тех же видов самцов от овец на территории США,

Threlkeld W.L., Henderson M.E. [188] обнаружили всего $2n=9$ хромосом.

По данным Н. Herlich et al. [113] в Алабаме (США) у крупного рогатого скота преобладали самки типов D и E (79%), а у овец доминировали самки типов A, B, C (64%)-го Н. Madsen., J.H. Whitlock [137] выявили в опытах с гемонхами овец на территории штата Нью-Йорк, преобладание «гладкотелых» самок (тип F) и наибольшее число самок, отнесенных F.H.S. Roberts et al. [166] к типам A или B. В штате Кентукки J.H. Drudge et al. [99] у овец обнаружили самок типов A, B и C (66%) перестановит. Это дало авторам основание считать что найденные ими гемонхи занимают промежуточное положение между *H. contortus* и *H. placei*.

П. Даскалов [10] считает что отличительные признаки, выявленные австралийскими учеными у «овечьих» и «бычьих» гемонхов во многом совпадают, а поэтому их нельзя использовать при определении обнаруженных стронгилят. Для этого П. Даскалов рекомендует учитывать различия в строении дистальных концов спикул гемонхов. Он полагает, что у *H. placei* они изогнуты слегка вправо, а наружный край от крючка до кончика левой спикулы выпуклый, тогда как у *H. contortus* спикулы прямые. Наружная сторона от крючка до кончика левой спикулы вогнута. Он утверждает что у самок *H. placei* большинство спикул имеют язычкообразный клапан. Регистрируются особи с полусферическим выростом сбоку от вульвы, а у *H. contortus* преобладают самки с полусферическим выростом. Кроме того встречаются и другие типы самок как и у *H. placei*.

П. Даскалов [11, 12] описывая *H. placei* отмечает, что в Болгарии телята поражаются именно этим видом, а у взрослого крупного рогатого скота-преобладает *H. contortus*. У овец регистрируется смешанная инвазия. При этом у ягнят и взрослых овец они встречаются почти в одинаковых количествах.

П. Даскалов [13, 15] утверждает, что в Болгарии кроме «овечьих» и «бычьих», имеется еще и «козий» тип гемонхов. Особи «козьих» типов крупнее первых двух и имеют более длинные спикулы (в среднем 0.474 мм).

Он выявил и другие биологические различия между гемонхами овец и крупного рогатого скота. Им доказано, что в организме козлят самки *H. contortus* с самцами *H. placei* не скрещиваются и установлена плохая приживаемость в организме ягнят и козлят половозрелых особей *H. placei* и *O. ostertagi*. При этом хорошо развиваются как личинки так и взрослые формы *H. contortus*. Исследования автора свидетельствуют о том что между названными выше двумя видами имеются существенные морфологические, метрические и биологические различия. Тем не менее в его материалах часть особей обеих полов, занимала как бы промежуточное положение между «овечьими» и «бычьими» гемонхами и не могло быть уверенности отнести их к одному из названных видов.

S. Patyk [154] подтвердил прежние выводы которые согласовались с данными австралийских исследователей о существовании у домашних жвачных животных двух видов гемонхов и описал их самок. Оказалось что в Польше, как и в Болгарии, среди гемонхов крупного рогатого скота преобладали особи с длинным язычкообразным клапаном (58%), а у овец наоборот, больше было самок с коротким округленным отростком (42%). У коз 48% самок не имели отростков в области вульвы.

У овец, коз и крупного рогатого скота, кроме двух видов самцов, автор выявил 11 типов самок. По сходству строения тела, в области вульвы он различал самок с длинным языкообразным отростком, с округленным выростом и самок без выростов в области вульвы. У крупного рогатого скота большинство самок, даже по рисункам, нетрудно распознать особей описанных как *H. contortus* и *H. pseudocontortus* (типы А-С-53.6%) и самок, известных как *H. fuhrmani* (типы D, E-4.3%). У того же вида хозяев 41.8% самок имели в области вульвы округлое выпячивание (типы F и G). Этих самок, как уже говорилось выше, чаще всего относили к *H. longistipes*. Подобных самок у овец (типы F и J) регистрировалось 47.1%. У того же вида животных 26,7% самок относились к типам А-Е и 26.1%-не имели превульвальных образований (тип К) и были описаны как *H. atectus*. Именно эти самки, по данным Patyk S. в наибольших количествах (47.8% общего количества самок)

регистрировались у коз. У них обнаружено 40.2% самок, отнесенных к типам H, I, J и 12%-к типам А-Е.

S. Patyk [154] впервые установил что у самок *H. placei*, по сравнению с самками *H. contortus*, длиннее яйцамет (=резервуар яйцамета со сфинктерами) и дальше от хвостового конца тела располагаются вульва и анус.

В 1963 году им установлено что гемонхи овец и крупного рогатого скота различаются между собой по 17 морфологическим признакам. В частности, у «овечьих» по сравнению с «бычьими» гемонхами оказались короче спиккулы, их крючья и инвазионные личинки. Длина полового конуса превышала ширину в 1.5–2 раза, тогда как у «бычьих» гемонхов эти показатели почти равны. Ученый подтвердил наблюдения П. Даскалова [10] о том что «овечьи» гемонхи короче, а дистальные кончики их спиккул прямые, тогда как у «бычьих» они искривлены. И все же среди самцов, выявленных у овец, 7.9% особей S. Patyk [154] не смог определить так как по одним метрическим признакам они стояли ближе к *H. placei*, а по другим к *H. contortus*.

Приведенные данные S. Patyk почти во всем согласуются с наблюдениями П. Даскалова и дополняют их некоторыми сведениями об отличительных признаках самок, упомянутых выше двух видов самок гемонхов. В своих исследованиях S. Patyk подтвердил основные выводы F.H.S. Roberts et al. [166]. В отличие от последних им, как и П. Даскаловым [12], установлено что среди самок *H. placei* преобладают самки с длинным язычкообразным клапаном (*H. contortus* и *H. pseudocontortus*), а среди самок *H. Contortus* доминируют особи с полушаровидным выпячиванием, которых чаще всего описывали как *H. longistipes*.

А. Н. Черткова и Г.А. Косупко [53] присоединившись к взглядам П. Даскалова [10] считают, что у зубров Хоперского заповедника (бывшего СССР) существует два названных выше вида гемонхов. При этом к *H. placei* они отнесли самцов у которых спиккулы в выдвинутом состоянии расходились под острым углом, а во втянутом были изогнуты слегка вправо и наружный край левой спиккулы от крючка до кончика был

выпуклым. Особей с прямыми дистальными кончиками спикул эти авторы определили как *H. contortus*.

Некоторым подтверждением существования у домашних жвачных двух видов гемонхов являются наблюдения ряда исследователей: [11, 166, 167, 173] свидетельствующие о том, что в экспериментах и при совместном выпасе овцы значительно поражаются видом *H. contortus*, чем крупный рогатый скот.

Валидность *H. placei* доказывалась в серии генетических опытов: при скрещивании отнесенных к этому виду австралийских гемонхов крупного рогатого скота с *H. contortus* овец [128], при обратном скрещивании гибридов выше указанных видов для получения их исходных форм [129] и при скрещивании австралийских гемонхов *H. placei* от крупного рогатого скота с американскими экотипами *H.c.cayugensis* овец, а также *H. contortus* крупного рогатого скота [130].

Во всех этих случаях исследователи имели дело с разнородным, в генетическом отношении, материалом. В первом случае были получены со свойствами *H. placei*. Однако их стабильности не наблюдалось вплоть до второй генерации. То же самое наблюдалось и в опытах, где в четвертой генерации выявлены необычные хромосомы. Однако здесь в шести из восьми обратных скрещиваний самки откладывали вполне нормальные оплодотворенные яйца. В этих опытах обратного скрещивания шести линий были проведены через овец и лишь в четвертой генерации у половозрелых гемонхов появились митотические ненормальности в связи с нарушением хромосомного аппарата.

В одной из серий опытов Le Jambre [130] было доказано что гибриды наследуют признаки исходных при скрещивании видов. При этом один и тот же признак (шишковидное выпячивание) в одних случаях был доминантным по отношению к гладкой форме самок *H.c.cayugensis*, а в других-рецессивным в отношении к «гладкотелости» *H. contortus*.

При скрещивании так называемых видов, у потомства первого поколения не было яиц, а после скрещивания *H. placei* с подопытным подвидом у потомства первого и второго поколений сокращалась оплодотворяемость, но она еще не приводила к полной стерильности. Многие гельминтологи основываясь на

результаты весьма серьезных исследования полагают что у домашних жвачных этой точки зрения имеются в работах Э. И. Прядко [39, 40] который на основании изучения гемонхов выявленных у овец, коз и крупного рогатого скота на территории Казахстана доказал противоречивость диагностических признаков обнаруженных у этих гельминтов F.H.S. Roberts et al. [166] и П. Даскаловым [10]. Он пришел к выводу что гемонхи подвержены внутривидовой изменчивости и по совокупности ряда признаков отнес к *H. contortus*.

Э. И. Прядко отметил также изменчивость выявленных им самок гемонхов, среди которых преобладали особи с языковидным превульвальным отростком. Выращенные им инвазионные личинки, полученных от разных хозяев, существенно между собой не отличались и были им отнесены к *H. contortus*.

К аналогичным выводам пришел Д. А. Азимов [2] на основании изучения гемонхов овец и крупного рогатого скота в Узбекистане и С. М. Асадов, А. Н. Гусейнов [5] при исследовании тех же гельминтов у овец, коз, серн и крупного рогатого скота на территории Азербайджана.

В. Д. Певнева [37], изучая яйца личинки и взрослых гемонхов домашних жвачных исследовала морфологию этих гельминтов, собранных в различных зонах бывшего СССР. Она выполнила цитологические исследования и провела перекрестное заражение овец и крупного рогатого скота названными стронгилятами и пришла как и Э. И. Прядко [39, 40] к заключению, что существенных различий между гемонхами названных хозяев, нет и всех отнесла к *H. contortus*. Она находила самок с языковидным длинным и коротким округленным клапаном, а также особей без этих образований. Первый тип самок, по ее данным, преобладал у овец и крупного рогатого скота. Это положение не вызывало бы сомнений, если бы на одном из рисунков [38] не были представлены самки с длинным языкообразным клапаном, который цитируемый автор почему-то именовала коротким вульвальным отростком.

Изучением гемонхов занималась М. Е. Tod [189]. Автор исследовала превульральные образования и структуру спикул этих стронгилят, выявленных у овец и крупного рогатого скота в различных районах Англии и Африки. Сравнив полученные

данные с результатами работ F.H.S. Roberts et al. [166] пришла к выводу, что у овец Северной и Западной Шотландии и крупного рогатого скота Африки преобладали гемонхи с длинным превульвальным отростком. В Ирландии и южных районах Англии у тех же видов животных было больше самок без превульвальных образований. Следует отметить что некоторых самок с шишковидным выпячиванием (типы H, J, K, M, N-по F.H.S. Roberts et al. [166] M.E. Tod [189] ошибочно отнесла к типу F-N. На самом деле их следовало бы причислить к типу D-E. Тем не менее ее данные представляют определенный интерес поскольку свидетельствуют о том что даже в разных зонах на небольшой территории Англии соотношения различных форм самок не одинаковы.

В свое время П. Даскаловым [14] было замечено, что в низменных районах Болгарии, независимо от сезона года, у овец преобладают самки с длинным языкообразным отростком. Заинтересовавшись этим вопросом, Le Jambre, Whitlock [126] с 1963 по 1967 годы, проводя сезонные вскрытия овец в Корнелии и Фингер-Лейк (США), нашли что соотношения самок гемонхов с языкообразным клапаном, шишковидным отростком и особей без превульвальных образований по сезонам не изменяется. Однако оказалось, что среди самок с длинным превульвальным клапаном весной преобладали особи с данным клапаном и сферическим вздутием (типа А в их обозначении), а летом-доминировали особи с одним языковидным клапаном (тип В). Исследователи допускают, что самки типа А лучше перезимовывают и в наибольших количествах встречаются весной, тогда как особи типа В чаще встречаются при спаде инвазии гемонхами и когда во внешней среде теплее.

Позже Le Jambre L.F., Ractliffe L.H. [127] уточнили, что весной, в начале заражения ягнят, плотность инвазии гемонхами бывает низкой и в их популяциях преобладают самки типа А (снабжена клапаном и кутикулярным вздутием). Со временем интенсивность инвазии нарастала и среди женских особей увеличивалась пропорция самок с одним клапаном (тип В).

Из приведенных работ следует, что частота встречаемости различных типов самок у разных хозяев и природных зонах не одинаковы. В связи с этим некоторые гельминтологи стали

различать отдельные популяции и даже подвиды гемонхов. Одними из первых это сделали К.М. Das., J.H. Whitlock [91]. Располагая сборами гемонхов от овец и крупного рогатого скота из различных штатов Америки, Индии и Филиппинских островов, они пришли к заключению, что среди названных гельминтов можно выделить следующие подвиды и вариететы: (1). *H. contortus contortus n.spp.*—встречается в Австралии у овец. Для подвида характерны спикулы длиной 0.410–0.434 мм и соотношение самок с языкообразным клапаном, с шишковидным отростком и без превульвальных отростков. (2). *H.c.cayugensis n.spp.*—встречаются в северных районах США. Для подвида характерны спикулы длиной 0.409–0.468 мм. (3). *H.c.var.utkalensis*—встречаются у овец в Индии и у крупного рогатого скота в США (Оклахома и Флорида). Для него характерны спикулы длиной 0.407–0.410 мм.

S.N. Rao, S.A. Rahman [160] описали новый подвид гемонхов (*bangalorensis*) от овец из Индии 67.9% самок которого имеют языкообразный клапан.

Вслед за ними F. Martinez Gomez [142] описал новый подвид гемонхов (*hispanicus*) в Испании, исходя лишь из того что в его сборах от овец 55% самок имеют позади вульвы маленький узелок (недоразвитый шишковидный отросток).

D.V. Sukhapesna [186] по различиям в процентном соотношении разных типов самок и чувствительности к антгельминтикам выделил среди гемонхов *H.c.kentuckiensis n.subsp.* Cabaret J. [74], следуя указанным выше примерам, относит выявленных в Марокко гемонхов к *H.c.utkalensis*, поскольку среди них у самок, в области вульвы, отмечены клапан и шишковидное вздутие.

M. Mendez, J. L. Cabo [147] констатировали, что у выявленных ими гемонхов 16% самок имели языкообразный клапан, 41% шишковидный вырост и 43% не имели кутикулярных образований в области вульвы.

L. F. Le Jambre, J.H. Whitlock [126] утверждают, что самки с языкообразным клапаном преобладают в холодоустойчивых популяциях, а самки без кутикулярных образований и самки типа В (один превульвальный клапан без кутикулярного вздутия) приспособлены к районам с теплым климатом. К. М.

Das, J.H. Whitlock [91] отнесли гемонхов крупного рогатого скота к *H. placei*, у которых доминировали самки с шишковидным выпячиванием, также к теплолюбивым субтропическим видам.

М. В. Chitwood [81] высказал мысль, что основными формами самок гемонхов следует считать особей с языкообразным клапаном и без него, а самки с шишковидным выступом являются их гибридами. А. Н. Гусейнов [7] произвел перекрестное заражение ягнят и телят инвазионными личинками, выращенными из яиц самок с длинным языкообразным клапаном и коротким округленным выпячиванием. У обеих видов хозяев развились ничем не различающиеся между собой самцы и три типа самок (с языковидным отростком, с округленным выпячиванием, без кутикулярных образований в области вульвы). Аналогичные опыты выполнил и П. Даскалов [16, 17, 18]. В течение пяти лет ему удалось получить 20 генераций гемонхов, среди которых имелись в «чистом виде» различные типы самок этих гельминтов и их потомства. Оказалось, что у потомств самок с языкообразным отростком до седьмой генерации обнаруживались другие типы женских особей. На основании проведенных опытов он пришел к выводу, что из таких признаков гемонхов как морфология самок, длина самцов и их спикул, длина инвазионных личинок, их приживаемость и сроки развития до половозрелой стадии, а также плодовитость самок стабильным являются превульвальный языкообразный клапан по таксономической значимости и далее за ним следовали метрические и биологические признаки.

У К. И. Скрябина с соавт. [44] в списках самостоятельных видов числятся *H. bispinosus* (Molin, 1860) Railliet and Henry, 1909, *H. longistipes* Railliet and Henry, 1909 и *H. similis* Travassos, 1914. У этих видов имеются полиморфные самки, которые по строению тела ничем не отличаются от рассмотренных выше трех типов самок гемонхов.

L. J. Almeida [58], занимавшийся ревизией гемонхов усомнился в самостоятельности *H. bispinosus* и указал, что одна из форм этих самок описывалась с шишковидным выпячиванием тела в области вульвы. В. N. Sahai., P. G. Deo [173] считают *H. bispinosus* правомочным видом и приводят описание его

женских особей с точно таким шишковидным выпячиванием, каким его представил L. J. Almeida [58] при описании *H. contortus* и К. И. Скрябина с соавт. [44] для иллюстрации *H. longistipes*.

B. N. Sahai, A. S. Sinha [174] полагают, что *H. bispinosus* – самостоятельный вид, имеет самку с шишковидным выпячиванием и по размерам отличается от *H. contortus* женским особям которого присущ языкообразный клапан точно таких же самок, а также особей без кутикулярных образований в области вульвы, находили у *H. similis* S. R. Rao, M. A. Grafoor [161].

L. Grisi [108] выявил у упомянутого выше *H. similis* 14 типов самок, среди которых было 99.26% особей со своеобразным языкообразным отростком и 0.75% с шишковидным выпячиванием. Последний тип самок считается характерным для *H. longistipes*, что видно из работ [58, 100].

На основании изложенного можно полагать, что у *H. contortus* имеются разные типы самок, которых ошибочно относят к другим видам гемонхов. У последних, по видимому, наблюдается полиморфизм и встречаются женские особи похожие на таковых *H. contortus*.

Некоторые ответы на высказанное выше предположение имеется в работе L. M. Gibbons [106]. На основании изучения морфологии гемонхов она признала валидными 9 видов: *H. bedfordi* Le Roux, 1929; *H. dinniki* Sachs, Gibbons and Lweno, 1973; *H. krugeri* Ortlepp, 1964; *H. lawrencei* Sandground, 1933; *H. longistipes* Railliet and Henry, 1909; *H. mitchelli* Le Roux, 1929; *H. similis* Travassos, 1914; *H. vegliae* Le Roux, 1929 и *H. contortus* Rudolphi, 1803.

Анализ литературных данных по морфологии гемонхов дает возможность говорить о том, что в настоящее время в мировой фауне встречается 13 видов этого рода.

F. Veglia [191] отметил, что после заражения ягнят в их сычуге инвазионные личинки сбрасывают чехлик и предположил, разумеется ошибочно, что эти личинки подвергаются II линьке. После этого личинки вступали в тесный контакт со слизистой оболочкой сычуга и, по мнению упомянутого автора, начинали питаться. Длина тела двухдневных личинок составила 0.655–0.840 мм., а хвостовой конец 0.070–0.078 мм.

N. R. Stoll [185], A. Malczewski [138] и другие показали, что личинки гемонхов завершают III линьку в слизистой оболочке сычуга и лишь после этого выходят в её полость. Подобные миграции личинок регистрировались [24, 25, 177] и др.

После выращивания личинок гемонхов на искусственных питательных средах стало очевидным, что у них временная или первичная ротовая капсула начинает закладываться перед III линькой [141, 179]. W. J. Coadwell, P. F. Ward, [86] заметили что гемонхи медленно развиваются у ягнят с ускоренной реакцией осаднения эритроцитов. Установлено, что у овец больше развивается самок с языкообразным клапаном. Среди них осенью преобладают особи имеющие только это образование, тогда как весной доминируют самки, у которых кроме упомянутого клапана имеется еще кутикулярное вздутие в области вульвы [144]. И чем больше в популяции особей *H. contortus*, тем больше среди них сравнительно меньшего размера самцов [157]. При этом, как оказалось [87], размеры особей обоих полов гемонхов изменяются по сезонам и бывают максимальными на 90-й и 275-й дни года. Такого рода цикличность в изменении размеров гемонхов не зависит ни от пола хазяев, ни от особенностей течения гемонхоза у овец.

Таким образом, литературные данные о биологии и морфологии личинок гемонхов подтверждают то, что личинки этого рода развиваются без промежуточного хозяина.

В организме разных пород овец гемонхи развиваются не одинаково [71]. При этом у животных, гемоглобин крови которых относится к группе А, гемонхи развиваются в небольших количествах, а самки их мало плодовиты [59].

После повторных заражений гемонхами у животных развивалась выраженная иммунологическая реакция, вследствие чего задерживалось развитие личинок названных гельминтов [85, 95], сокращалась численность и угнеталась овуляция их взрослых особей [25, 84].

Р. С. Шульц и Г. И. Диков [54] полагают, что при гемонхозе развивается тем напряженнее иммунитет, чем сильнее предшествующее заражение животных этими гельминтами. Однако оказалось, что если промежутки между заражениями ягнят составляли менее 22 суток, то у них резистентность к

гемонхам не развивалась [98]. Не возникала она и в естественных условиях, если в период заражения этими гельминтами овец дегельминтизировали [149] и если ягнтям вводили большое количество инвазионных личинок, в связи с чем истощалась лимфоидная ткань указанных животных [96].

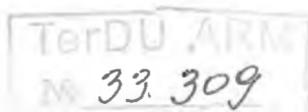
После удаления гемонхов из организма животных, т. е. после устранения непрерывного антигенного стимулирования, через 2, 4, 8 и 16 недель лимфоидная ткань регенерировала и функции иммунологических механизмов животных восстанавливались, в связи с чем они реагировали на повторное заражение гемонхами [192].

После многократных заражений в опытах [155] или в полевых условиях [57] у животных нередко развиваются столь напряженные защитные реакции, что они самопроизвольно освобождаются от гемонхов, хотя вскоре заражаются ими снова.

Р. Н. Silverman, J. E. Patterson [177] установили, что в организме восприимчивых ягнят половозрелые гемонхи развивались за 12–15 суток, тогда как у овец они достигали той же стадии за 16–24 дня и многие из них, начиная с 15–17-го дня, покидали животных.

У взрослых овец, по сравнению с ягнтями, сокращались приживаемость гемонхов и их овуляция [25, 125]. Возрастные различия в восприимчивости хозяев к гемонхам некоторые исследователи [190] объясняют тем, что у ягнят в возрасте до 7–9 месяцев не развиваются защитные иммунологические реакции, а у взрослых овец такие реакции развиваются даже после однократного заражения их гемонхами [95, 184]. Названные реакции оказались продолжительными так D. F. Stewart [184] регистрировал их спустя 9 месяцев после заражения ягнят, которым он вводил по 1200 личинок гемонхов.

Не отмечено, чтобы половые или щитовидные железы оказывали скольнибудь существенное влияние на развитие гемонхов [97]. Доказано, что введение овцам диэтилстильбэстрола и пролактина не ускоряет развития латентных форм личинок гемонхов, хотя эти препараты в известной мере подавляют иммунологические реакции хозяев [65]. Тем не



менее имеются данные, свидетельствующие о том, что гормоны принимают участие в задержке развития паразитических личинок упомянутых гельминтов [61].

F. Veglia [191] заметил, что летом гемонхи развиваются в организме хозяев быстрее, чем в холодное осенне-зимнее времена года. По наблюдениям Трач [47, 48, 49, 51] и других исследователей [64] установлено, что при естественном заражении развитие гемонхов задерживается с осени до весны следующего года и при этом зимние популяции гельминтов состоят в основном из личинок IV стадии. Оказалось, что в организме хозяев развитие большинства инвазионных личинок гемонхов, хранившихся при 5°C в течение 45 и 60 дней или в течение 40, 60, 80 и 120 дней, приостанавливается на IV стадии их онтогенеза [145, 146]. Mansfield et al. [140], выполнены опыты, из которых следует отметить, что хранение инвазионных личинок при температурах 4°, 15° и 30°C не отражается на развитии паразитических личинок.

В связи с географической изменчивостью сроки развития гемонхов до половозрелой стадии, в разных точках ареала, бывают неодинаковыми [88], а при перекрестных заражениях приживаются по разному [56].

Специальные морфологические исследования послужили основанием некоторым авторам [9, 10, 11, 15, 53, 153, 166,] для выделения среди гемонхов самостоятельного вида *H. placei* (Place, 1893). Однако паразитические личинки, описанные под этим названием, как было установлено К.С. Времнер [72], практически не отличались от описанных выше личинок гемонхов. Последние достигали половой зрелости в организме ягнят 19 суток, тогда как созревание личинок *H. placei* длилось более 30 суток [72]. Минимальные сроки развития половозрелых особей *H. contortus* в организме телят составляли 14–29 суток, а *H. placei*–14–28 суток. Однако, после многократных заражений развитие их задерживалось до 91–119 суток [168]. Следовательно, сроки развития личинок гемонхов в организме разных хозяев, описанных под разными названиями, совпадают. К тому же необходимо отметить, что личинки, отнесенные к *H. placei*, вызывают в организме телят

такие же ответные иммунологические реакции как и личинки *H. contortus* [72, 169, 170, 171].

Ф. Н. S. Roberts [168] установила, что личинки *H. placei* не развившиеся в течение 7–10 недель в одном теленке, завершают свое развитие в другом за 14 суток. Оказалось, что после освобождения телят (с помощью антгельминтиков) от половозрелых особей последнего вида восстанавливалось развитие их латентных личинок у тех же хозяев. В связи с этим Ф. Н. S. Roberts [168] пришел к заключению, что развитие личинок *H. placei* может задерживаться под влиянием иммунологических реакций хозяев и каких-то веществ, выделяемых более развитыми особями того же вида. Еще раньше, Е. L. Taylor, J. F. Michel [187] высказали предположение, что личинки гемонхов и других стронгилят не могут развиваться в организме хозяев до тех пор, пока из них не будут удалены жизненные пространства. Подобным образом объясняли задержку развития личинок гемонхов в организме ягнят и другие авторы [82, 83].

По данным М. L. Sood, К. Jyotika [181] при электрофоретическом анализе привульварного клапана самок *H. contortus* было обнаружено различие в белках, имеющих 2 различных типа этого клапана. Белки давали соответственно 13 и 14 полосок при полусферической и языковидной формах клапана. Конфигурацию вульвы самок этих нематод можно использовать, как критерий для разделения подвидов *H. contortus*.

Л. Manju et al. [139] описывали диплоидные наборы хромосом самцов и самок *H. contortus* установил, что они содержат, соответственно 11 и 12 хромосом. Половая дифференцировка характеризуется XO/XX типам. По типу мейоза самцы и самки являются хиазматичными. Описывается *H. ovis sp.n.*, отличающийся от типового вида наличием кутикулярного расширения и рядом мерных признаков. Приводятся фотографии кутикулярного расширения, полученные в сканирующим электронном микроскопе. От *H. santomei*, у которого также имеется кутикулярное расширение, вышеупомянутый вид отличается размерами, формой левой спиккулы и положением

кутикулярного расширения, расположенного ближе к хвостовому концу, а также разновидностями хозяев [182].

J.R. Lichtenfels et al. [131] описаны различия между нематодами сычуга *H. contortus* овец и *H. placei* крупного рогатого скота. Они изучали синлофы-типы поверхностных кутикулярных гребней-гемонхов от естественно и экспериментально зараженного крупного рогатого скота и овец для определения возможности использования их признаков для дифференциации видов. При этом ими не обнаружено различий в типе гребней передней половины тела, однако процент длины тела этих нематод, покрытых синлофами, оказался различным. У обеих полов *H. contortus* синлофы заходят значительно назад к середине тела, а у *H. placei* синлофы оканчиваются у середины тела.

Не выявив существенных различий в развитии описанных выше личинок гемонхов и не установив достоверных видовых различий у половозрелых гемонхов, полученных от разных хозяев, ряд авторов [5, 37, 39, 50, 51] пришли к выводу, что у домашних жвачных животных паразитирует только один вид гемонхов—*H. contortus*.

Однако, другие авторы: [10, 11, 12, 53, 72, 113, 128, 131, 153, 166] не согласны с этим мнением и считают, что у домашних жвачных паразитирует два вида: *H. contortus* и *H. placei*.

Кроме того, имеется ряд работ, посвященных изучению морфологических и ультраструктурных строений гемонхов мелкого и крупного рогатого скота [66, 67, 69, 75, 76, 93, 101, 107, 114, 116, 118, 119, 130, 132, 133, 134, 135, 162, 165, 183, 199].

D.A. Wharton [195] описаны ультраструктурные изменения инвазионных личинок *H. contortus*, связанных с их линькой. При этом наблюдается формирование гиалинового кольца, состоящего из растворенного вещества базальной зоны и внутреннего электронно-плотного слоя, приводящие к разрушению кутикулы. Во время линьки происходит значительное уменьшение размера экскреторных клеток и количества экскреторных гранул в них.

M.L. Sood et al. [180] изучил на световом уровне микроструктуру и развитие сперматогоний, сперматоцитов (первичных и

вторичных), сперматид и сперматозоидов у *H. contortus* жвачных животных.

По данным Я.Д. Никольского [31] наибольший ущерб животноводству от гемонхоза ощущает, расположенная на юге Узбекистана, Сурхандарьинская область. Экстенсивность инвазии у взрослых овец в хозяйствах полупустынной зоны достигает 62–100%, а в предгорной—80–100% при интенсивности от 1 до 5–6 и более тысяч гемонхов на овцу.

Исходя из данных исследований, можно полагать, что большой ранневесенний пик заболеваемости овец гемонхозом в Узбекистане является следствием массовой их миграции на травы перезимовавших на пастбищах личинок гемонхов, а также личинок, вышедших ранней весной из яиц, накопившихся в большом количестве на пастбищах во время выпаса овец—гемонхоносителей осенью и зимой.

J.M. Preston et al. [156] провели экспериментальное перекрестное заражение желудочно-кишечными нематодами мериносовых овец и газелей в Кении. Оба вида животных заразились, но по количеству яиц в фекалиях у овец было значительно больше. Из 11 видов нематод, выявленных у газелей, среди овец выявлены только *Haemonchus contortus*, *Trichostrongylus probolurus* и *Cooperia hungi*. При заражении личинками *H. contortus* от овец и газелей, гельминты, выявленные при вскрытии овец, были более многочисленными и имели больший вес и длину спикул, чем у газелей, указывая на то, что овцы являются первичными хозяевами. Считают, что газели не имеют особого значения в распространении гемонхоза овец, хотя они и могут служить резервуаром этой инвазии.

По данным L.F. Le Jambre [128] скрещивания *H. contortus* от овец и *H. placei* от крупного рогатого скота 11° явились наследственными доминантными признаками гибридов. Цитологическое изучение гибридных самцов показало, что стерильность зависела от нарушения мейоза и что сперматогенез прерывался во время метафазы I. Хромосомы в яйцах неоплодотворенных самок не претерпевали мейоза и образования полярного тела; вместо этого они увеличивались количественно в результате процесса эндомитоза. Неоплодотворенные яйца в фекалиях характеризуются нечетным цитоплазматичес-

ким делением и неправильной формой. Полагают, что стерильность гибридов может привести к местному искоренению одного вида *Haemonchus* другим. Кроме того, результаты искоренения вида могут зависеть от таких различных причин как величина первичной популяции, климата и местного соотношения количества овец и крупного рогатого скота.

И.Ф. Пустовой [41] изучал межвидовые связи стронгилят пищеварительного тракта овец при смешанных инвазиях. В эксперименте изучались структура гельминтоценоза стронгилят пищеварительного тракта овец и закономерности его развития. Процесс формирования гельминтоценоза пищеварительного тракта овец характеризуется следующими взаимоотношениями стронгилят: *H. contortus* угнетает развитие *B. trigonocephalum* а при смешанной инвазии *H. contortus* угнетает развитие *O. circumcincta* и в меньшей степени *T. axei*. Кроме того, изменяются места локализации нематод.

Кишечные нематоды сельскохозяйственных животных в тропических странах с ярко выраженной сезонностью климата способны приостанавливать свое развитие (образовывать покоящиеся стадии) на период сухого сезона [150]. Исследовано формирование таких покоящихся стадий у нематод *H. contortus* от овец на центральном плато Нигерии. Показано, что возрастание числа личинок с приостановленным развитием происходит в августе и достигает 98.6% в октябре. Отмечена четкая зависимость между числом таких личинок и сокращением осадков.

Изучением эпизоотологии желудочно-кишечных нематодозов копытных в Венесуэле занимались J. Isakovitch et al, [117]. Основными объектами исследований были *Haemonchus contortus* и *Trichostrongylus vitrinus*. Наблюдения проводили в штате Лара. В течение года у крупного рогатого скота отмечается два пик численности популяции паразитов: во время сухого сезона - в феврале и во время влажного сезона - с сентября по октябрь.

Проведено изучение желудочно-кишечных стронгилят в отарах овец на постоянных пастбищах. В 1977 году приняты меры по изучению паразитарных болезней овец в западной части центрального региона Франции [109].

Последние инвазируются в течение всего года и в первую очередь взрослые овцы, а затем ягнята, со второго месяца их пастбы с максимальным заражением летом. Неблагоприятные летние погодные условия лимитируют развитие яиц и личинок и к концу года заражение падает. В конце сентября отмечена наибольшая зараженность ягнят *H. contortus*.

Изучением вертикальной миграции инвазионных личинок трихостронгилид овец: *Trichostrongylus colubriformis*, *Ostertagia circumcincta*, *Nematodirus spathiger* и *Haemonchus contortus* занимались L. Gruner et al, [110]. Ими установлено, что в конце зимы в условиях Франции личинки могут мигрировать с поверхности на глубину 40 см. и больше в течение 2 недель даже при температуре почвы ниже 6°. Это пассивное движение личинок вниз объясняется фильтрацией воды через почву обычно соответствовала количеству почвенной влаги. Однако, при подъеме весенних температур личинки сохраняли способность к активной миграции вверх даже в условиях пониженной влажности.

Личинки *H. contortus* замораживались и хранились в течение 10 лет в жидком азоте без добавления химических криопротектантов. После размораживания исследователями установлено, что 67% личинок сохранили свою жизнеспособность. При заражении размороженными личинками у ягнят развивалось тяжелое течение инвазии Rew S. Roberts et al., [163].

Изучая выживаемость личинок *H. contortus* на пастбищах в условиях степной зоны юга Украины [32] в весенне-летне-осенний периоды отмечено развитие личинок гемонхов до третьей стадии в период с апреля по октябрь месяцы. Инвазионные личинки перезимовывают на поверхности почвы сохраняя свою жизнеспособность до 1,5%, на глубине 5 см. – 2,1%, а на глубине 10 см – до 12,3%. Перезимовавшие личинки гемонхусов являются источником заражения в первые дни выхода овец на пастбища.

A. Dakkak et al., [89] заражали 7 месячных ягнят 14 000 инвазионными личинками *H. contortus* и спустя 6, 12, 18, 24 часа и 2, 6, 8, 11, 15 и 39 дни животных забивали и определяли общее число паразитов и особенности локализации разных стадий развития гемонхов. В течение первых 24 часов после

заражения число нематод возрастало и достигала максимума в течение 24-48 часов а затем снижалось. Развилось около 52% личинок. Неполовозрелые и половозрелые нематоды появлялись, соответственно на 6 и 15 дни после заражения. На протяжении всего периода развития паразита разные стадии находились преимущественно на слизистой оболочке нижней части сычуга.

По наблюдением L. Gruner et al., [111] овец заражали 15 000 инвазионных личинок нематод *Teladorsagia circumcincta* и *Haemonchus contortus* и через 4 недели им скармливали препараты грибов *Dactylaria candida*, *Candelabrella musiformis* или *Arthrobotrys tortor*.

После этого через разные промежутки времени в экскрементах подсчитывали число выделившихся яиц паразитов и количество вышедших из яиц личинок, а также жизнеспособность грибов. Во всех случаях грибки через 3-4 дня после скармливания овцам оставались живыми и проявляли обычную активность по отношению к нематодам.

В экспериментальных исследованиях регулировали популяции *Haemonchus contortus* у овец [62].

Данные В. McCulloch et al. [143] в течение 3 лет интенсивность заражения овец нематодами роды *Haemonchus*, *Trichostrongylus*, *Ostertagia* и *Nematodirus*. Установлено, что топография пастбищ не оказывала влияния на динамику заражения овец. Они отмечают, что заражение овец видами рода *Nematodirus* повышается в засушливые сезоны года (или на засушливых пастбищах), а остальных видов нематод-во влажные.

В течение 12 месяцев 1981-1982 гг. [193] обследовано на зараженность гельминтами 86 самок оленей *Odocoileus virginia*. В сборах доминировали нематоды *H. contortus* (зараженность 62%, средняя интенсивность инвазии 105 паразитов на животное).

При экспериментальном исследовании изучено влияние температуры (-5-30°C) на жизнеспособность инвазионных личинок нематод [68]. Авторы установили среднее время выживания личинок *Haemonchus contortus*, *Cooperia oncophora*,

Trichostrongylus colubriformis, *T. axei*, *Ostertagia circumcincta* и *O. ostertagia* при температура 5°C превышает 500 дней.

Гемонхи - один из патогенных паразитов пищеварительного тракта дромадеров [164].

В лесостепной зоне Монголии широко распространены желудочно-кишечные стронгилятозы [30]. В летнее время, доминировали гемонхи. Пик инвазированности отмечен в июле-августе.

В этом направлении проводили научные исследования [6, 22, 23, 35, 36, 42, 60, 70, 79, 80, 94, 120, 121, 124, 152, 172, 194, 196].

Имеются специальные исследования по физиолого-биохимическим аспектам и определению устойчивости к антгельминтикам нематод этого рода [55, 63, 92, 103, 105, 136, 148, 151, 158, 159, 175, 176, 197, 198, 200].

J. Karur et al., [122] изучали содержание свободных и связанных аминокислот в гомогенате взрослых *H. contortus*. Содержание свободных аминокислот у самок было значительно выше, чем у самцов, а связанных аминокислот не различалось. В свободных и связанных фракциях как у самцов так и самок были обнаружены: лейцин, изолейцин, валин, метионин, тирозин, аспарагиновая кислота, глицин, серин, лизин, гистидин, глютаминовая кислота и аргинин. Кроме того, связанные фракции содержали α -аланин, цистин, цистеин и пролин. В свободной фракции самцов и самок также обнаружен β -аланин. Цистин и цистеин-находили только у самок.

J. Karur et al. [123] проведен количественный и качественный анализ липидов *H. contortus*. При этом общее содержание липидов у *H. contortus* в 1 г. свежей и сухой ткани составляло 44 и 200 мг. соответственно. Неполярные липиды присутствуют в более высокой концентрации, чем полярные. Их соотношение составило 1:4. Среди полярных и неполярных липидов выявлено 13 и 15 жирных кислот, представленных углеродными цепями C₁₂-C₂₄ которые имели 1-4 двойные связи. Большинство жирных кислот полярных и неполярных липидов имеет 16 и 18 атомов углерода.

При экспериментальном гемонхозе у ягнят, по данным А. Орипова [33] наблюдаются уменьшение количества эритроци-

тов, гемоглобина и лейкоцитов, сдвиг ядра влево у нейтрофилов, повышение количества общего белка сыворотки крови и увеличение количества альфа-бета-глобулинов в конце преимагинальной и имагинальной стадиях.

В работе Ш. М. Мирзаева [29], посвященной изучению секреторной функции сычуга у овец при гемонхозе отмечено, что заболевание у ягнят протекает со значительными структурными и функциональными расстройствами органов пищеварения. Изменениям подвергаются как секреторная, так и экскреторная функции сычуга, что выражается в уменьшении или увеличении количества сычужного сока и его рН, наличие в соке пепсина, хлоридов и изменения его кислотности.

М. Hопowska [115] провела качественное и количественное исследование изменений липидов в процессе онтогенетического развития нематоды *H. contortus*. От стадий L_1 до L_3 наблюдали уменьшение общего уровня фосфолипидов с одновременным увеличением количества нейтральных липидов, особенно триглицеридов. Содержание липидов уменьшается в процессе созревания инвазионных личинок. Общий уровень липидов у половозрелых нематод и в их яйцах был одинаков, за исключением фосфолипидов, уровень которых у половозрелых нематод был выше чем в яйцах.

По данным С. М. С. Smith-Buijs et al., [178] опытов по развитию *in vitro* яиц *H. contortus* чувствительной и устойчивой к бензимидазолу линий проводили для определения устойчивости яиц к 4 бензимидазолам: тиабендазолу (I), албендазолу (II), мебендазолу (III) и камбендазолу (IV). Хранение проб экскрементов, содержащих яиц, при 4°C в течение 24–72 час не повлияло на развитие яиц *H. contortus* или на LD₅₀. Средняя величина LD₅₀ при I была 0.06, при II–0.07, при III–0.96 и при IV–2.47 частей/млн. для чувствительной линии, для устойчивой линии: при I–0.26, при II –0.24, при III–1.07 и при IV–5.11 частей/млн. Хранение проб в течение 1 недели оказалось летальным для яиц. Летальное действие длительного хранения в холоде яиц *H. contortus* более сильное, чем у других видов паразитов. В смешанной естественной популяции величины LD₅₀ м.б. ненадежны.

По данным R. R. Campos et al., [77] с помощью теста *in vitro* исследовали чувствительность к бензимидазолам овец породы Табаско, инвазированных *H. contortus*. При этом использовали изоляты *H. contortus*, выделенные в 3 регионах Мексики. К факторам благоприятствующим появлению резистентных к бензимидазолам изоляту паразита, относятся излишне продолжительное пребывание овец на пастбищах, применение в прошлом антигельминтиков в дозах, ниже рекомендованных и отсутствие условий для развития личинок. Эти закономерности были характерны для албендазола, фебендазола, оксфендазола и фебенделя.

Из приведенного обзора литературы, следует, что в мировой фауне у домашних жвачных животных по данным некоторых авторов паразитирует только один вид гемонхов *H. contortus*, а другие считают, что у них паразитирует два вида: *H. contortus* и *H. placei*.

Анализ литературы показывает, что работы посвященные изучению гемонхов в Узбекистане ограничены несколькими публикациями, а исследования по эпизоотологии гемонхоза овец и крупного рогатого скота значительно устарели. Что касается видового разнообразия рода *Hamonchus* не сложилось единого мнения. А вопросы энергетических особенностей гемонхов вообще не рассматривались.

В связи с этим изучение морфологии, молекулярной-таксономии гемонхов овец и крупного рогатого скота, как мы полагаем, представляет значительный научный и практический интерес.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Гельминтологические методы и испытание антгельминтных препаратов при гемонхозе жвачных животных.

Особенности морфологии и таксономии, а также метаболических процессов нематод рода *Haemonchus* Cobbold, 1898 изучались в течение 2009–2011 годов.

Нами обследовано 3151 сычугов, в том числе овец 2559 (взрослых 2400, молодняк 159), коз 357 и крупного рогатого скота 235 из различных хозяйств Сурхандарьинской (Термезский, Ангорский, Джаркурганский, Байсунский, Кумкурганский, Музрабадский, Шерабадский, Узунский и Алтинсайский районы а также убойных пунктах города Термез), Кашкадарьинской (Касанский, Миришкорский, Нишанский, Дехканабадский, Шахрисабзский, Камашинский, Китабский, Гузарский и Яккабагский районы а также убойных пунктах города Карши), Навоийской (Канимехский и Тамдынский районы), Бухарской (Гиждуванский, Вабкентский, Каракульский и Шафирканский районы), Наманганской (Туракурганский, Уйчинский, Минбулакский, Касансайский и Папский районы а также убойных пунктов города Наманган) и Ташкентской областей (Паркентский, Ахангаранский и Янгиюльский районы) а также убойных пунктах города Ташкента. Кроме того, проведено 578 гельминтокапрологических исследований фекалий домашних жвачных (овец 524, в том числе взрослых 144 и молодняка 380, коз 23 и крупного рогатого скота 31 гол.). (табл. 2.1.).

При изучении видового состава и морфологии гемонхов пользовались методами описанным К. И. Скрябиным и др. [44] и В. М. Ивашкиным [20]. Размеры тела и отдельных органов гемонхов определяли по общепринятой методике. Перед определением нематоды помещались на 6–7 часов в просветляющую смесь, состоящую из равных частей глицерина и молочной кислоты. Собранный материал размещался во флаконы, консервировался в жидкости Барбагалло и 70% этаноле, этикетировался для хранения в коллекции Общей паразитологии Института зоологии АН РУз. Камеральная обработка материала проводилась в указанной лаборатории.

В ряде фермерских и дехканских хозяйствах республики проведены капрологические исследования по методу Бермана-Орлова и последовательных промываний.

Яйца получались из свежих фекалий от естественно зараженных животных и изучали по общепринятым методам Бермана и Орлова.

Для определения степени зараженности жвачных нематодами проведены исследования с использованием методов полных гельминтологических вскрытий отдельных органов по К. И. Скрябину [43]. При этом обследовано 3151 сычуга домашних жвачных (табл. 2.1.).

Таблица 2.1

Количество исследованных животных

№ п/п	Вид животных	Обследовано сычугов	Исследовано по капрологии, голов
1	<i>Ovis aries</i>	2559	524
2	<i>Capra hircus</i>	357	23
3	<i>Bos taurus</i>	235	31
Всего		3151	578

Опыты и наблюдения по экологии гемонхов во всех фазах жизненного цикла осуществлялись в условиях лаборатории и пастбищ разных экосистем.

Материалом для работы служили нематоды собранные в 2009–2011 гг., а также коллекции гемонхов от овец, коз, крупного рогатого скота, находящиеся в лаборатории Общей паразитологии ИЗ АН РУз.

В работе использовали микроскопы ML 2000 с цифровой камерой, Olympus CX31 и Olympus CK2. Анализ полученных данных и статическая обработка проведены с использованием программы Microsoft Office Excel 2003 и BioStat 2007.

Производственно-лабораторные испытания препарата Медапек 2.5% (порошок) при гемонхозе животных проведены в индивидуальном секторе-села Самсарак Паркентского района Ташкентской области (май-июнь 2010 г.) и фермерских хозяйствах Термезского района Сурхандарьинской области (апрель-май 2010 г.). В опытах использовано 45 овец породы

жайдара и 18 коз естественно зараженных гемонхами. Дозы препарата 2 грамма на одно животное.

Эффективность препаратов оценивали методом подсчета яиц гемонхов в 1 гр. фекалий до и после дегельминтизации, а также полными гельминтологическими вскрытиями сычугов после убоя восьми овец и четырех коз опытных и контрольных групп.

2.2. Методы молекулярной биологии

2.2.1. Сбор материала гемонхов, выделение ДНК и ПЦР амплификации

Половозрелые особи *H. contortus*-собирались из сычуга овец на территории Бухарской области, а *H. placei*-от крупного рогатого скота на территории Наманганской области. Нематоды промывались физиологическим раствором, а их таксономическая принадлежность определялась по комплексу морфологических признаков. Нематод консервировали в 70% этаноле. Материал хранился при комнатной температуре.

Выделения ДНК проводили методом, описанным J.F. Dallas et al. [90] с небольшими модификациями. Для выделения ДНК использовали лизирующий буфер, содержащий 50 мМ Трис-НСl (рН-8.0), 20 мМ ЭДТА (рН-8.0), 100 мкг/мл протеиназы К и 0.5% додецил-сульфат натрия (SDS). Смесь инкубировали в термостате при +55°C в течение 2 часов. Выделенную ДНК хранили при -20°C.

Фрагменты ITS-2 региона рибосомальной ДНК амплифицировали с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием праймеров NC1 (forward; 5'-ACGTCTGGTTCA-GGGTTGTT-3') и NC2 (reverse; 5'-TTAGTTTCTTTTCCCTCCGCT-3') [104]. ПЦР проводили на термоциклере (Touchgene Gradient, UK) при температурном режиме: денатураций при 92°C-3 минут и при 92°C-15 сек; отжик-при 55°C-30 сек, элонгации при 72°C-30 сек. и при 72°C-10 минут (40 циклов). Реакцию амплификации осуществляли в 50 мкл реакционной смеси, содержащей 39 мкл ddH₂O, 5 мкл 10^x ПЦР буфер и 2 мкл 25 мМ MgCl₂, по 1.5 мкл праймеры 1.2 мкл 10 мМ dNTP, 1 мкл Taq-полимеразы и 1 мкл геномной ДНК. Электрофорез амплифицированных фрагментов ДНК проводили в 1.8%

агарозном геле в 1xTAE-буфере и 5 мкг/мл бромистого этидиума и фотографировали в УФ транслюминатора Slimline™. Размер полученного ПЦР продукта определяли сравнения с фрагментами ДНК маркера Microgel DNA Ladder 100-2000 п.н. (Daigger Lab.).

2.2.2. ДНК секвенирование и анализ

Для клонирования полученных ПЦР-продуктов использовали ТОРО ТА клонирующий вектор pCR4-ТОРО и TOP10 клетки *E.coli*. Эксперименты по клонированию и трансформации проведены по Инструкции производителя «Invitrogen» (США), а секвенирование-по технологии Big Dye терминатора на оборудовании GeneAmp PCR System 9700 с последующим капиллярным электрофорезом на секвенаторе ABI 310 Genetic Analyzers «Applied Biosystems» (США). Эти исследования проведены в Центре геномных технологий Института генетики и экспериментальной биологии растений АН РУз. Анализ полученных нуклеотидных последовательностей проводили с использованием пакета компьютерных программ Bioedit и Clustal W.

Филогенетические деревья строили с помощью пакета программ MEGA ver. 4.1.

2.3. Физиолого-биохимические методы

2.3.1. Полярографический метод изучения аэробного дыхания нематоды *Haemonchus contortus*

Экспериментально изучено аэробное дыхание у нематод *H. contortus*. Для проведения этих исследований цельные свежеснятые из сычугов овец гельминты *H. contortus* помещались в различные среды, предназначенные для культивирования тканей. В качестве субстрата для жизнедеятельности и дыхания *H. contortus* использовалась сыворотка мелкого рогатого скота. Наиболее благоприятной для жизни *in vitro* оказалась среда 199 на основе Хенкса, в которой нематоды сохраняли жизнеспособность в течение 6 суток. Для полярографического исследования дыхательной активности этого несколько экземпляров половозрелых

нематод, общей массой до 40 мг, перенесли в полярографическую ячейку со средой 199 на основе Хенкса. Используемая аппаратура была составлена на основе общепринятой схемы и включала самописец КСП.4 и блок питания. В качестве электрода полярографа использован закрытый электрод Кларка. Полярографическую ячейку герметично закрывали электродом Кларка и, инкубируя при +25°C, регистрировали интенсивность потребления кислорода нематодами согласно метода Чанса и Вильямса [78]. Анализ аэробной энергетики нематод проводили разными блокаторами. Для этой цели в состав среды Игла помещали один из нижеследующих блокаторов ферментно-метаболических процессов: аминоксиацетат (ингибитор аминотрансфераз)-1мМ; α -циано-4-гидроксициннимат (ингибитор дикарбоксилатов в митохондрии)-1мМ; 1.2.3-бензилтрикарбоксилат (ингибитор трикарбоксилатов)-1мМ [28, 73].

Полученные результаты обрабатывали с использованием расчетного критерия Чанса, Вильямса [78] и метода вариационной статистики по Стюденту-Фишеру.

2.3.2. Приготовление гомогенизированного препарата гельминтов для изучения митохондриальных ферментов

В экспериментах использованы свежес извлеченные из сычугов овец нематоды *H. contortus* и *P. skrjabini* (для сравнения), которых промывали в физиологическом растворе, отделяли от разных примесей, определяли массу и затем гомогенизировали. Измельчение тканей проводили с помощью стеклянного гомогенизатора в течение 20-30 сек в 10-кратном водном растворе среды выделения, которая содержала 300 мМ сахарозы, 10 мМ трис HCl буфера (pH-7.5). Полученную гомогенизированную массу хранили в холодильнике при температуре -20°C.

2.3.3. Методы изучения активности ферментов дыхательной цепи митохондрий

Для изучения активности ферментов дыхательной цепи изолированных митохондрий предварительно ранее гомогенизированную массу подвергали размораживанию при комнат-

ной температуре до жидкой констнтенции. Затем стаканчик с массой помещали в холодильник при температуре около 0°C.

При замораживании и размораживании происходит разрушение внутренней мембраны митохондрии, которая становится проницаемой для НАДН и цитохрома С и дает возможность изучения активности ферментов митохондрии.

В указанном препарате, определялась активность НАДН, сукцинат и цитохром С-оксидазных ферментов дыхательной цепи по скорости расходования O₂ в полярографической ячейке.

Для изучения можно использовать среды инкубации разного состава: 0.03 М фосфатный буфер с ЭДТА-5x10⁻⁴ М, рН 7.4 (буфер А); 0.2 М фосфатный буфер с ЭДТА-0.001 М, рН 7.2 (буфер В); 0.66 М сахарозы; 0.005 М гистадин и 0.05 М трис-НСI, рН 7.4 (буфер С). Последняя среда (буфер С), считается более приемлемой, так как в ней ферменты сохраняют свою стабильность и активность.

ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И МОЛЕКУЛЯРНО-ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕМАТОД РОДА *HAEMONCHUS* COBBOLD, 1898

3.1. Анатомо-морфологические особенности нематод рода *Haemonchus* Cobbold, 1898

Представители рода *Haemonchus* значительно отличаются от других трихостронгилид относительно крупными размерами.

У жвачных животных Узбекистана зарегистрированы гемонхи следующих видов: *Haemonchus contortus*, *H. placei* и *H. longistipes*.

Развитие указанных видов протекает без участия промежуточного хозяина, т. е. по стронгилидному типу. Самки откладывают многочисленное количество яиц, которые с фекалиями выделяются во внешнюю среду. Как показали исследования при температуре 25-30° С в них формируются личинки, которые через 8-10 часов покидают скорлуповую оболочку. Вышедшая личинка 1-ой стадии в течение 3-5 суток становится инвазионной, способной заражать животных. Морфологические особенности яиц и личинок представлены в рисунках

3.1 и 3.2. Дифференцировать виды гемонхов по структуре яиц и личинок 1-ой стадии не представляется возможным. Для этих целей используют морфологические признаки инвазионных личинок 3-й стадии. По обнаруженным особенностям и устанавливается принадлежность нематод к определенному роду.

3.1.1. Морфология яиц и инвазионных личинок гемонхов

Размеры яиц нематод большей частью зависят от особенностей их развития. Яйца гемонхов не содержат большого количества питательного материала, так как развитие в них идет лишь до появления личинок 1 возраста (личинок 1 стадии). Размеры яиц: длина 82.3 ± 0.35 и ширина 41.9 ± 0.34 мкм (рис.3.1).

У яиц гемонхов протеиновая оболочка отсутствует. Яйца характеризуются мощной скорлупой, которые проходят длительное развитие во внешней среде. Она играет защитную роль, охраняя яйцо от воздействия ряда неблагоприятных факторов и, в первую очередь высыхания. Личинки развивающиеся в таких яйцах в течение длительного времени могут сохранять жизнеспособность. Яйца гемонхов имеют тонкую скорлупу, хотя она также состоит из нескольких оболочек. Личинки в таких яйцах развиваются в течение нескольких дней, после чего выходят в окружающую среду, где и происходит развитие до инвазионной стадии.

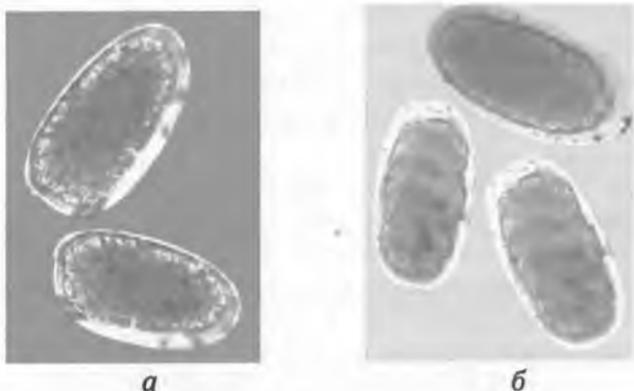


Рис. 3.1. Яйца *Haemonchus contortus* Rudolphi, 1803 (а),
H. placei Place, 1893 (б) (ок. 10, об.100) (оригинал)

Инвазионные личинки гемонхов характеризуются следующими признаками: размерами пищевода, кишечника и хвостового конца, числа и формы кишечных клеток.

Личинки небольшого размера: 0.7–0.8 мм длины, с нитевидно оканчивающимся хвостовым концом (рис. 3.2). Пищевод сравнительно короткий и составляет 0.15–0.17 мм. Кишечных клеток 14, треугольной формы. Две последние клетки кишечника неравной длины, веретенообразной формы. Экскреторное отверстие находится на заднем конце тела.

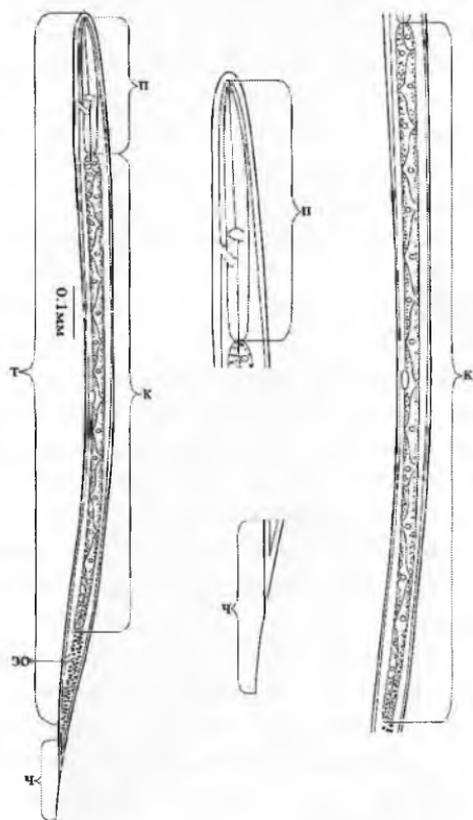


Рис. 3.2. Инвазионная личинка *Haemonchus contortus*: т-тело, п-пищевод, к-кишечник, зо-экскреторное отверстие, ч-чехлик (оригинал)

3.1.2. Морфология самцов и самок гемонхов: *Haemonchus contortus* Rudolphi, 1803 и *H. placei* Place, 1893

Самец *Haemonchus contortus* Rudolphi, 1803 (по оригинальным материалам). Длина тела 20.31 ± 0.43 мм., максимальная ширина вблизи основания бурсы 351 ± 10.52 мкм. Длина пищевода 1.82 ± 0.04 мкм. Нервное кольцо расположено на расстоянии 261 ± 7.62 мкм., а экскреторное отверстие — 301.3 ± 7.47 мкм. от переднего конца тела (табл. 3.1.). Половая бурса хорошо развита, с двумя крупными латеральными и небольшой ясно очерченной дорзальной лопастью, которая может быть асимметричной (рис. 3.3., 3.6.). Вентральные ребра начинаются общим стволом и расходясь вершинами направлены вперед. Латеральные ребра также начинаются общим стволом, причем постеро-латеральное отходит первым и направлено, как и медио-латеральное, назад. Экстерно-дорзальные ребра тонкие, длинные и отходят самостоятельно от дорзального, которое небольшого размера и бифуцирует в дистальной части. Спикулы коричневого цвета, наибольшая их ширина вблизи проксимального конца, по направлению к дистальному концу они сужены, сильно утончены и заканчиваются характерным вздутием (рис. 3.3.).

Длина левой спикеры 509.9 ± 7.95 мкм., а правой 511.5 ± 7.91 мкм. Каждая спикера имеет в суживающейся части один острый, как у гарпуна, шипик, находящийся на различном расстоянии от дистального конца: у правой спикеры — 53 ± 0.72 мкм., а у левой — 22.2 ± 0.47 мкм. Рулек коричневого цвета, несколько светлее спикер, челнокообразный, длиной 271.7 ± 5.21 мкм.

Самка *H. contortus* Rudolphi, 1803 (по оригинальным материалам). Самки гемонхов, как и других нематод, отличаются монотонностью морфологии (рис. 3.6.). Длина тела 29.6 ± 0.51 мм., максимальная ширина 647 ± 16.07 мкм. Длина пищевода 2.2 ± 0.07 мм. Нервное кольцо расположено на расстоянии 285.1 ± 7.88 мкм., а экскреторное отверстие — 309.5 ± 5.93 мкм. от переднего конца тела (табл. 3.1.).

Вульва расположена на расстоянии 4.05 ± 0.11 мм. от заднего конца тела, она снабжена мощным языкообразным клапаном (рис. 3.4.). Длина передней воронки 309.6 ± 14.31 мкм., а задней

воронки 286.3 ± 15.04 мкм. Длина передней сфинктер 205.9 ± 10.51 мкм., задней сфинктер 206.2 ± 10.28 мкм. Яйцетет хорошо развит 398.1 ± 3.6 мкм. в длину. Длина хвоста 449.5 ± 31.12 мкм. (рис.3.5). Длина яиц 82.3 ± 0.35 мкм., ширина 41.9 ± 0.34 мкм. (рис. 3.1).



Рис. 3.3. Хвостовой конец самца *Haemonchus contortus* Rudolphi, 1803: р-рулек, кс-конец спикулы, с-спикулы (ок.10, об.40) (оригинал)

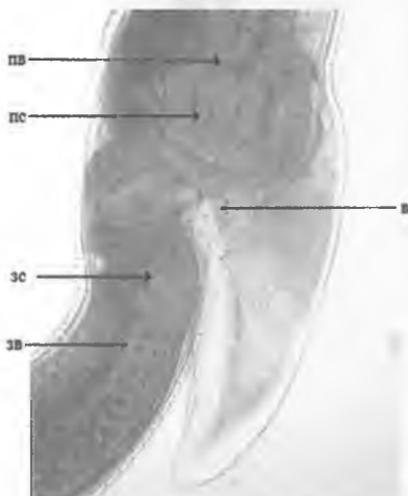


Рис. 3.4. Область вувльвы самки *Haemonchus contortus* Rudolphi, 1803: пс-передний сфинктер, пв-передняя воронка, зв-задняя воронка, зс-задний сфинктер, в-вувльва (ок.10, об.40) (оригинал)



Рис. 3.5. Хвостовой конец самки *Haemonchus contortus* Rudolphi, 18
ao—анальное отверстие (ок.10, об.40) (оригинал)

Таблица 3.1.

Морфометрия *Haemonchus contortus* Rudolphi, 1803

Признаки	n	lim	M±m	Cv
Самцы				
Длина тела	20	17.4-23.1	20.31±0.43	9.55
Ширина тела	20	280-420	351±10.52	13.4
Длина пищевода	20	1.55-2.1	1.82±0.04	9.19
Расстояние до:				
нервного кольца*	20	210-315	261±7.62	13.2
эксреторного отверстия*	20	255-360	301.3±7.47	11.2
Длина рупка	18	240-305	271.7±5.21	8.14
Длина левой спикулы	17	465-560	509.9±7.95	6.43
Длина правой спикулы	17	465-560	511.5±7.91	6.37
Длина левой спикулы от крючка до его дистального конца	17	20-26	22.2±0.47	8.64
Длина правой спикулы от крючка до его дистального конца	17	50-60	53±0.72	5.62
Самки				
Длина тела	20	26.5-33.2	29.6±0.51	7.75
Ширина тела	20	550-785	647±16.07	11.1
Длина пищевода	20	1.8-2.65	2.2±0.07	13.4
Расстояние до:				
нервного кольца*	20	230-352	285.1±7.88	12.4
эксреторного отверстия*	20	270-355	309.5±5.93	8.56
вульвы**	20	3.35-4.85	4.05±0.11	11.7
Длина передней воронки	17	200-400	309.6±14.31	19.1
Длина задней воронки	17	180-350	286.3±15.04	21.7
Длина переднего сфинктера	17	145-280	205.9±10.51	21.1
Длина заднего сфинктера	17	150-272	206.2±10.28	20.6
Длина яйцемета	20	375-420	398.1±3.6	4.04
Длина хвоста	20	255-650	449.5±31.12	30.96
Длина яйца	30	80-85	82.3±0.35	2.33
Ширина яйца	30	39-45	41.9±0.34	4.40

Примечание: n—число исследованных экземпляров, lim—границы вариабельности признака, M—средняя арифметическая, m—ошибка средней арифметической, Cv—коэффициент вариации. Результаты измерений длины тела и расстояния до вульвы—приведены в миллиметрах, а остальные промеры—в микронах; * расстояние от переднего конца тела, ** расстояние от заднего конца тела. Уровень достоверности P>0.05.

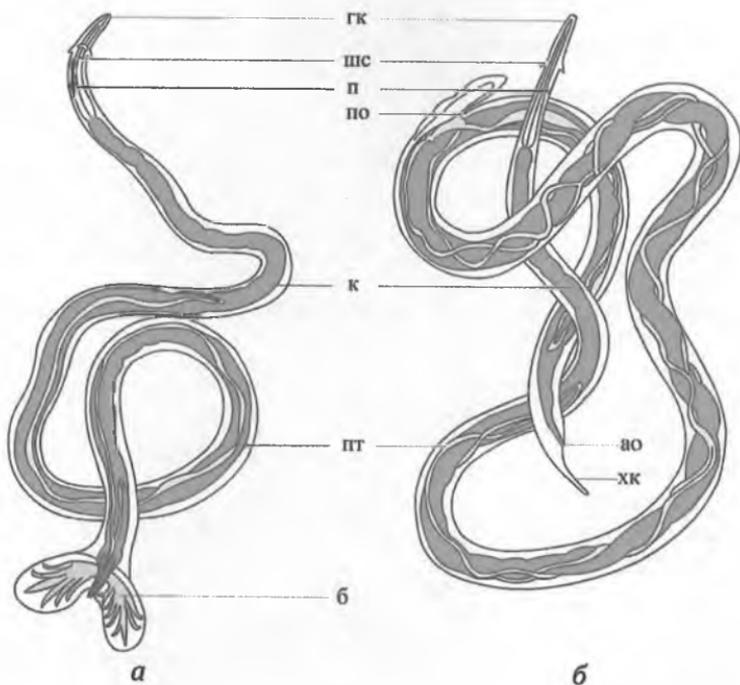


Рис. 3.6. Общий вид гемонха-самец (а) и самка (б) (по Андреевой, 1957):

гк-головной конец; шс-шейные сосочки; п-пищевод; к-кишечник; пт-половые трубки; б-бурса со спикулами и рульком; во-половое отверстие самки-вульва; ао-анальное отверстие; хк-хвостовой конец

Самец *H. placei* Place, 1893 (по оригинальным материалам). Длина тела 20.37 ± 0.35 мм, максимальная ширина (вблизи основания бursy) 368.25 ± 8.87 мкм. (табл. 3.2.). Длина пищевода 1.89 ± 0.04 мкм. Нервное кольцо располагается в передней части тела и размер 282.7 ± 7.42 мкм. Экскреторное отверстие 310.7 ± 4.97 мкм. Длина рулька 243.24 ± 7.35 мкм. Длина левой спикулы 539.7 ± 6.56 мкм., а правой- 540.2 ± 6.42 мкм. (рис.3.7).

Каждая спикула имеет шипик. Длина левой спикулы от крючка до его дистального конца 29.67 ± 0.74 мкм, а правой- 58.94 ± 0.91 мкм.



Рис. 3.7. Хвостовой конец самца *Haemonchus placei* Place, 1893: р-рулек, с-спикулы, кс-конец спикулы (ок.10, об.40) (оригинал)

Самка *H. placei* Place, 1893 (по оригинальным материалам). Длина тела 29.8 ± 0.53 мм., максимальная ширина 644.5 ± 13.1 мкм. Длина пищевода 2.24 ± 0.06 мм. Нервное кольцо расположено на расстоянии 282.25 ± 7.89 мкм., а экскреторное отверстие 325 ± 7.78 мкм. от переднего конца тела (табл. 3.2.). Вульва расположена на расстоянии 6.5 ± 0.09 мм. от заднего конца тела. Длина передней воронки 334.8 ± 15.71 мкм., а задней- 272.2 ± 10.2 мкм. (рис.3.8). Длина переднего сфинктера 219.4 ± 8.56 мкм., заднего- 220.2 ± 8.33 мкм. Длина яйцемета 540 ± 7.63 мкм. Длина хвоста 416 ± 4.15 мкм. (рис. 3.9.). Длина яиц 82.1 ± 0.32 мкм., ширина 41.6 ± 0.36 мкм. (рис.3.1.).

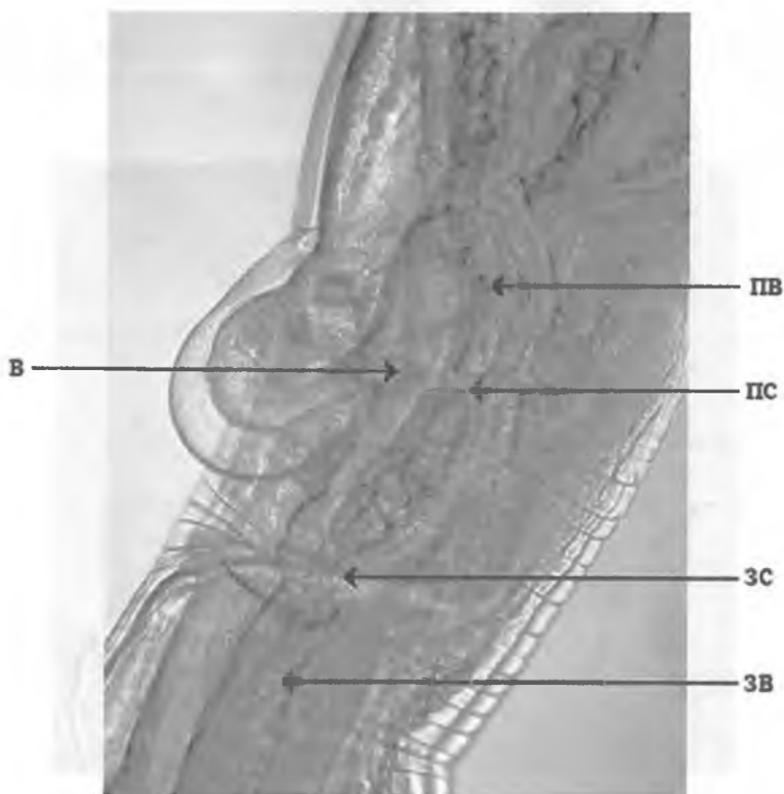


Рис. 3.8. Область вульвы самки *Haemonchus placei* Place, 1893: пс-передний сфинктер, пв-передняя воронка, зв-задняя воронка, зс-задний сфинктер, в-вульва (ок.10, об.40) (оригинал)



ao

Рис. 3.9. Хвостовой конец самки *Haemonchus placei* Place, 1893:
ao—анальное отверстие (ок.10, об.40) (оригинал)

Таблица 3.2

Морфометрия *Haemonchus placei* Place, 1893

Признаки	<i>n</i>	<i>lim</i>	<i>M±m</i>	<i>Cv</i>
Самцы				
Длина тела	20	18.2-22.8	20.37±0.35	7.64
Ширина тела	20	300-410	368.25±8.87	10.8
Длина пищевода	20	1.6-2.15	1.89±0.04	9.68
Расстояние до:				
нервного кольца*	20	220-326	282.7±7.42	11.7
эксcretорного отверстия*	20	280-360	310.7±4.97	7.16
Длина рулка	18	200-290	243.24±7.35	12.5
Длина левой спикулы	17	490-580	539.7±6.56	5.16
Длина правой спикулы	17	490-580	540.2±6.42	5.04
Длина левой спикулы от крючка до его дистального конца	17	24-34	29.67±0.74	10.6
Длина правой спикулы от крючка до его дистального конца	17	52-65	58.94±0.91	6.54
Самки				
Длина тела	20	25.1-33.1	29.8±0.53	8.01
Ширина тела	20	530-725	644.5±13.1	9.06
Длина пищевода	20	1.75-2.65	2.24±0.06	11.6
Расстояние до:				
нервного кольца*	20	220-340	282.25±7.89	12.5
эксcretорного отверстия*	20	250-385	325±7.78	10.7
вульвы**	20	5.9-7.05	6.5±0.09	5.92
Длина передней воронки	17	230-425	334.8±15.71	19.9
Длина задней воронки	17	200-345	272.2±10.2	15.9
Длина переднего сфинктера	17	160-280	219.4±8.56	16.6
Длина заднего сфинктера	17	165-285	220.2±8.33	16.05
Длина яйцемета	20	500-585	540±7.63	5.99
Длина хвоста	20	380-445	416±4.15	4.46
Длина яйца	30	80-85	82.1±0.32	2.11
Ширина яйца	30	39-45	41.6±0.36	4.79

Примечание: *n*—число исследованных экземпляров, *lim*—границы вариабельности признака, *M*—средняя арифметическая, *m*—ошибка средней арифметической, *Cv*—коэффициент вариации. Результаты измерений длины тела и расстояния до вульвы—приведены в миллиметрах, а остальные промеры—в микронах; * расстояние от переднего конца тела, ** расстояние от заднего конца тела. Уровень достоверности $P > 0.05$.

Таким образом, по данным наших исследований у *H. contortus* длина левой спикулы составила 509.9 ± 7.95 мкм., а правой 511.5 ± 7.91 мкм. Каждая спикула имеет в суживающейся части один острый, как у гарпуна, шипик, находящийся на различном расстоянии от дистального конца: у правой спикулы 53 ± 0.72 мкм., а у левой 22.2 ± 0.47 мкм. В то время как у *H. placei*-длина левой спикулы- 539.7 ± 6.56 мкм., правой- 540.2 ± 6.42 мкм. Шипик находится на различном расстоянии от дистального конца: у правой спикулы 58.94 ± 0.91 мкм, у левой 29.67 ± 0.74 мкм.

Исследуя морфологические признаки гемонхов мы обнаружили, что у *H. placei* спикулы искривлены слегка вправо и наружный край от крючка до кончика левой спикулы выпуклый, тогда как у *H. contortus* спикулы прямые, а наружная сторона от крючка до кончика левой спикулы вогнута. Что же касается самок, то у *H. placei* большинство особей с полусферическим выростом сбоку от вульвы, а у *H. contortus*-преобладают самки с язычкообразным клапаном. Встречаются и другие типы самок, как и у *H. placei*.

У самок *H. placei* по сравнению с самками *H. contortus* длиннее яйцамет 540 ± 7.63 мкм (= резервуар яйцамета со сфинктерами) и далее от хвостового конца тела располагаются вульва и анус.

3.2. Молекулярно-генетическая дифференциация гемонхов *H. contortus* и *H. placei* на основании нуклеотидных последовательностей второго внутреннего спейсера рибосомальной ДНК

Полученные данные по ПЦР (продукт по электрофоретической подвижности) показали, что у нематод как *H. contortus*, так и у *H. placei* они соответствуют 320 п.н. (рис. 3.10).

При исследовании сиквенсов образцов нематод *H. contortus* и *H. placei* были получены фрагменты ITS-2 регионов длиной 231 пары оснований (рис. 3.11).

Сравнения нуклеотидные последовательности участков ITS-2 двух образцов *H. contortus* и трех-*H. placei* показали их идентичность. Содержание GC нуклеотидов в ITS-2 сиквенсов *H.*

contortus и *H. placei* нематод составляет 33 и 33.7 % , соответственно.

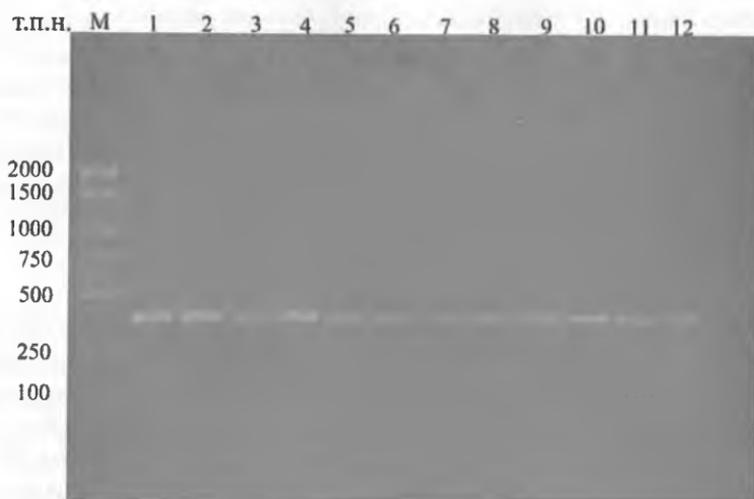


Рис. 3.10. Геномная вариабельность нематод, выявленная с помощью праймеров NC1 и NC2. м-маркер; 1-6-набор фрагментов *Haemonchus contortus*; 7-12-набор фрагментов *H. placei* и т.п.н.-тысячи пар нуклеотидов

При сравнении нуклеотидных последовательностей ITS-2 *H. contortus* и *H. placei* обнаружены различия по шести нуклеотидам. В процентном соотношении различия между исследованными участками этих нематод составили 2.6%. При сравнении различий сиквенсов между этими нематодами отмечено 3 нуклеотидных позиции (24, 205 и 219) (рис. 3.11), которые представлены переходом между пуринами (A+G). В позиции 123 представлены различия между пиримидинами. Две замещенные нуклеотиды отмечены в 2 позициях (65 и 196) (рис. 3.11) между пуринами и пиримидинами, представляющие двойное объединение. Таким образом, наличие этих вариабельных участков является, скорее всего, чертой различия ITS-2 *H. contortus* и *H. placei*.

Результаты исследований подтверждают данные L. A. Stevenson et al. [183], который обнаружил различия в строении ITS-2 образцов *H. contortus*-у овец из Англии, Швейцарии, Китая

и Австралии и образцов *H. placei*-от крупного рогатого скота Австралии. Надо отметить, что длина фрагментов ITS-2, изученных нами объектов, совпала с материалами выше указанных авторов, т.е. 231 п.н. Они установили различия участков ITS-2 у *H. contortus* и *H. placei* на уровне 1.3% на трех нуклеотидах только между пуринами. Кроме того, в работе авторов указаны возможности об изменениях в других позициях внутренней вариабельности. Следует отметить, что в нуклеотидных последовательностях *H. contortus*, по сравнению с Австралийскими видам, отмечена замена оснований в позициях 123 и 196.

Степень различия по участку ITS-2 внутри видов гемонхов оказалась невысокой. Так, между *H. placei* по нашим данным и *H. placei* крупного рогатого скота [183] различие составило 0.43%, а у *H. contortus* соответственно-0.86%. Указанные различия, на наш взгляд, являются только внутривидовыми.

На рис. 3.12. представлена филограмма, полученная на основе сиквенсов ITS-2 двух разновидностей гемонхов и их внутривидовых изолятов, а также близкородственного рода *Marshallagia* семейства Trichostrongylidae. В филогенетическом древе отмечено два клада нематод *H. contortus* и *H. placei*. Эти разновидности заметно отличаются и нами обособлены в самостоятельные виды.

	1	20	40	60
	----- ----- ----- -----			
<i>H. contortus</i> *	AACCATATACTACAATGTGGCTAATTTCAACATGTTTGCAAATGGCATTGTCTTTA			
<i>H. contortus</i> **			
<i>H. contortus</i> **			
<i>H. contortus</i> **			
<i>H. contortus</i> **			
<i>H. placei</i> *			
<i>H. placei</i> **C.....			
<i>H. placei</i> **C.....			
<i>H. placei</i> **G.....			
<i>H. placei</i> **G.....			
	61	80	100	120
	----- ----- ----- -----			
<i>H. contortus</i> *	GACAAATCCCATTTTCAGTTC AAGAACATATACATGCAACGTGATGTTATGAAATTGTAAC			
<i>H. contortus</i> **			
<i>H. contortus</i> **			
<i>H. contortus</i> **			
<i>H. placei</i> *T.....			
<i>H. placei</i> **			
<i>H. placei</i> **			
<i>H. placei</i> **			
<i>H. placei</i> **			
	121	140	160	180
	----- ----- ----- -----			
<i>H. contortus</i> *	ATTCCTGAATGATATGAACATGTTGCCACTATTTGAGTGTACTCAGCGAATATTGAGATT			
<i>H. contortus</i> **C.....			
<i>H. contortus</i> **C.....			
<i>H. contortus</i> **C.....			
<i>H. contortus</i> **C.....			
<i>H. placei</i> *C.....			
<i>H. placei</i> **C.....			
<i>H. placei</i> **C.....			
<i>H. placei</i> **C.....			
<i>H. placei</i> **C.....			
	181	200	220	231
	----- ----- ----- -----			
<i>H. contortus</i> *	GACTTAGATAGTGACTTGTATGGCGACGATGTTCTTTTATCATTGTATAA			
<i>H. contortus</i> **A.....			
<i>H. contortus</i> **A.....			
<i>H. contortus</i> **A.....			
<i>H. contortus</i> **A.....			
<i>H. placei</i> *A.....A.....G.....			
<i>H. placei</i> **A.....A.....G.....			
<i>H. placei</i> **A.....A.....G.....			
<i>H. placei</i> **A.....A.....G.....			
<i>H. placei</i> **A.....A.....G.....			

Рис.3.11. Сравнение нуклеотидных последовательностей ITS-2 сиквенов *Haemonchus contortus* и *H. placei* по данным Stevenson et al. (1995)* и материалам собственных исследований**

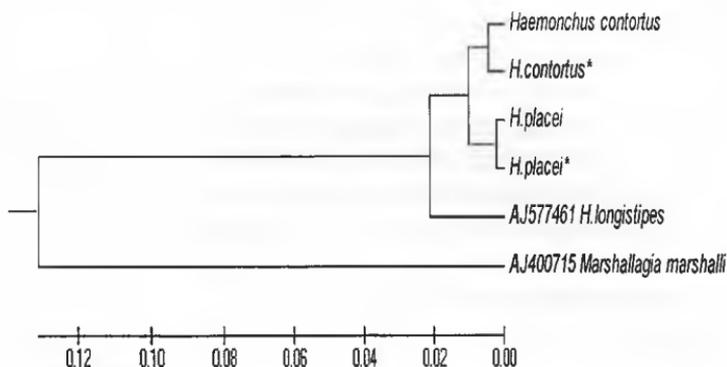


Рис. 3.12. Филогенетическое древо по двум разновидностям *Haemonchus* (по материалам собственных исследований и базы данных GenBank)

При сравнительном исследовании фрагментов ITS-2, с использованием рибосомальной ДНК между *H. contortus* и *H. placei*, зарегистрировано 2.6 % межвидовых уровней различия (рис. 3.11.).

В последнее время вопросы полиморфизма стали изучать с использованием методов молекулярной биологии. В результате исследования, с использованием RAPD маркеров, получены генетические характеристики 3 видов: *H. longistipes* (верблюды), *H. placei* (зебу) и *H. contortus* (овцы и козы). Эти виды, по материалам наших исследований, были вполне обособленными, хотя *H. contortus* и *H. placei* более близки друг к другу [104]. L.A. Stevenson et al. [183] провели сравнительное исследование участков второго внутреннего транскрибирующего спейсера (ITS-2) *H. contortus* и *H. placei* и обнаружили три различия нуклеотидных последовательностей между отмеченными нематодами. Авторы сделали вывод, что эти виды рода *Haemonchus* являются совершенно самостоятельными. Для выяснения объективности указанных суждений мы провели сравнительное изучение образцов ДНК нематод *H. contortus* полученных в разных регионах от различных хозяев. Такое сравнение даст возможность выявить внутривидовую изменчивость участков ДНК и позволит расширить примененные

молекулярные методики для определения таксономической принадлежности паразитических нематод.

Некоторыми учеными проведены дополнительные исследования по изучению митохондриального ДНК нематод. Так при изучении полиморфизма отдельных участков митохондриальной ДНК, обнаружено низкое генетическое разнообразие и наличие изолирующих межпопуляционных барьеров у некоторых нематод-паразитов животных. Высокий уровень изменчивости обнаружен у нематод, паразитирующих в кишечнике овец и крупного рогатого скота [66].

Обнаруженный уровень вариации полиморфизма у взрослых *H. contortus* и *H. placei*, по всей вероятности, является результатом действия различных эволюционных факторов, влияющих на структуру популяции паразита в разных стадиях его онтогенеза и популяции хозяина. Основными факторами, на наш взгляд, следует считать отбор соответствующих дефинитивных хозяев.

Анализ проведенных исследований показал, что гомонхи овец и крупного рогатого скота отличаются как морфологически, так и генетически:

-морфологические различия-расположение и размеры спикул *H. contortus* и *H. placei*. У первого вида: длина левой спикулы 509.9 ± 7.95 мкм. и правой- 511.5 ± 7.91 мкм, расстояние от крючка до дистального конца спикулы равно: правой- 53 ± 0.72 мкм. и левой- 22.2 ± 0.47 мкм. Кроме того, у *H. placei* спикулы вытянуты с некоторым искривлением, а левая от крючка до кончика-выпукла. В то время как у *H. contortus* спикулы с прямыми дистальными концами;

-У *H. contortus* вульва расположена на расстоянии 4.05 ± 0.11 мм. от заднего конца тела и снабжена языкообразным клапаном. Размеры: длина передней воронки 309.6 ± 14.31 мкм. и задней- 286.3 ± 15.04 мкм., а переднего сфинктера 205.9 ± 10.51 мкм. и заднего- 206.2 ± 10.28 мкм., яйцемета 398.1 ± 3.6 мкм.;

-У *H. placei* вульва расположена на расстоянии 6.5 ± 0.09 мм от заднего конца тела и снабжена полусферическим клапаном. Размеры: длина передней воронки 334.8 ± 15.71 мкм. и задней- 272.2 ± 10.2 мкм., а переднего сфинктера 219.4 ± 8.56 мкм. и заднего- 220.2 ± 8.33 мкм., а яйцемета 540 ± 7.63 мкм.

-генетические при сравнительном анализе нуклеотидных последовательностей ITS-2 *H. contortus* и *H. placei* обнаружены различия по шести нуклеотидам. В процентном соотношении различия нуклеотидных последовательностей составили 2.6%, а сиквенсов-по 3 нуклеотидных позициям (24, 205 и 219), представленными переходами между пуринами (A+G). Отмечены различия между пиримидинами в позиции 123. Две замещенные нуклеотиды (65 и 196) отмечены в двух позициях между пуринами и пиримидинами.

Отмеченные морфологические и генетические различия свидетельствуют о самостоятельности вида *H. placei* в составе рода *Haemonchus*.

Таким образом, систематическое положение гемонхов представлено следующим образом:

Тип Nematelminthes Schneider, 1873

Класс Nematoda Rudolphi, 1808

Отряд Rhabditida Chitwood, 1933

Подотряд Strongylata Railliet et Henry, 1913

Надсемейство Trichostrongyloidea Cram, 1927

Семейство Trichostrongylidae Leiper, 1912

Подсемейство Haemonchinae Skrjabin et Schulz, 1952

Род *Haemonchus* Cobbold, 1898

Haemonchus contortus Rudolphi, 1803

Haemonchus placei Place, 1893

ГЛАВА 4. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ И МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ РОДА *HAEMONCHUS* В СИСТЕМЕ «ПАЗАРИТ-ХОЗЯИН» И ОПТИМИЗАЦИЯ МЕТОДОВ ПРОФИЛАКТИКИ ГЕМОИХОЗА ОВЕЦ

4.1. Эколого-функциональные взаимоотношения нематод рода *Haemonchus* в системе «паразит-хозяин»

Гемонхи диких и домашних животных довольно интенсивно изучаются и накоплен разносторонний материал по этим нематодам. Однако многие вопросы касающиеся экологии гемонхов остаются еще недостаточно выясненными и в частности: особенности расселения, соотношение полов, плодовитость и другие.

Материалом для экологической характеристики служили яйца и половозрелые гемонхи от естественно зараженных овец в условиях Узбекистана.

Исследования показали, что гемонхи обитают на слизистой поверхности сычуга, при этом их концентрация была наибольшей в фундальной и кардиальной частях.

Для изучения соотношения полов, определяли индекс пола (ИП), то есть отношение количества самок к самцам изучаемого вида. У часто встречаемых и менее плодовитых видов нематод отмечаются изменения ИП по сезонам года. В апреле-июне, августе-октябре и позже ИП *H. contortus* возрастал до 2.0-3.0 с колебаниями в течение года от 0.3-2.8. Количество самок *H. contortus* в течение года было в 3 раза больше, чем самцов и составило 1:5.

Таким образом, ИП бывает высоким в популяциях со значительным числом особей обоих полов. У *H. contortus* он в 2.5 раза выше и достигает максимума в сезоны, когда во внешней среде присутствуют наиболее благоприятные условия для развития инвазионных личинок.

Необходимо отметить, чем выше плодовитость самок рода *Haemonchus*, тем ниже его индекс пола и наоборот.

О плодовитости гемонхов можно судить, по количеству яиц, откладываемых одной самкой за сутки или по числу яиц, которые обнаруживаются в 1 г. фекалий животных в пересчете на одну особь или самку вида. При исследовании животных на

наличие кишечных стронгилят выяснено, что самыми плодовитыми являются гемонхи. Одна самка за сутки откладывает от 150 до 10000 яиц.

При определении соотношения количества половозрелых особей *H. contortus* и наличия яиц в одном шарике фекалий овец массой 0.3–0.5 г. оказалось–1:1.2. По нашим наблюдениям отмечено, что самки *H. contortus* откладывают в 6–8 раз больше яиц, чем *Trichostrongylus spp.* или *Ostertagia spp.*

Отмеченные нами и многими другими исследователями колебания плодовитости гемонхов зависели от ряда причин, среди которых следует выделить факторы, определяющие сезоны года. Ведущими из них являются температура и влажность окружающей среды. Это подтверждено и нашими экспериментальными исследованиями.

Плодовитость гемонхов, как показали исследования, находится в коррелятивной связи с размерами тела и возрастом самок нематод.

Самки *H. contortus* начинают откладывать максимальное количество яиц через 30–40 суток после заражения животных. Этот подъем зависит от вида гельминта, напряженности вызываемых им у хозяина иммунологических реакций и многих других, не всегда ясных причин и длится от 6–9 суток до 1–2 месяцев. После этого число яиц постепенно снижается и наконец их выделение совершенно прекращается.

Нами отмечено резкое увеличение плодовитости гемонхов весной, после поедания овцами молодых злаковых трав.

На основании исследований и литературных данных [47] полагаем, что суточная яйцепродукция гемонхов изменяется по сезонам, что находится в зависимости от репродуктивной активности нематод.

Высоко продуктивные стронгиляты, т. е. гемонхи недолго живут у хозяина или их личинки слабоустойчивы к воздействию факторов внешней среды и сохраняются здесь недолго, чем такие же личинки малоплодовитых стронгилят. Таким образом, гемонхи теоретически имеют одинаковые шансы попасть в хозяина и заселить их в такой мере, чтобы это не представляло угрозы для животного и, в конечном счете, для самих же гемонхов. Что гемонхи являются саморегу-

лирующим организмами, у которых, как уже отмечалось, даже соотношение полов находится в прямой зависимости от плодовитости их самок.

Указанная саморегуляция стронгилят тесно связана с экологией гельминтов и их хозяев и, разумеется, не всегда четко проявляется в опытах и может нарушаться в естественных условиях. В последнем случае гемонхи или не приживаются в хозяевах или развиваются такие паразито-хозяинные отношения, при которых животные чрезмерно перенаселяются гемонхами и тяжело болевают.

В связи с этим мы полагаем, что любые противогельминтозные мероприятия должны начинаться с экологического анализа конкретной паразитологической ситуации и прежде всего с выяснения и устранения причин, вызывающих нарушения саморегуляции гемонхов в экосистемах, в состав которой входят и эти нематоды.

Гемонхи развиваются без промежуточных хозяев (рис. 4.1.). Личинки, вышедшие из яиц развиваются во внешней среде. Они малоустойчивы к высушиванию. В биогеоценозах Узбекистана выживают в летнее время 2–3 дня, в весеннее до 65 дней, в осеннее–зимнее, когда температура воздуха и почвы низкая, а влажность высокая, инвазия сохраняет жизнеспособность до 5 месяцев.

4.2. Особенности энергетического обмена нематоды *Haemonchus contortus*

Паразитирование гельминтов у животных приводит к серьезным изменениям различных органов и систем, что служит причиной глубоких нарушений многих жизненно важных функций организма. Это, в первую очередь, отражается на обмене веществ и в частности, на характере энергетического баланса, участвующих в многочисленных биологических процессах. В свою очередь организм животного, как среда обитания для гельминтов, влияет на химический состав тканей паразитов, являющийся важным компонентом мембранных структур клеток. Поэтому мы поставили цель изучения выяснения механизмов взаимоотношения паразит-хозяин и

физиолого-биохимических аспектов адаптации гемонхов к условиям среды обитания.

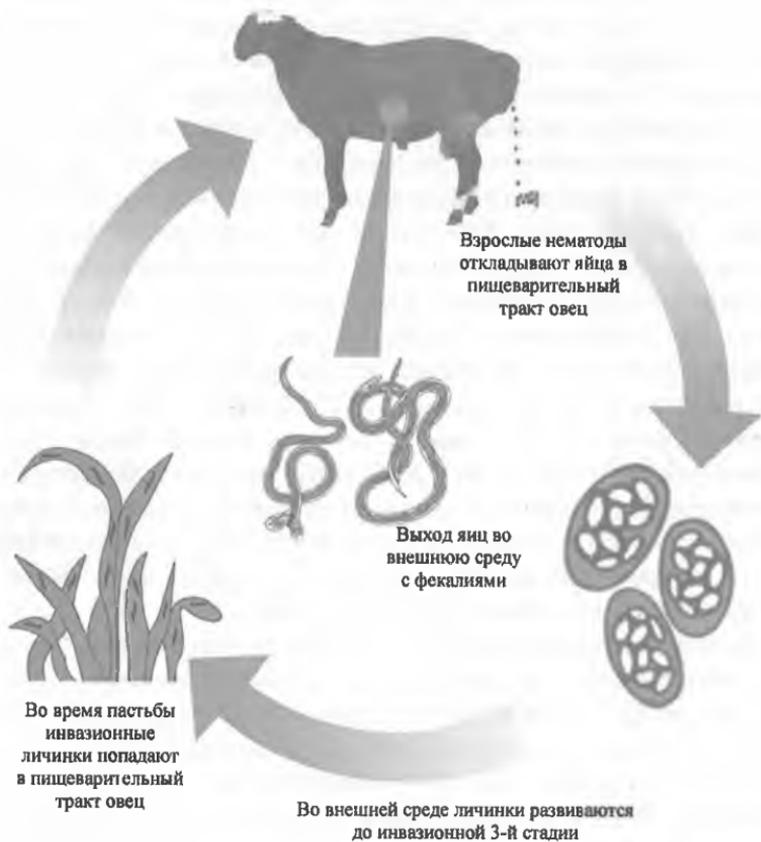


Рис. 4.1. Цикл развития нематод рода *Haemonchus* Cobbold, 1898

4.2.1. Определение жизнеспособности нематод *H. contortus* в условиях *in vitro*

Определение сроков жизни гельминтов *in vitro* вообще, а нематод в частности, представляет важную и сложную проблему, имеющую определенное теоретическое и практическое значения. Решение её даст возможность изучить закономерности развития, физиологию и биохимию гельминтов. В этом направлении достаточно нерешенных вопросов, позволяющих определить различие условий жизнедеятельности разных видов гельминтов. Для этого мы поставили цель найти благоприятную среду обитания для сохранения жизнедеятельности нематоды в течение длительного времени в условиях *in vitro*. Для проведения исследований использовали половозрелых *Haemonchus contortus*, извлеченных из сычуга овец и питательные среды: Leibovitz L-15; Medium 199; Среда 199; и физиологический раствор. В каждую чашку Петри с указанными средами по 10 мл добавили по 1 мл раствора антибиотиков: Pen-strep-amhpо sol. и по 5 экземпляров *H. contortus*. Чашки ставили в термостат при температуре +29 +30°C. (табл. 4.1.) Жизнеспособность нематод оценивали ежедневно, визуально. Среду меняли каждые 2 суток.

Исследования показали, что во всех перечисленных средах *H. contortus* активно двигались в течение четырех суток. На пятые сутки опыта отмечено движение гельминтов только в третьей чашке со средой 199. В остальных средах никаких движений гельминтов не наблюдалось. На шестые сутки отмечена гибель гельминтов и в этой чашке. Из результатов исследования можно сделать вывод о том, что указанные выше среды позволили обеспечить продолжение жизни нематоды *H. contortus in vitro* в течение 4-6 дней.

Как видно из приведенных данных, для успешного культивирования гельминтов требуется сложный набор питательных сред и благоприятные условия. Применение антибиотиков затормозило жизнедеятельность нематод.

Таблица 4.1.

Выживаемость нематоды в лабораторных условиях (*In vitro*)

№	Среды	Объём среды в чашках Петри	Количество нематод в чашках Петри	Продолжительность эксперимента						
				25.04.09	26.04.09	27.04.09	28.04.09	29.04.09	30.04.09	
1	Leibovitz L-15	10 мл	5 экз.	активно	активно	активно	активно	не двигается	-	
2	Medium 199	10 мл	5 экз.	активно	активно	активно	активно	не двигается	-	
3	Среда 199 на основе СБСР Хэнкса	10 мл	5 экз.	активно	активно	активно	активно	активно	Медленно двигается	
4	Физиологический раствор	10 мл	5 экз.	активно	активно	активно	активно	не двигается	-	

Примечание: Погруженные нематоды в питательные среды (Leibovitz L-15, Medium 199, Среда 199 на основе СБСР Хэнкса, Физиологический раствор) помещались в термостат при температуры +29+30°C. Спустя 5 минут нематоды проявляли высокую активность. Среду меняли через каждые 2 суток.

4.2.2. Особенности аэробного и тканевого дыхания нематоды *H. contortus*

В этом разделе мы характеризуем аэробное дыхание нематод *Haemonchus contortus* с использованием полярографического метода. В экспериментах использованы свежее-извлеченные из сычугов овец и крупного рогатого скота нематоды *H. contortus* и *P. skrjabini**, которых сразу помещали в различные среды, предназначенные для культивирования тканей. Во всех средах, в качестве субстрата для жизнедеятельности и дыхания парабронемы и гемонхов, использовали сыворотку мелкого рогатого скота, рекомендуемую в общепринятых методиках для решения аналогичных задач. Итоги проведенных наблюдений показали, что наиболее благоприятной оказалась Среда 199, в которой нематоды жили до 6 суток. После указанных предварительных экспериментов приступили к полярографическим исследованиям дыхательной активности нематод. Для этого масса до 40 мг их тела помещалась в полярографическую ячейку и через час регистрировали изменения кислорода в ячейке. Полученная величина является дыхательной активностью изученных гельминтов. Опыты повторяли несколько раз, а обработку результатов проводили статистическим методом.

Полученные результаты показали, что дыхательная активность у *P. skrjabini* достаточно высокая и составила 2.06 мл O_2 /г час, а у *H. contortus*-в три раза ниже, чем у первого. Выявленный уровень аэробного дыхания у изученных гельминтов может определяться условиями обитания гельминтов.

Последние питаются кровью и живут в среде в высокой концентрации кислорода. Эти обстоятельства определяют активность дыхательной функции у гельминтов. Полученные данные свидетельствуют о том, что степень выживания гельминтов зависит от кислорода крови и при подборе антгельминтных средств следует учитывать и эти особенности.

Кроме того, одновременно изучали особенности приспособления нематод *H. contortus* и *P. skrjabini* к аэробным условиям.

**Parabronema skrjabini* относится к другой систематической группе нематод. Также паразитирует в сычуге и питается кровью. Мы использовали их для сравнения аэробного дыхания.

Следует отметить, что в литературе не удалось обнаружить сведений о тканевом дыхании рассматриваемых нематод [45].

В проведенных экспериментах, в сравнительном аспекте, изучено тканевое дыхание нематод *H. contortus* и *P. skrjabini* и определена активность ферментов дыхательной цепи митохондрии. При этом, определена активность НАДН-оксидазы, сукцинат-оксидазы и цитохромоксидазы по методу Hatefi и Lester [112].

Указанные ферментные реакции митохондрий протекают с потреблением кислорода, поэтому в экспериментах использовали полярографический метод, имеющий открытый платиновый электрод, чувствительный к кислороду, приспособленный для определения дыхания биологических объектов. Эксперименты проводили в отсутствии и присутствии цитохрома с, облегчающего перенос электронов по дыхательной цепи митохондрий.

Нематод извлекали из сычуга овец и помещали во флакон с физиологическим раствором и замораживали при -20°C . Перед началом исследования их размораживали до 0°C и гомогенизировали в фарфоровой ступке. Гомогенизацию проводили в растворе, содержащем 0.3 М сахарозы и 10 мМ HEPES (рН 7.5). Соотношение веса гельминтов к объему раствора составляло 1:1. Полученный гомогенизированный препарат хранили в холодильнике при 0°C и порциями (по 0.1 мл или 50 мг сырого веса гельминта) использовали в экспериментах.

Общеизвестно, что аэробное дыхание обеспечивается ферментами основной дыхательной цепи митохондрий, где энергия окисления субстратов передается на синтез АТФ. Аэробная дыхательная система локализована в митохондриях и имеет несколько звеньев-НАДН-оксидазную, сукцинат-оксидазную и цитохром-оксидазную. Выявление активности этих ферментных систем в тканях или организмах является одним из основных признаков наличия системы аэробного дыхания у изучаемого биологического объекта. Результаты исследований, проведенные с гомогенатами *H. contortus* и *P. skrjabini*, показали, что в них содержатся вышеуказанные ферменты митохондрий. Интересно отметить, что НАДН-оксидазная ферментная система имеется в достаточной

активности, так как внесение кофермента НАДН (1 мМ) в рабочую среду с гомогенатом гельминта вызывает заметную стимуляцию потребления O_2 (табл. 4.2). Далее мы использовали добавку цитохрома *c*, который облегчает перенос электронов по дыхательной цепи митохондрий. Полученные полярографические данные показали, что цитохром *c* мало влияет на ферментную активность нематоды *H. contortus*, но трехкратно стимулирует потребление кислорода НАДН-оксидазным ферментом дыхательной цепи митохондрий у нематоды *P. skrjabini*. Для подтверждения того, что этот процесс идет по основной дыхательной цепи митохондрий, мы использовали ингибитор ротенон, блокирующий перенос электронов по дыхательной цепи на уровне фермента НАДН-оксидазы. Его присутствие заметно подавляло потребление кислорода в гомогенатах *H. contortus* и *P. skrjabini*, что указывало на наличие основной дыхательной цепи в митохондриях нематод.

В следующей серии экспериментов мы изучали активность сукцинат-оксидазного ферментного звена дыхательной цепи митохондрий, используя в качестве субстрата окисления 5 мМ раствора сукцината. При этом выявлено, что в митохондриях исследованных гельминтов, также обладает сукцинатоксидазная активность, так как при наличии сукцината в рабочей среде происходит стимуляция потребления кислорода гомогенатами *H. contortus* и *P. skrjabini*. Добавка цитохрома *c*, в два-три раза стимулировала скорость потребления кислорода гомогенатом лишь у нематоды *P. skrjabini*, влияя слабо на сукцинат-оксидазу гомогената *H. contortus*.

Таблица. 4.2

Соотношение активности ферментов у разных видов
гельминтов (n = 4-9)

Виды гельминтов	Сукцинат+добавка оксидаза цит.с	НАДН+добавка оксидаза цит. с	Цитохром- оксидаза
<i>H. contortus</i>	11.0±0.91/12.75±1.03	13.2±0.86/18.6±1.32	34.25±2.95
<i>P. skrjabini</i>	5.7±1.20 / 12.3±2.18	6.3±0.33 / 15.3±3.17	22.3±4.37

Примечание: цит. *c*-цитохром *c*, НАДН-никотинамид адениндинуклеотид восстановленный.

Кроме того, нами определена активность цитохромоксидазного фермента с субстратом аскорбат (аскорбат 20 мМ+цитохром с 2 мг/мл), в присутствии которого резко активизировалось потребление кислорода гомогенатами исследуемых гельминтов *H. contortus* и *P. skrjabini*. Среди изученных ферментных систем в митохондриях гомогенатов гельминтов наиболее активной оказалась цитохромоксидаза по сравнению с другими оксидазами.

Изученные нематоды относятся к разным систематическим группам, хотя общим для них является среда обитания в имагинальной фазе развития. Сравнение *H. contortus* с *P. skrjabini* по ферментным активностям показывает, что у первых они несколько активнее, особенно в присутствии цитохрома с.

Согласно полученных результатов в организме у изученных видов гельминтов имеются все ферментные звенья системы аэробного тканевого дыхания, что подтверждено с использованием специфических субстратов для ферментов дыхательной цепи митохондрий, а также ингибиторным анализом НАДН-оксидазного звена дыхательной цепи. Эти ферменты имеют низкую активность, а скорость потребления кислорода *P. skrjabini* зависит от присутствия цитохрома с, который способствует 2–3-кратному увеличению активности сукцинат-оксидазы и НАДН-оксидазы. Это достаточно интересный феномен, характерный, по всей вероятности, для отдельных гельминтов. Вместе с тем, в гомогенате *H. contortus* не найдено большого эффекта цитохрома с. По-видимому, в организме одних гельминтов существует определенный дефицит к цитохрому с, что является регулятором интенсивности тканевого дыхания у ряда гельминтов.

Следует помнить, что гельминты ведут паразитический образ жизни, что может существенно отражаться на дыхательные и энергообразующие процессы. Отсутствие у гельминтов активности в процессе жизнедеятельности сочетается с низкой мышечной деятельностью. Это свидетельствует о низком тканевом дыхании у рассматриваемых нематод, что вполне достаточно для поддержания их энергетических запросов. Для изученных нами гельминтов, как и для многих других, малая активность образа жизни является характерной чертой из-за

обильного доступа пищи и других ресурсов из организма хозяина.

Как видно из полученных результатов, ткани нематод *H. contortus* и *P. skrjabini* содержат аэробные ферменты основной дыхательной цепи митохондрии, способные осуществить окисление разных метаболитов для обеспечения своих энергетических нужд. Хотя изученные нематоды относятся к разным систематическим группам их аэробная активность ферментов низка и незначительно отличается. Это, по всей вероятности, связано с паразитированием их в одинаковой среде обитания. Обильный доступ пищи и других ресурсов из организма хозяина обуславливают достаточно низкую ферментную активность для обеспечения паразитического образа жизни этих нематод.

4.3. Мониторинг эпизоотического процесса при гемонхозе овец

При изучении эпизоотического процесса и разработке противогельминтозных мероприятий необходимо знать условия, при которых гельминты развиваются до инвазионной стадии, т. е. до стадии способной, при попадании в организм дефинитивного хозяина, вызвать у него соответствующий гельминтоз [52]. Познание закономерностей эпизоотического процесса и характера взаимодействия всех его движущих сил позволяют научно обоснованно прогнозировать в тот или иной период времени года возникновение определенных гельминтозов сельскохозяйственных животных и своевременно мобилизовать необходимые материально-технические средства на организацию и проведение противогельминтозных мероприятий.

Комплексное исследование эпизоотологии гемонхоза в биогеоценозах Узбекистана и установление путей циркуляции возбудителей инвазии, позволит оптимизировать меры борьбы с рассматриваемыми инвазиями животных.

Одной из составляющих эпизоотического процесса является сезонная и возрастная динамика гемонхоза овец в биогеоценозах Узбекистана.

Результаты наших наблюдений по изучению сезонной динамики гемонхоза у ягнят пустынной зоны отражены в таблицах 4.3, 4.4 и рис. 4.2.

Первое появление яиц и половозрелых гемонхов у ягнят в возрасте до одного года мы наблюдали в октябре. При этом экстенсивность инвазии составляла в это время 8%. К концу осени экстенсивность инвазии повысилась до 20% и достигала максимума в марте (52%).

Таблица 4.3

Динамика гемонхоза у ягнят в пустынной зоне
(по данным гельминтокапрологических исследований)

Дата обследования		Количество обследованных ягнят	Количество инвазированных ягнят	ЭИ в %
Год	Месяц			
2009	Октябрь	25	2	8
	Ноябрь	25	5	20
	Декабрь	25	6	24
2010	Январь	25	5	20
	Февраль	25	9	36
	Март	25	13	52
	Апрель	25	4	16
	Май	25	3	12
	Июнь	25	1	4
	Июль	25	-	-
	Август	25	-	-
	Сентябрь	25	-	-

В апреле обнаружены яйца гемонхов у 16% обследованных ягнят, в мае – у 12%. В последующие месяцы процент заражения ягнят гемонхами снизился до 4%. В июле, августе и сентябре яйца гемонхов у ягнят не были обнаружены.

Таблица 4.4

Динамика гемонхоза у ягнят в пустынной зоне (по данным вскрытий)

Дата обследования		Количество обследованных ягнят	Количество инвазированных ягнят	ЭИ в %
Год	Месяц			
2009	Апрель	5	-	-
	Май	5	-	-
	Июнь	5	-	-
	Июль	5	-	-
	Август	5	-	-
	Сентябрь	10	-	-
	Октябрь	10	1	10
	Ноябрь	12	2	16.7
	Декабрь	12	2	16.7

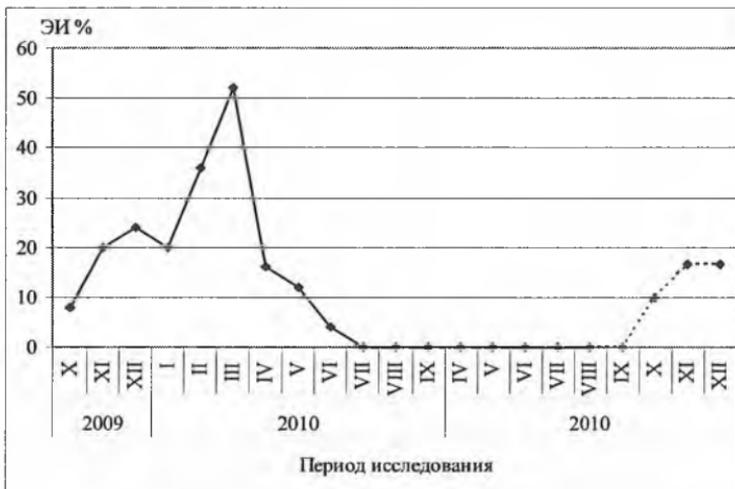


Рис. 4.2. Динамика гемонхоза у ягнят в пустынной зоне
 — по данным гельминтокапрологических исследований
 ---- по данным вскрытий

У взрослых овец нарастание гемонхоза также наблюдается весной (табл. 4.5, рис. 4.3). Максимальная экстенсивность инвазии у них значительно ниже (34–36%), чем у ягнят (52%).

Таблица 4.5

Динамика гемонхоза у взрослых овец в пустынной зоне
(по данным вскрытий)

Дата обследования	Год 2009			Год 2010		
Месяц	Количество обследованных животных	Количество инвазированных животных	ЭИ в %	Количество обследованных животных	Количество инвазированных животных	ЭИ в %
Январь	50	7	14	50	8	16
Февраль	50	9	18	50	12	24
Март	50	18	36	50	17	34
Апрель	50	6	12	50	8	16
Май	50	4	8	50	5	10
Июнь	50	2	4	50	1	2
Июль	50	-	0	50	-	0
Август	50	-	0	50	-	0
Сентябрь	50	-	0	50	-	0
Октябрь	50	5	10	50	4	8
Ноябрь	50	4	8	50	4	8
Декабрь	50	2	4	50	1	2

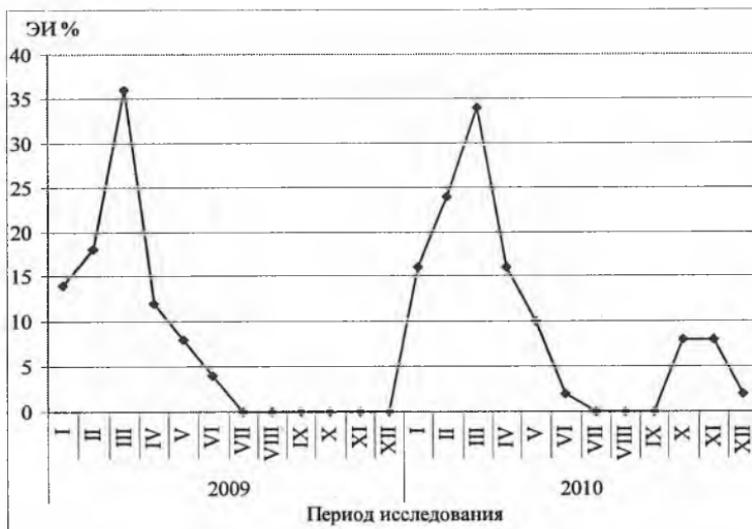


Рис. 4.3. Динамика гемонхоза у взрослых овец в пустынной зоне (по данным вскрытий)

Результаты изучения динамики гемонхоза у ягнят в предгорной зоне Узбекистана представлены в таблицах 4.6, 4.7 и рис. 4.4.

Таблица 4.6.
Динамика гемонхоза у ягнят в предгорной зоне (по данным вскрытий)

Дата обследования		Количество обследованных ягнят	Количество инвазированных ягнят	ЭИ в %
Год	Месяц			
2009	Апрель	10	-	-
	Май	10	-	-
	Июнь	10	-	-
	Июль	10	-	-
	Август	10	-	-
	Сентябрь	10	-	-
	Октябрь	10	1	10
	Ноябрь	10	2	20
	Декабрь	10	1	10

Таблица 4.7.

Динамика гемонхоза у ягнят в предгорной зоне
(по данным гельминтокапрологических исследований)

Дата обследования		Количество обследованных ягнят	Количество инвазированных ягнят	ЭИ в %
Год	Месяц			
2009	Апрель	5	-	-
	Май	5	-	-
	Июнь	5	-	-
	Июль	5	-	-
	Август	5	-	-
	Сентябрь	10	-	-
	Октябрь	15	1	6.7
	Ноябрь	15	3	20
	Декабрь	15	2	13.3

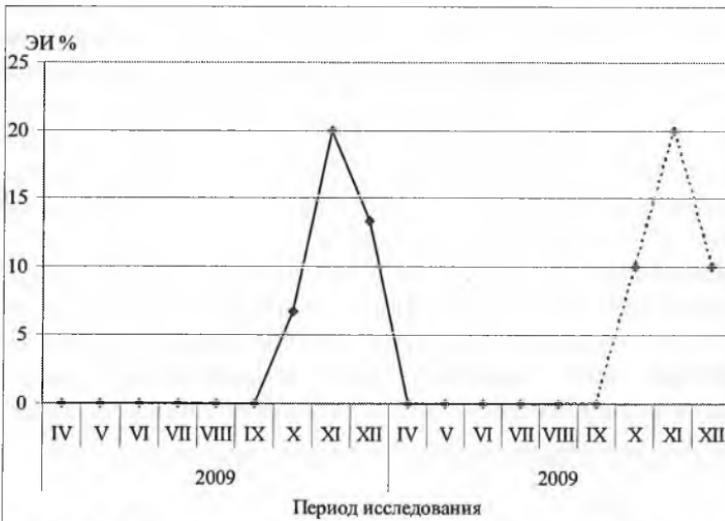


Рис. 4.4. Динамика гемонхоза у ягнят в предгорной зоне
— по данным гельминтокапрологических исследований
---- по данным вскрытий

На основании проведенных исследований установлено, что в предгорной зоне впервые яйца и половозрелые гемонхи у ягнят появляются в октябре, также как и у ягнят в пустынной зоне. Экстенсивность заражения составляет 6.7%.

Следует также отметить, что и интенсивность инвазии у взрослых овец гемонхами в этот период также высокая. Как показали результаты вскрытия сычугов она исчислялась тысячами экземпляров. В этот период в сычуге одной овцы обнаружено до 1000 экземпляров гемонхов. Начиная со второй половины апреля экстенсивность и интенсивность инвазии овец гемонхами снижается и в летние месяцы падает до нуля. В осенний и особенно в зимний периоды года начинается нарастание гемонхозной инвазии у молодняка находящегося в предгорной зоне Узбекистана.

Сезонная динамика гемонхоза у взрослых овец также характеризуется весенним подъемом. Когда экстенсивность инвазии достигает до 56%, а максимальная интенсивность-3972 экземпляров. В мае отмечается снижение инвазии (32%) (табл. 4.8, 4.9) и в летние месяцы-доходит до нуля (рис. 4.5). Осенью отмечается постепенное нарастание инвазии (6-16.7%).

Что касается клинических признаков при гемонхозе то оказалось, что она у овец предгорной и полупустынной зон проявляется в различные сроки. В полупустынной зоне массовое заболевание и падеж овец от гемонхоза наблюдается в марте, а в предгорной-в апреле.

Динамика гемонхоза овец находится в прямой зависимости от климато-географических условий пастбищных территорий и от тех внешних факторов (температура, влажность и т.д.), которые или тормозят или способствуют развитию и сохранению инвазионных элементов во внешней среде.

Таблица 4.8.

Динамика гемонхоза у взрослых овец в предгорной зоне
(по данным гельминтокапрологических исследований)

Дата обследования		Количество обследованных овец	Количество инвазированных овец	ЭИ в %
Год	Месяц			
2009	Январь	12	3	25
	Февраль	12	4	33.3
	Март	12	5	41.7
	Апрель	12	6	50
	Май	12	4	33.3
	Июнь	12	0	0
	Июль	12	0	0
	Август	12	0	0
	Сентябрь	12	1	8.3
	Октябрь	12	2	16.7
	Ноябрь	12	2	16.7
	Декабрь	12	3	25

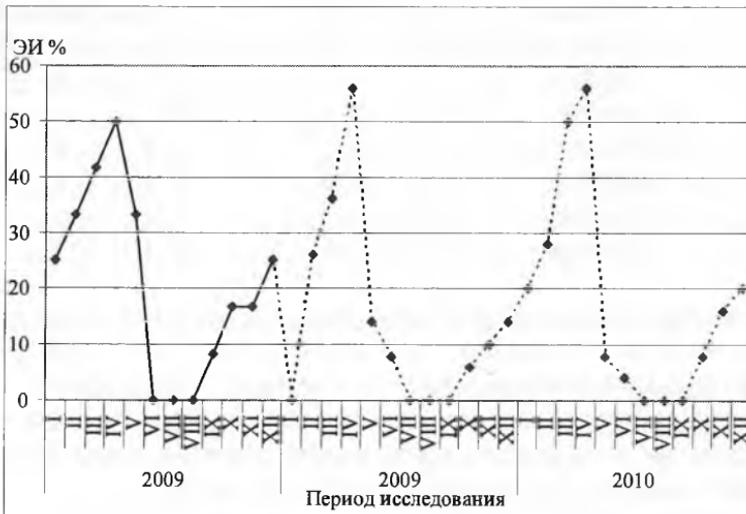


Рис. 4.5. Динамика гемонхоза у взрослых овец в предгорной зоне

— по данным гельминтокапрологических исследований
----- по данным вскрытий

Таблица 4.9.

Динамика гемонхоза у взрослых овец в предгорной зоне
(по данным вскрытий)

Дата обследования	Год 2009			Год 2010		
	Количество обследованных	Количество инвазированных	ЭИ в %	Количество обследованных	Количество инвазированных	ЭИ в %
Январь	50	0	0	50	10	20
Февраль	50	13	26	50	14	28
Март	50	18	36	50	25	50
Апрель	50	28	56	50	28	56
Май	50	7	14	50	4	8
Июнь	50	4	8	50	2	4
Июль	50	-	0	50	-	0
Август	50	-	0	50	-	0
Сентябрь	50	-	0	50	-	0
Октябрь	50	3	6	50	4	8
Ноябрь	50	5	10	50	8	16
Декабрь	50	7	14	50	10	20

Высокая зараженность овец гемонхозами в весенний период обусловлена большой насыщенностью внешней среды (пастбища) инвазионными личинками, что создает благоприятные условия для массового заражения животных. Массовому заражению овец в этот период способствует и низкая резистентность животных к реинвазии.

Степень инвазированности различных возрастных групп овец далеко неодинакова. По видимому это зависит от возрастного и приобретенного иммунитета. Снижение экстенсивности и интенсивности инвазии в летний период объясняется тем, что животные, используя богатые пастбища,

приобретают достаточную упитанность и становятся более резистентными к реинвазии. Кроме того, в условиях жаркого лета Узбекистана личинки гемонхов не развиваются до инвазионной стадии и погибают под действием солнечных лучей.

В биогеоценозах Узбекистана осенью основным источником инвазии для овец всех возрастных групп являются овцы-гемонхоносители («хурда»).

В летний период, когда основная масса овец благодаря обильному питанию, полностью освобождается от гемонхозной инвазии, овцы группы «хурда», вследствие весьма ослабленного состояния организма, полностью от гемонхозной инвазии не освобождаются, и на территории хозяйства сохраняется источник инвазии. На пастбищах личинки гемонхов в жаркий летний период погибают и они, естественно, стерилизуются. Однако осенью, с наступлением благоприятных условий для развития личинок гемонхов во внешней среде, выделяемые с фекалиями овец группы «хурда» яйца гемонхов развиваются до стадии инвазионной личинки, в результате чего и начинается новый пик заражения овец гемонхозами.

Сравнение динамики гемонхоза овец по годам как в пустынной, так и в предгорной зонах Узбекистана свидетельствует о постоянной тенденции паразитирования гемонхов у овец в осенне-зимний и весенние периоды, с одновершинным пиком весной (март, апрель).

4.4. Оптимизация методов профилактики гемонхоза овец

В настоящее время ассортимент антгельминтных препаратов пополняется. В мировой ветеринарной практике известно свыше 1500 противопаразитарных средств и их лекарственных форм [4]. Учеными разрабатываются новые препараты, обладающие широким спектром действия против гельминтов на разных стадиях их развития, экологически безопасны и невысокой стоимостью. К таким препаратам относятся альбендазол, медамин, ивермектин и другие. У каждого из них есть свои достоинства и недостатки. Так, одни

имеют широкий спектр действия, но относительно дорогие, а другие не ввозятся в Узбекистан или слабо эффективны при некоторых гельминтозах.

Целью наших исследований явилось изыскание новых лекарственных форм препаратов с широким спектром действия, как на личиночные стадии, так и взрослые формы гельминтов-гемонхов, возбудителей гемонхоза.

В последнее время в Узбекистане апробировано много различных новых химических препаратов широкого спектра действия против возбудителей гельминтозов продуктивных животных. К их числу относится и препарат медапек 2.5% (порошок) изготовлен Институтом химии растительных веществ АН РУз.

Мы исследовали антгельминтную эффективность медапека-2.5%, против возбудителей широко распространенных кишечных нематодозов, в том числе и гемонхоза овец в условиях Ташкентской и Сурхандарьинской областей.

В мае-июне 2010 года в частных хозяйствах Паркентского района Ташкентской области (табл. 4.10) и фермерских и дехканских хозяйствах Термезского района Сурхандарьинской области (табл. 4.11) проведены испытания медапека при гемонхозе овец. Эффективность препарата учитывали, исследуя пробы фекалий подопытных и контрольных животных на 8 день после дачи препарата, а также вскрытием подопытных и контрольных животных. Эффективность медапека составила 78.6 %-82.8%.

Таблица 4.10

Результаты испытаний антигельминтного препарата
Медапек 2.5% в частных хозяйствах Паркентского района
Ташкентской области

Группа	Препарат	Всего, гол.	Освобо- дилось от инвазии , голов	Среднее кол-во яиц нематод в 1 г фекалий		%
				до лечения	после лечения	
1	Медапек	28	22	39.1 ± 0.72	4.32 ± 3.82	78.6
2	Контроль	5	0	42.2 ± 1.66	45.2 ± 1.11	0

Таблица 4.11

Результаты испытаний антигельминтного препарата
Медапек 2.5% в фермерских и дехканских хозяйствах
Термезского района Сурхандарьинской области

Группа	Препарат	Всего, гол.	Освобо- дилось от инвази и, голов	Среднее кол-во яиц нематод в 1 г фекалий		%
				до лечения	после лечения	
1	Медапек	35	29	40.2 ± 0.55	3.4 ± 1.29	82.8
2	Контроль	7	0	40.7 ± 1.07	43.7 ± 0.94	0

В целях предупреждения и ликвидации гемонхоза овец в хозяйствах необходимо проводить комплекс организационно-хозяйственных, ветеринарно-санитарных и специальных лечебно-профилактических мероприятий с учетом особенностей эпизоотологии в конкретных регионах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Известно, что представители рода *Haemonchus* Cobbold, 1898 паразитируют в желудочно-кишечном тракте жвачных и вызывают серьезные патологические изменения в организме животных.

По результатам собственных исследований выяснено, что на основании существующих диагностических признаков, предложенных для видовой дифференциации гемонхов крупного рогатого скота *H. placei* Place, 1893 и овец *H. contortus* Rudolphi, 1803 имеются серьезные разногласия и неточности.

Для выявления видовой специфичности гемонхов крупного рогатого скота и овец в Узбекистане нами использована дополнительная методика молекулярной генетики.

При этом впервые получены совершенно новые данные о строении спейсерных участков гена рибосомальной ДНК нематод рода *Haemonchus*, собранных на территории Узбекистана. Кроме того, получены фрагменты ITS-2 длиной в 231 пару оснований из исследованных нематод *H. contortus* и *H. placei*.

При сравнении нуклеотидных последовательностей ITS-2 *H. contortus* и *H. placei* обнаружены различия по шести нуклеотидным позициям. В процентном отношении различия между исследованными участками этих нематод составили 2.6%. При сравнении сиквенсов между этими видами разница составила по 3 нуклеотидных позициям, которые представлены переходом между пуринами (позиции 24, 205, 219). В позиции 123 представлены различия между пиримидинами. Двух замещенные нуклеотиды отмечены в 2 позициях между пуринами и пиримидинами, представляющие двойное объединение. Наличие вариабельных участков является, скорее всего, чертой различия ITS-2 *H. contortus* и *H. placei*.

Полученные результаты исследования молекулярной генетики двух видов нематод *H. contortus* и *H. placei* оказались весьма полезными для их идентификации.

Гельминты, как паразитические организмы, обитают в различных органах животных-хозяев. В экспериментах выявлено наличие аэробного дыхания *H. contortus* и *P. skrjabini* (для сравнения), половозрелые формы которых паразитируют

в сычуге мелкого и крупного рогатого скота. Результаты показали, что дыхательная активность у *P. skrjabini* достаточно высокая 2.06 мл O_2 /г час., у *H. contortus*-также высокая, но примерно в три раза ниже, чем у первых.

Высокий уровень аэробного дыхания объясняется условиями обитания этих гельминтов. Они питаются кровью и локализуются в среде с высокой концентрацией кислорода. Наличие аэробного тканевого дыхания подтверждено использованием специфических субстратов для ферментов дыхательной цепи митохондрии и ингибиторным анализом НАДН-оксидазного звена. Следует отметить, что эти ферменты у *H. contortus* и *P. skrjabini* имеют слабую активность. Причем скорость активации потребления кислорода ферментами *P. skrjabini* зависит от присутствия цитохрома *c*, который способствует 2-3 кратному увеличению активности сукцинат-оксидазы и НАДН-оксидазы.

Степень распространения гемонхоза овец находится в прямой зависимости от климатоических и географических условий пастбищных территорий и внешних факторов (температура, влажность и др.), которые тормозят или способствуют развитию и сохранению инвазионных элементов во внешней среде.

Гемонхи и их метаболиты оказывают значительное влияние на физиологические процессы. При интенсивном заражении вызывают, возникают заболевания под названием гемонхоз.

Высокая зараженность овец гемонхами в весенней период обусловлена максимальной насыщенностью внешней среды (пастбища) инвазионными личинками гемонхов, что создает благоприятные условия для массового заражения животных. Кроме того массовому заражению овец, в этот период, способствует низкая резистентность животных к реинвазии.

Сравнение динамики гемонхоза овец как в полупустынной, так и в предгорной зонах Узбекистана свидетельствует о тенденции нарастания инвазии у овец в осеннее-зимний и весенний периоды, с одновершинным пиком весной (март, апрель).

Для снижения заболеваемости овец гемонхозом мы изучили эффективность некоторых отечественных антгельминтных

препаратов. При этом установлена высокая антигельминтная эффективность медапека 2.5% в условиях Ташкентской и Сурхандарьинской областях.

В целях предупреждения и ликвидации гемонхозов овец в фермерских хозяйствах рекомендуем осуществлять комплекс организационно-хозяйственных, ветеринарно-санитарных и специальных лечебно-профилактических мероприятий с учетом особенностей возникновения и течения эпизоотического процесса.

В результате проведенных исследований можно сделать следующие **выводы**:

1. Изучен состав рода *Haemonchus*-паразитов овец и крупного рогатого скота в Узбекистане, который представлен двумя видами *H. contortus* Rudolphi, 1803 и *H. placei* Place, 1893. Идентифицировать указанные виды только по морфологическим признакам не представляется возможным.

2. Используя генетические подходы дано возможность дифференцировать виды *H. contortus* и *H. placei* и придать им самостоятельность. Так, при сравнительном исследовании нуклеотидных последовательностей участков ITS-2 рибосомального ДНК у этих нематод обнаружены различия по шести нуклеотидам, процентное соотношение которых составило 2.6%, а сиквенсов-по 3 нуклеотидным позициям (24, 205 и 219) представлено переходами между пуринами (A+G). Двухзамещенные нуклеотиды (65 и 196) отмечены в позициях между пуринами и пиримидинами. Кроме того, отмечены различия между пиримидинами в позиции 123.

3. Установлено, что гемонхи обитают на всей поверхности слизистой сычуга овец. При этом, в фундальной и кардиальной частях сычуга концентрируется большинство особей *H. contortus*. Индекс пола высок в популяциях со значительным числом особей обоих полов. У *H. contortus* соотношение самцов и самок составляет 1:2.5.

4. Для культивирования этих нематод *in vitro* наиболее благоприятной средой оказалась Среда 199, где продолжительность жизни гельминтов *H. contortus* и *P. skrjabini* составляло около 6 дней.

5. В гомогенатах нематод *H. contortus* и *P. skrjabini* выявлены ферменты, активизирующие аэробное дыхание, которые являются звеньями основной дыхательной цепи митохондрий (НАДН-оксидаза, сукцинат-оксидаза и цитохромоксидаза). Их активность не стимулируется добавлением цитохрома с у *H. contortus*, но заметно активизируется у *P. skrjabini*. У обоих видов гельминтов выявлена низкая активность указанных ферментов, что, вероятно, связано с паразитическим образом жизни.

6. Нематоды *H. contortus* широко распространены у овец в биогеоценозах Узбекистана. Инвазированность составила у ягнят 52%, а у овец 56%. Животные заражаются в осенне-зимний и весенний периоды. Максимальная зараженность отмечается весной и характеризуется одновершинным пиком.

7. При дегельминтизации мелкого рогатого скота, зараженных гемонхами с применением отечественного препарата-медапек 2.5% эффективность составила 78.6%-82.8%.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абраматов М. Б., Кучбоев А. Э., Голованов В. И. Паразитоценозы сычуга овец в наземных ценозах Узбекистана // Узбекский биологический журнал.-Ташкент, 2010.-№ 5.-С. 36-38.

2. Азимов Д. А. Гельминты овец юга Узбекистана и динамика главнейших гельминтозов: Дис. канд. вет. наук. -М.: ВИГИС, 1963. -155 с.

3. Андреева Н. К. Атлас гельминтов (Стронгилят) сельскохозяйственных и диких жвачных Казахстана. -Ташкент, 1957. -215 с.

4. Архипов И. А. Этапы создания антигельминтиков и перспективы развития экспериментальной терапии гельминтозов животных в России // Российский паразитологический журнал.-Москва, 2007. -№ 1.-С.67-73.

5. Асадов С. М., Гусейнов А. Н. К распространению возбудителя гемонхоза у жвачных в Азербайджане // Изв. АН АзССР. Сер. биол. и мед. наук.-Баку, 1963. -№ 5.-С. 35-41.

6. Губайдулин Н. А., Беисова Т. К. К фауне гельминтов овец восточного Казахстана // Паразиты сельхоз. животных Казахстана / I. Изд-во АН КазССР.-Алма-Ата. 1962.-С. 125-127.

7. Гусейнов А. Н. Экспериментальное изучение специфичности гемонхов овец и крупного рогатого скота // Докл. АН АзССР. -Баку, 1967.-№2 (23).-С. 71-75.

8. Дадаев С. Д. Гельминты позвоночных подотряда Ruminantia Scopoli, 1777 фауны Узбекистана: Автореф. дис. докт. биол. наук-Ташкент, 1997. -37 с.

9. Даскалов П. Принос за ревизия на род *Haemonchus* Cobb, 1898 // Изв. Центр. хелминтол. лаб. -София, 1957. -№2. -Р. 113-120.

10. Даскалов П. Принос към дифференциалната диагноза между *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) Cobb, 1898 и *Haemonchus placei* (Place, 1893) Ransom, 1911 // Изв. Центр. хелминтол. лаб. -София, 1960. -№5. -Р. 23-31.

11. Даскалов П. Върху инвазията на овцете и говедата в България с *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) Cobb, 1898 и

Haemonchus placei (Place, 1893) Ransom, 1911 // Изв. Център. хелминтол. лаб. –София, 1961. –№6. –Р. 47-53.

12. Даскалов П. Морфологично и метрична характеристика на *Haemonchus placei* (Place, 1893) Ransom, 1911, изолирован от говеда в България // Изв. Център. хелминтол. лаб. –София, 1961. –№6. –Р. 55-58.

13. Даскалов П. Сравнителни метрични приучвания на *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) Cobb, 1898 у овцете, козите и говедата в България // Изв. Център. хелминтол. лаб. –София, 1963. –№8. –Р. 31-38.

14. Даскалов П. Върху морфологичното разнообразие на женските *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) Cobb, 1898 // Изв. Център. хелминтол. лаб. –София, 1963. –№8. –Р. 39-54.

15. Даскалов П. Към въпроса за видовата принадлежност на хемонхусите по козите // Изв. Център. хелминтол. лаб. –София, 1965. –№10. –Р. 19-26.

16. Даскалов П. Върху вътревидова структура на *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) Cobb, 1898. III. Опити за изолиране и поддържане на морфологично еднотипки щамове // Изв. Център. хелминтол. лаб. –София, 1968. –№12. –Р. 63-77.

17. Даскалов П. Върху вътревидова структура на *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) Cobb, 1898. III. Опити за кръстоване на изолирвани морфологично еднотипни изамове с езиковидна клапа и пъпковиден израстък // Изв. Център. хелминтол. лаб. –София, 1969. –№13. –Р. 33-48.

18. Даскалов П. Върху вътревидова структура на *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) Cobb, 1898. III. Опити за засняване на генетичната обусловеност на гладките женски гемонхуси // Изв. Център. хелминтол. лаб. –София, 1969. –№13. –Р. 49-60.

19. Зимин Ю. М. Гельминты коз Ферганской долины: Автореф. дисс. канд. биол. наук. –Ташкент, 1974. –20 с.

20. Ивашкин В. М., Орипов А. О., Сонин М. Д. Определитель гельминтов мелкого рогатого скота. –М.: Наука, 1989. –255 с

21. Иргашев И.Х. Гельминты и гельминтозы каракульских овец. –Ташкент: Фан, 1973. –284 с.

22. Карамендин О. С. К фауне гельминтов крупного рогатого скота восточного Казахстана // Паразиты сельхоз. животных Казахстана / I. Изд-во АН КазССР.-Алма-Ата, 1962.-С. 152-154.

23. Лавров Л. И. К гельминтофауне коз южного Казахстана // Паразиты сельхоз. животных Казахстана / I. Изд-во АН КазССР.-Алма-Ата, 1962.-С. 112-120.

24. Лысенко А. А. О некоторых биологических особенностях *Haemonchus contortus* в организме овец // Тр. Новочеркас. зоовет. ин-та. 1958. вып. 10.-С. 313-318.

25. Лысенко А. А. Гемонхоз овец: Автореф. дис....докт. вет. наук.-М.: 1962. -35 с.

26. Матчанов Н. М., Дадаев С. Эколого-фаунистический анализ гельминтов домашних копытных животных Узбекистана // Гельминты, как компоненты наземных биоценозов Узбекистана: Сб. науч.тр.-Ташкент: Фан, 1987.-С.4-30.

27. Матчанов Н. М., Дадаев С. Д., Кабилов Т. К., Сиддиков Х. Б. Гельминты животных пустынных биоценозов Узбекистана-Ташкент: Фан, 1989. -104 с.

28. Методические указания к лабораторным занятиям по курсу «Физиология человека и животных» часть 1. / Алматов К. Т., Ахмеров Р. Н., Зарипов Б. З., Иргашев М. С., Алламурастов Ш. И.-Ташкент: Университет, 1993. -50 с.

29. Мирзаев Ш. М. К изучению влияния гемонхозной инвазии на секреторную функцию сычуга овец // Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии животных.-Ташкент, 1972.-С. 133-135.

30. Намжилын Д. Эпизоотология желудочно-кишечных стронгилятозов овец в лесостепной зоне МНР // Бюл. Всес. ин-та гельминтол.-Москва, 1989. -№ 51.-С.45-48.

31. Никольский Я.Д. К вопросу эпизоотологии гемонхоза овец в Узбекистане // Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии.-Фрунзе, 1964.-С. 328-329.

32. Ньюрба Ф. И. Выживаемость личинок *Haemonchus contortus* в условиях степной зоны юга Украины // Инфекц. и инвазион. болезни сельхоз. животных.-Одесса, 1982.-С.52-53.

33. Орипов А. Изменение крови при экспериментальном гемонхозе у ягнят // Природноочаговые болезни и вопросы паразитологии в Республиках Средней Азии и Казахстане.- Душанбе, 1969.-С.172-173.

34. Орипов А. О. Трихостронгилидозы овец в Узбекистане и меры борьбы с ними: Автореф. дис.... докт. вет. наук.-М.: ВИГИС. 1983. -35 с.

35. Осипов П. П. Гельминтофауна крупного рогатого скота Актюбинской области // Паразиты сельскохозяйственных животных Казахстана.-Алма-Ата, 1962.- С.155-161.

36. Осипов П. П. Гельминты овец и коз Актюбинский области // Паразиты сельскохозяйственных животных Казахстана.-Алма-Ата, 1962.-С. 103-111.

37. Певнева В. Д. О видовом составе возбудителей гемонхоза крупного рогатого скота в СССР. Автореф. дис...канд. вет. наук. М.: ВИГИС. 1966.-15 с.

38. Певнева В. Д. О видовом составе гемонхов (Nematoda: Trichostrongylidae) в СССР. // Зоол. журн.-М.: 1966. -№8 (45).- С.1121-1129.

39. Прядко Э. И. О видовой принадлежности гемонхов в Казахстане // Паразиты сельхоз. животных Казахстана.-Алма-Ата, 1962.-С. 97-102.

40. Прядко Э. И. Гельминты крупного рогатого скота юго-востока Казахстана: Автореф. дисс. канд. биол. наук.-Алма-Ата, 1962. -16 с.

41. Пустовой И. Ф. Межвидовые взаимоотношения стронгилят пищеварительного тракта овец // Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии животных.-Ташкент, 1972.-С.143-147.

42. Сигачева Ю. П., Рыжова М. С. Возбудители стронгилятозов овец Черноземья // Бюл. Всес. ин-та гельминтол. -М.: 1989. -№ 51. -С.78-79.

43. Скрябин К.И. Методы полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая и человека.-М.: МГУ, 1928. -45 с.

44. Скрябин К. И., Шихобалова Н. П., Шульц Р. С. Трихостронгилиды животных и человека. -М.: 1954. -683 с.

45. Сопрунов Ф. Ф. Молекулярные основы паразитологии.-М.: Наука, 1987. -223 с.

46. Султанов М. А., Азимов Д. А., Гехтин В. И., Муминов П. А. Гельминты домашних млекопитающих Узбекистана.-Ташкент, Фан, 1975. -184 с.

47. Трач В. Н. Материалы по сезонной динамике стронгилят овец в Киевском Полесье // Вопросы экологии.-Киев, 1959. Т.3.-С. 119-131.

48. Трач В. Н. Некоторые данные о стронгилятах овец, коз и крупного рогатого скота в горных и предгорных районах Украинских Карпат / Конф. по вивченню флори і фауни Карпат та прилеглих територій: Тез. доп.-Киев, 1960.-С. 373-376.

49. Трач В. Н. Некоторые особенности распространения стронгилят овец, коз и крупного рогатого скота на территории Лесостепи Украины // Сб. работ Зоол. музея.-Киев, АН УССР, 1961. -вып. 30.-С.40-57.

50. Трач В. Н. К систематике гемонхов, выявленных у домашних жвачных на территории УССР // Проблемы паразитологии: Тр. 7-й науч. конф. паразитологов УССР.-Киев, 1972. ч. 2.-С. 236-238.

51. Трач В. Н. Сравнительная морфология, систематика и эколого-фаунистическая характеристика стронгилят домашних жвачных животных УССР: Автореф. дис. ... докт. биол. наук.-М.: 1975. -51 с.

52. Филиппов В. В. Эпизоотология гельминтозов сельскохозяйственных животных.-М.: Агропромиздат, 1988. -207 с.

53. Черткова А. Н., Косупко Г. А. Гельминтофауна зубров Хоперского государственного заповедника и анализ некоторых литературных данных о специфичности видов гемонхусов крупного рогатого скота и овец // Сб. работ по гельминтологии с-х животных.-М., 1967. -вып. 13.-С. 50-62.

54. Шульц Р. С., Диков Г. И. Гельминты и гельминтозы сельхоз. животных.-Алма-Ата, Кайнар, 1964. -388 с.

55. Adams D. B. Developmental arrest of *Haemonchus contortus* in sheep treated with a corticosteroid // Int. J. Parasitol. 1986. -№6 (16). -P. 659-664.

56. Allen R. W., Samson K. S., Wilson G. I. Partial immunity in sheep induced by *Haemonchus* sp. isolated from pronghorn antelope: effect of age of sheep host and chemical abbreviation of infections // J. Parasitol. 1970. -№4 (56). -P. 759-767.

57. Allonby E. W., Urquhart G. M. Self-cure *Haemonchus contortus* infections under field conditions // Parasitology. 1973. - №1 (66). -P. 43-53.

58. Almeida L. J. Revisao do genero *Haemonchus* Cobb, 1898 (Nemotoda: Trichostrongylidae) // Mem. Inst. O. Cruz. 1935. -№30. -P. 57-114.

59. Altaif K. I., Dargie J. D. Genetic resistance of sheep *Haemonchus contortus* // Vet. Bull. 1976. -№47. -P. 2127.

60. Anderson R.C. Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission.-New York: CAB International, 2000. - 650 p.

61. Ayalen L. Studies on the inhibition of development of *Haemonchus contortus* a comparison of the induction of inhibition in lactating and non-lactating ewes // Can. Vet. J. 1972. -№9 (13). -P. 218-219.

62. Barger I. A., Le Jambre L.F., Georgi J. R., Davies H. I. Regulation of *Haemonchus contortus* population in sheep exposed to continuous infection // Int. J. Parasitol. 1985. -№5 (15). -P. 529-533.

63. Berrie D. A., East I. J., Bourne A. S., Bremner K. C. Differential recoveries from faecal cultures of larvae of some gastrointestinal nematodes of cattle // J. Helminthol. 1988. -№62 (2). -P.110-114.

64. Blitz N. M. Gibbs H. C. Morphological characterization of the stage of arrested development of *Haemonchus contortus* in sheep // Can. J. Zool. 1971. -№7 (49). -P. 991-995.

65. Blitz N. M. Gibbs H. C. Studies on the arrested development of *Haemonchus contortus* in sheep. II. Termination of arrested development and the spring rise phenomenon // Int. J. Parasitology. 1972. -№2 (8). -P. 133-135.

66. Blouin M. S., Yowell C.A., Courtney C. H., Dame J. B. Host movement and the genetic structure of populations of parasitic nematodes // Genetics. 1995. -№141. -P. 1007-1014.

67. Blouin M. S., Yowell C. A., Courtney C. H., Dame J. B. *Haemonchus placei* and *Haemonchus contortus* are distinct species based on mtDNA evidence // Int. J. Parasitol. 1997. -№27 (11). - P.1383-1387.
68. Boag Brian., Thomas Robert J. The effect of temperature on the survival of infective larvae of nematodes // J. Parasitol. 1985. -№3 (71). -P. 383-384.
69. Boomker I., Horak I. G., Gibbons Lynda M., Yos Vide. *Haemonchus contortus* from the voral ribbok, *Pelea capreolus*, and the bontebok, *Damaliscus dorcas dorcas*, in the Bontebok National park // Onderstepoort J.Vet.Res. 1983. -№3 (50). -P. 179-181.
70. Borgsteede F. H. M., Jansen J., van Nispen tot Pannerden H. P. M., van der Burg W.P.J., Noorman N., Poutsma J., Kotter J.F. Untersuchungen uber die Helminthen-Fauna beim reh (*Capreolus capreolus* L.) in den Niederlanden // Z. Jagdwiss. 1990. -№2 (36). - P. 104-109.
71. Bradley R. E., Radhakrishnan C. V., Patil-Kurkarni V. G., Logging P. E. Responaea in Florida Native and Rambouillet lambs exposed to one and two oral doses of *Haemonchus contortus* // Amer. J. Vet. Res. 1973. -№6 (34). -P. 726-735.
72. Bremner K. C. The parasitic life-cycle of *Haemonchus placei* (Place, 1893) Ransom (Nemotoda: Trichostrongylidae) // Austral. J. Zool. 1956. -№2 (4). -P. 146-151.
73. Bryla J. Inhibitors of mitochondrial anion transport // In: Inhibitors of Mitochondrial Function. (M. Erecinska, D.F. Wilson, eds) / Pergamon Press, Oxford ets. 1981. -№4. -P. 211-259.
74. Cabaret J. Variations qualitatives et quantitatives dez population d'*Haemonchus contortus* chez les ovins dans deux regions du Maroc // Rev. med. vet. 1979. -№7 (130). -P. 1017-1025.
75. Callaghan M. J., Beh K. J. Organisation of the genome a parasitic trichostrongylids of sheep // Bull. Soc. fr. parasitol. 1990. -№1 (8). -P. 25-29.
76. Callaghan M. J., Beh K. J. Characterization of a tandemly repetitive DNA sequence from *Haemonchus contortus* // Int. J. Parasitol. 1994. -№24 (1). -P. 137-141.
77. Campos R. Ricardo., Herrera R. David., Quiroz R. Hector. Diagnostico *in vitro* de *Haemonchus contortus* resistente al

albendazol, fenbendazol, oxfendazol y febentel en tros rebanos ovinos Tabasco o Pilibuey // Vet. Mex. 1992. -№1 (23). -P. 51-56.

78. Chance B., Williams C.R. Respiratory enzymes in oxidative phosphorylation // J. Biol. Chem. 1955. -№1 (217). -P. 383-427.

79. Chartier C. Development et survie d'*Haemonchus contortus* d'origine ovine sur parcelle a Bunia (Ituri, Zaire) // Rev. elev. et med. vet. pays.trop. 1991. -№2 (44). -P.169-174.

80. Chiejina S. N., Fakae B. B. The ecology of infective larvae of bovine gastrointestinal trichostrongylids in dry season contaminated pastures in the Nigerian derived savanna // J. Helminthol. 1989. -№2 (63). -P.127-139.

81. Chitwood M. B. Intraspecific variation parasitic nematodes. // Syst. Zool. 1957. -№1 (6). -P.19-24.

82. Christie M. G., Brambell M. R., Charleston W. A. Resistance to a challenge infection with *Haemonchus contortus* conferred by previous experience of immature stage only // J. Comp. Pathol. and Therap. 1964. -№4 (74). -P. 427-434.

83. Christie M. G., Brambell M. R., Charleston W. A. Worm populations in sheep in young sheep dosed daily with 10 000 larvae of *Haemonchus contortus* // J. Comp. Pathol. and Therap. 1964. -№4 (74). -P. 435-445.

84. Christie M. G., Brambell M. R. Acquired resistance to *Haemonchus contortus* in young lambs // J.Comp.Pathol. and Therap. 1966. -№3 (76). -P. 207-216.

85. Christie M. G., Brambell M. R. The seven-day growth of *Haemonchus contortus* compared in worm-free and experienced sheep // J.Comp.Pathol. and Therap. 1967. -№6 (77). -P. 99-105.

86. Coadwell W. J., Ward P.F. Observations on the development of *Haemonchus contortus* in young sheep given infection // Parasitology. 1975. -№3 (71). -P. 505-515.

87. Coadwell W. J., Ward P. F. Annual variation in the growth of *Haemonchus contortus* in experimental infections of sheep and its relation to arrested development // Parasitology. 1977. -№2 (74). -P. 121-132.

88. Conway D. R., Whitlock J. H. A study of the variables influencing artificial infections with *Haemonchus contortus* // Cornell Vet. 1965. -№1 (55). -P. 19-54.

89. Dakkak A., Dorchie Ph. Cinetique des populations des vers des differents stades evolutifs de *Haemonchus contortus* et leur distribution chez le mouton arpes infestation experimentale unique // Amn. Rech. Vet. 1984. -№4 (15). -P. 475-482.

90. Dallas J. F., Irvine R.J., Halvorsen O. DNA evidence that *Ostertagia gruehneri* and *Ostertagia arctica* (Nematoda: Ostertagiinae) in reindeer from Norway and Svalbard are conspecific // Int. J. Parasitol. 2000. -№30 (5). -P. 655-658.

91. Das K. M., Whitlock J. H. Subspeciation in *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) Nematoda, Trichostrongylidea // Cornell. Vet. 1960. -№2 (50) -P. 182-187.

92. Dauvres Frank W., Fetterer Raymond H. Survival of *Haemonchus contortus* adults in defined, semi-defined, and complex cell-free media // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1986. -№2 (53). -P. 263-269.

93. Davey K. G., Sommerville R. I. Changes in optical path difference in the oesophageal region and the excretory cells during exsheathment in *Haemonchus contortus* // Int. J. Parasitology. 1982. -№6 (12). -P. 589-591.

94. Diez N., Diez P., Cordero M., Mezo M. Ovine gastric trichostrongylidae models of generic associations // Bull. Soc. fr. parasitol. 1990. -№2 (8). -P. 669-672.

95. Dineen J. K., Donald A. D., Wagland B. M., Offner J. The dynamics of the host-parasite relationship. III. The response of sheep to primary infection with *Haemonchus contortus* // Parasitology. 1965. -№3 (55). -P. 515-525.

96. Dineen J. K., Wagland B. M. The dynamics of the host-parasite relationship. V. Evidence for immunological exhaustion in sheep experimentally infected with *Haemonchus contortus* // Parasitology. 1966. -№4 (56). -P. 665-677.

97. Dobson C. Host endocrine interactions with nematode infections. I. Effect of sex, gonadectomy and thyroidectomy on experimental infections in lambs // Exp. Parasitol. 1964. -№3 (15). -P. 200-212.

98. Donald A. D., Dineen J. K., Adams D.B. The dynamics of the host-parasite relationship. VII. The effect of discontinuity of infection on resistance to *Haemonchus contortus* in sheep // Parasitology. 1969. -№3 (59). -P. 497-503.

99. Drudge J. H., Leland S. C., Wyant G. N. Strain variations in the response of sheep nematodes to the action of Phenothiazine. I. Studies of mixed infections in experimental animals // Amer. J. Vet. Res. 1957. -№18. -P. 133-141.

100. Dutt S. C., Sahai B. N. Redescriptions of *Haemonchus longistipes* Railliet et Henry, 1909 and *H. bispinosus* (Molin, 1860) with remarks on the taxonomic status of *H. placei* (Place, 1893) (Nematoda: Trichostrongylidae) // Indian J. Helminthol. Calcutta, 1966. -№2 (18). -P. 104-113.

101. Gamble H. R., Lichtenfels J. R., Purcell J.P. Light and scanning electron microscopy of the ecdysis of *Haemonchus contortus* infective larvae // J. Parasitol. 1989. -№2 (75). -P. 303-307.

102. Gasbarre L. C., Smith L. L., Hoberg E., Pilitt P. A. Further characterization of a cattle nematode population with demonstrated resistance to current anthelmintics // Vet. Parasitol. 2009. -№166 (3-4). -P. 275-280.

103. Gasbarre L. C., Smith L. L., Lichtenfels J. R., Pilitt P. A. The identification of cattle nematode parasites resistant to multiple classes of anthelmintics in a commercial cattle population in the US // Vet. Parasitol. 2009. -№166 (3-4). -P. 281-285.

104. Gasser R. B., Chilton N.B., Hoster H., Beveridge I. Rapid sequencing of rDNA from single worms and eggs of parasitic helminthes // Nucleic. Acids. Res. 1993. -№21. -P. 2525-2526.

105. Gennari S. M., Bressan M. C., Rogero J. R., MacLean J. M., Duncan J.L. Pathophysiology of *Haemonchus placei* infection in calves // Vet. Parasitol. 1991. -№38 (2-3). -P. 163-172.

106. Gibbons L. M. Revision of the genus *Haemonchus contortus* Cobb, (Nematoda: Trichostrongylidae) // System. Parasitol. 1979. -№1 (10). -P. 3-24.

107. Giudici C. J., Cabaret J., Durette-Desset M. C. Description of *Haemonchus placei* (Place, 1893) (Nematoda, Trichostrongylidae, Haemonchinae), identification and intra-specific morphologic variability // Parasite. 1999. -№6 (4). -P. 333-342.

108. Grisi L. Morfologia das processos vulvares de *Haemonchus similis* Travassos, 1914 em *Bos indicus* L., no Brasil (Nematoda: Trichostrongylidae). // Rev. Brasil. Boil. 1972. -№1 (32). -P. 75-79.

109. Gruner L., Mauleon H., Hubert J., Sauve C. A study of ovine gastro-intestinal strongylosis in a sheep flock on permanent pasture. II. Population dynamics of parasites on the pasture in 1977 and an epidemiological interpretation // Ann.rech. vet. 1980. -№2 (11). -P. 133-140.

110. Gruner L., Mauleon H., Sauve Ch. Migrations of trichostrongyle infective larval experiments with ovine parasites in soil // Ann. Rech. Vet. 1982. -№1 (13). -P. 51-59.

111. Gruner L., Peloille M., Sauve Ch., Cartet J. Survie et conservation de nematodes trichostrongylides apres ingestions par des ovins de trois hyphomycetes predateurs // C.R. Acad. Sci. 1985. -№14 (300). -P. 525-528.

112. Hatefi Y., Lester R.L. Studies on the mechanism of oxidative phosphorylation. III. Phosphorylating particle types from heart // Biochem.Biophys.Acta, 1958. -№1 (27). -P. 83-88.

113. Herlich H., Porter D. A., Knight R. A. A study of *Haemonchus* in cattle and sheep // Amer. J. Vet. Res. 1958, -№73 (19). -P. 866-872.

114. Hoberg E. P., Lichtenfels J. R., Gibbons L. Phylogeny for species of *Haemonchus* (Nematoda: Trichostrongyloidea): considerations of their evolutionary history and global biogeography among Camelidae and Pecora (Artiodactyla) // Journal of Parasitology. 2004. -№ 90 (5). -P. 1085-1102.

115. Honowska Maria. Store energetic materials in *Haemonchus contortus* (Nematoda, Trichostrongylidae) in the different stages of its ontogenesis // Acta parasitol. Pol. 1981. -№12 (28). -P. 203-210.

116. Hu M., He L., Campbell B.E., Zhong W., Sternberg P.W., Gasser R.B. A vacuolar-type proton (H(+)) translocating ATPase alpha subunit encoded by the Hc-vha-6 gene of *Haemonchus contortus* // Mol. Cell. Probes. 2010. -№2 (4). -P. 1023-1029.

117. Isakovich J., Torrealba J., Materan J. M. Aspectos epidemiologicos de nematodos gastro-intestinales de caprinos en Venezuela // Vet. trop. 1977. -№1 (2). -P. 69-78.

118. Jacquiet P., Humbert J. F., Comes A. M., Cabaret J., Thiam A., Cheikh D. Ecological, morphological and genetic characterization of sympatric *Haemonchus spp.* parasites of domestic ruminants in Mauritania // Parasitology. 1995. -№110 (4). -P. 483-492.

119. Jacquet P., Cabaret J., Cheikh D., Thiam E. Identification of *Haemonchus species* in domestic ruminants based on morphometrics of spicules // Parasitol. Res. 1997. -№83 (1). -P. 82-86.

120. Jurasek M. E., Bishop-Stewart J.K., Storey B.E., Kaplan R. M., Kent M. L. Modification and further evaluation of a fluorescein-labeled peanut agglutinin test for identification of *Haemonchus contortus* eggs // Vet. Parasitol. 2010. -№169 (1-2). -P. 209-213.

121. Kadhim J. K. Gastrointestinal helminth parasites of Cattle in Iraq: investigations on the worm burden and seasonal incidence // Bull. Soc. fr. parasitol. 1990. -№2 (8). -P. 679-684.

122. Kapur Jyotika, Sood M. L. Amino acid composition of the adults of *Haemonchus contortus* (Nematoda: Trichostrongylidae) // Helminthologia (CSSR). 1984. -№4 (21). -P. 267-273.

123. Kapur Jyotika, Sood M. L. *Haemonchus contortus*: qualitative and quantitative analysis of lipids // Zbl. Veterinarmed. 1985. -№5 (B32). -P. 345-353.

124. Kaufmann J., Pfister K. The seasonal epidemiology of gastrointestinal nematodes in N'Dama cattle in the Gambia // Vet. Parasitol. 1990. -№1 (37). -P. 45-54.

125. Knight R.A., Rodgers D. Age resistance of lambs to single inoculation with *Haemonchus contortus* // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1974. -№1 (41). -P.16.

126. Le Jambre L. F., Whitlock J. H. Seasonal fluctuation in linguiform morphs of *Haemonchus contortus cayugensis* // Ibid. 1968. -№4 (54). -P. 827-830.

127. Le Jambre L. F., Ractliffe L. H. Response of *Haemonchus contortus cayugensis* to a change in the ratio of smooth to linguiform // Ibid. 1976. -№2 (73). -P. 213-222.

128. Le Jambre L. F., Hybridization studies of *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) and *H. placei* (Place, 1893) (Nematoda: Trichostrongylidae) // Int. J. Parasitol. 1979. -№5 (9). -P. 455-463.

129. Le Jambre L.F., Roval W. M. Meiotic abnormalities in backcross lines of hybrid *Haemonchus* // Ibid. 1980. -№4 (10). -P. 281-286.

130. Le Jambre L.F. Hybridization of Australian *Haemonchus placei* (Place, 1893), *Haemonchus contortus cayugensis* (Das &

Whitlock, 1960) and *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) from Louisiana // *Ibid.* 1981. -№4 (11). -P. 323-330.

131. Lichtenfels J. R., Pilitt P. A., Le Jambre L. F. Cuticular Ridge Patterns of *Haemonchus contortus* and *Haemonchus placei* (Nematoda: Trichostrongyloidea) // *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 1986. -№1 (53). -P. 94-101.

132. Lichtenfels J. R., Pilitt P. A., Le Jambre L. F. Spicule lengths of the ruminant stomach nematodes *Haemonchus contortus*, *Haemonchus placei* and their hybrids // *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 1988. -№55 (1). -P. 97-100.

133. Lichtenfels J. R., Wergin W. P. Sublateral hypodermal chords in *Haemonchus* (Nematoda: Trichostrongyloidea) description and potential as a systematic character // *Journal of Parasitology.* 1994. - №80 (4). -P. 620-624.

134. Lichtenfels J. R., Pilitt P. A., Hoberg E. P. New morphological characters for identifying individual specimens of *Haemonchus* spp. (Nematoda: Trichostrongyloidea) and a key to species in ruminants of North America // *Journal of Parasitology.* 1994. -№80 (1). -P. 107-119.

135. Lichtenfels J. R., Pilitt P. A. Synlophe patterns of the Haemonchinae of ruminants (Nematoda: Trichostrongyloidea) // *Journal of Parasitology.* 2000. -№86 (5). -P. 1093-1098.

136. Lyndal-Murphy M., Rogers D., Ehrlich W.K., James P.J., Pepper P.M. Reduced efficacy of macrocyclic lactone treatments in controlling gastrointestinal nematode infections of weaner dairy calves in subtropical eastern Australia // *Vet Parasitol.* 2010. - №168 (1-2). -P. 146-150.

137. Madsen H., Whitlock J. H. The inheritance of resistance to trichostrongylosis in sheep. // III Preliminary studies using a gastric pouch. *Cornel Vet.* 1958. -№48. -P. 145-164.

138. Malczewski A. Gastro-intestinal helminthes of ruminants in Poland. II. Pathogenesis and pathology in experimental *Haemonchus contortus* infection in lambs // *Acta parasitol. pol.* 1970. -№36 (18). -P. 399-415.

139. Manju L., Sharm A. K., Las S.S. Some chromosomal information in *Haemonchus contortus* Cobb., 1898. // *Cytologia.* 1985. -№4 (50). -P. 855-857.

140. Mansfield M. E., Todd K. S., Levine N. D. Developmental arrest of *Haemonchus contortus* larvae in lambs given larval inoculum exposed to different temperatures and storage conditions // Amer. J. Vet. Res. 1977. -№6 (38). -P. 803-806.
141. Mapes C. J., Coop R. L. Effect of concurrent and terminated infections of *Haemonchus contortus* on the development and reproductive capacity of *Nematodirus battus* // J. Comp. Pathol. and Therap. 1971. -№4 (81). -P. 479-492.
142. Martinez Gomez F. Formula del proceso vulvar de *Haemonchus contortus* (Nemotoda: Trichostrongylidae) en ovejas espanolas, con la descripcion de una posible subespecie, *H. contortus hispanicus* // Rev. iber. Parasitol. 1968. -№4 (28). -P. 473-477.
143. McCulloch B., Kuhn H.G., Dalbock R.R. The relation of climate and topography to worm egg counts of gastrointestinal nematodes of sheep in the eastern Cape // Onderstepoort J. Vet. Res. 1984. -№4 (51). -P. 223-238.
144. McKenna P.B. The effect of season on the constancy of the vulval flap formula of *Haemonchus contortus* // N.Z.J. Agr. Res. 1971. -№4 (14). P.915-922.
145. McKenna P. B. The effect of storage on the infectivity and parasitic development of third-stage *Haemonchus contortus* larvae in sheep // Res. Vet. Sci. 1973. -№3 (14). -P. 312-316.
146. McKenna P. B. The persistence and fate of inhibited *Haemonchus contortus* larvae in young sheep // N.Z.Vet. J. 1974. -№7 (22). -P. 122-126.
147. Mendez M., Cabo J. L. Determinacion del periodo prepatente de *Haemonchus contortus* en ovinos//Cienc. tecn. en agric. vet. 1980. -№1 (2). -P. 19-30.
148. Mes T.H. Purifying selection and demographic expansion affect sequence diversity of the ligand-binding domain of a glutamate-gated chloride channel gene of *Haemonchus placei* // J. Mol. Evol. 2004. -№58 (4). -P. 466-478.
149. Onar E. The effect of third and fourth stage larvae on the development of resistance to *Haemonchus contortus* in sheep // Pendik Vet. Kontrol Arast. Enst. Derg. 1969. -№2 (2). -P. 140-148.
150. Onyali I. O., Nwaogru O. C. Inhibited development of *Haemonchus contortus* of sheep in the Southern Guinea savanna zone of Nigeria // Acta parasitol. pol. 1991. -№4 (36). -P. 187-190.

151. Onyiah L. C. A stochastic development fraction model for predicting the development of the nematode parasite of sheep, *Haemonchus contortus* from egg to infective larvae under the influence of temperature // J. Therm. Biol. 1986. -№4 (10). -P. 191-197.

152. Pandey V.S. *Haemonchus contortus* with low inhibited development in sheep from the highveld of Zimbabwe // Vet. Parasitol. 1990. -№3-4 (36). -P. 347-351.

153. Patyk S. Helminth in the alimentary tract of cattle in West Poland // Acta parasitol. pol. 1960. -№14 (8). -P. 231-253.

154. Patyk S. O roznicach miedzy nicieniem *Haemonchus pasozytujacum* u bydla i owiec // Wiad. Parazytol. 1961. -№2 (7). -P. 309-313.

155. Pradhan S. L., Jonstone I. L. *Haemonchus contortus*-the effect on lambs of prolonged exposure to daily and weekly doses of infective larvae // Parasitology. 1972. -№1 (64). -P. 143-152.

156. Preston J. M., Karstad I., Woodford M. H., Allonby E. W. Experimental transmission of gastro-intestinal nematodes between sheep (*Ovis aries*) and Thomson's gazelles (*Gazella thomsonii*) // J. Wildlife Diseases. 1979. -№3 (15). -P. 399-404.

157. Ractliffe L.H., Le Jambre L.F. Increase of rate of egg production with growth in some intestinal nematodes of sheep and horses // Int. J. Parasitol. 1971. -№2 (1). -P. 153-156.

158. Ramp Eckert J., Christen C. Erfahrungen mit der Gefrierkonservierung dritter Larvenstadien von Trichostrongyliden der Wiederkauer // Schweiz. Arch. Tierheilk. 1986. -№2 (128). -P. 79-86.

159. Ranjan S., Search R., Szewczyk E., Amodie D., Pollet R., Rugg D. Evaluation of the persistent activity of moxidectin (10%) long-acting (LA) injectable formulation against *Dictyocaulus viviparus*, *Haemonchus placei*, *Trichostrongylus axei* and *Oesophagostomum radiatum* infections in cattle // Vet. Parasitol. 2010. -№167 (1). -P. 50-54.

160. Rao N. S. K., Rahman S. A. The vulval flap formula of *Haemonchus contortus* from local sheep // Mysore J. Agric. Sci. 1967. -№3 (1). -P. 168-175.

161. Rao S. R., Ghafoor M. A. Studies on eight morphological variant females of *Haemonchus similis* Travassos, 1914 (Nematoda:

Trichostrongylidae) from Indian cattle (*Bos indicus*) // Ind. J. Vet. Sci. 1968. -№3 (38). -P. 471-477.

162. Reinecke R. K., de Villiers I. L., Joubert Gerda. Studies on *haemonchus contortus*. VII Attempts to protect suckling lambs against infestation with *H. contortus* // Onders te poort I. Vet. Res. 1982. - № 3 (49). -P. 149-150.

163. Rew Robert S., Campbell William C. Infectivity of *Haemonchus contortus* in sheep after freezing for ten years over liquid nitrogen // J. Parasitol. 1983. -№1 (69). -P. 251-252.

164. Richard D. L'haemonchose du dromadaire // Rev. elev. et med. vet. pays. trop. 1989. -№1 (42). -P. 45-53.

165. Riggs N. L. Experimental cross-infections of *Haemonchus placei* (Place, 1893) in sheep and cattle // Vet. Parasitol. 2001. -№ 94 (3). -P. 191-197.

166. Roberts F. H. S., Turner H. N., McKevevtt M. On the specific distinctness of the ovine and bovine "strains" of *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) Cobb (Nematoda: Trichostrongylidae) // Austral. J. Zool. 1954. -№2 (2). -P. 275-295.

167. Roberts F. H. S., Bremner K. C. The susceptibility of cattle to natural infestations of the nematode *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) Cobb, 1898 // Ibid. 1955. -№5 (31). -P.133-134.

168. Roberts F. H. S. Reactions of calves to infestation with the stomach worm, *Haemonchus placei* (Place, 1893) Ransom, 1911 // Austral. J. Agr. Res., 1957. -№6 (8). -P. 740-767.

169. Ross J. G. Association of detectable antibodies produced by *Haemonchus* spp. Infections in cattle, with serum globulin fractions // Nature. London. 1961. -№ 4780 (190). -P. 1019-1020.

170. Ross J. G. The role of the larval stages of *Haemonchus placei* infections of cattle in immunity // J. Helminthol., 1963. -№4 (37) -P. 359-368.

171. Ross J. G. Immunogenetic activity of the larval stages of *Haemonchus placei* // Nature. London. 1963. -№4873 (197). -P. 1221-1222.

172. Saddiqi H. A., Iqbal Z., Khan M. N., Sarwar M., Muhammad G., Yaseen M., Jabbar A. Evaluation of three Pakistani sheep breeds for their natural resistance to artificial infection of *Haemonchus contortus* // Vet. Parasitol. 2009. -№4. -P. 1156-1162.

173. Sahai B. N., Deo P.G. Studies on *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) Cobbold, 1898 and *Haemonchus bispinosus* (Molin, 1860) Railliet et Henry, 1909 with a note on the synonymy of *Haemonchus placei* (Place, 1893) Ransom (1911) with *H.bispinosus* // Indian J. Helminthol. Calcutta, 1964. -№1(16). -P. 5-11.
174. Sahai B. N., Sinha A. K. A note on the identity of *Haemonchus bispinosus* and *H. contortus* based on genetical development // Indian J. Anim. Sci. 1979. -№2 (49). -P. 161-163.
175. Shavulimo R. S., Rurangirwa F., Ruvama F., Janes A. D., Ellis P. R., McGuire T. Genetic resistance to gastrointestinal nematodes, with special reference to *Haemonchus contortus*, in three breeds of goats in Kenya // Bull. Anim. Health and Prod. 1988. -№3 (36). -P. 233-241.
176. Siefker C., Rickard L. G. Vaccination of calves with *Haemonchus placei* intestinal homogenate // Vet. Parasitol. 2000. -№88 (3-4). -P. 249-260.
177. Silverman P. H., Patterson J. E. Histotrophic (parasitic) stages of *Haemonchus contortus* // Nature. London. 1960. -№4705 (185). -P. 54-55.
178. Smith-Buijs C. M. C., Borgsteede H. M. Effect of cool storage of faecal samples containing *Haemonchus contortus* eggs on the results of an in vitro egg development assay to test anthelmintic resistance // Res. Vet. Sci. 1986. -№1 (40). -P. 4-7.
179. Sommerville R. I. The development of *Haemonchus contortus* to the forth stage in vitro // J. Parasitol. 1966. -№1 (52). -P. 127-136.
180. Sood M. L., Walta J. Spermatogenesis in *Haemonchus contortus* (Nematoda: Trichostrongylidae) // Folia. parasitol. 1981. -№1 (28). -P. 83-87.
181. Sood M. L., Kapur Jyotika. *Haemonchus contortus*: immunodifusion patterns of Antigens from phenotypically different females // Exp. Parasitol. 1982. -№2 (53). -P. 164-169.
182. Srivastava G. C., Chhabra R. C., Bali H. S. On a new species, *Haemonchus ovis* from sheep // Riv. parasitol. 1984.-№ 1 (45). -P. 219-225.
183. Stevenson L. A., Chilton N. B., Gasser R. B. Differentiation of *Haemonchus placei* from *H. contortus* (Nematoda: Trichostrongylidae) by the Ribosomal DNA Second Internal

- Transcribed Spacer // Inter. Journal for Parasitology. 1995. -№4 (25). -P. 483-488.
184. Stewart D. F. Studies on resistance of sheep to infestation with *Haemonchus contortus* and *Trichostrongylus* spp. and on the immunological reactions of sheep exposed to infestation. II. The antibody response to infestation with *H. contortus* // Austral. J. Arg. Res. 1950. -№3 (1). -P. 301-321.
185. Stoll N. R. The wandering of *Haemonchus* in the sheep host // J. Parasitol. 1943. -№6 (29). -P. 407-416.
186. Sukhapesna D. V. A study of the morphological features of Kentucky isolates *Haemonchus* spp. and the biological inter-relationships with special reference to drug resistance: Diss. Abstr. Intern. 1974. // Helminthol. Abstrs. 1978. -№1626 (4).
187. Taylor E. L., Michel J. F. The parasitological and pathological significance of arrested development in Nematodes // J. Helminthol. 1953. -№27 (3-4). -P. 199-205.
188. Threlkeld W. L., Henderson M. E. Helminth parasites of sheep: (Abstr. rept Before 19, Ann. Meet. Virginia Acad. Sci., Sect. boyl., Richmond) // Virginia J. Sci. 1941. -№6 (2). -P. 172-173.
189. Tod M. E. On the morphology of *Haemonchus contortus* (Rudolphi) Cobb (Nematoda: Trichostrongylidae) in sheep and cattle // Austral. J. Zool. 1965. -№5 (13). -P. 773-781.
190. Urquhart G. M., Jarrett E. E. Relationship of age to the immune response in helminth infections (IAEA-PL-339/1) // In: Isotopes and radiation in parasitology. International atomic energy: Vienna. 1970. -P. 1-6.
191. Veglia F. The life-history and anatomy of *Haemonchus contortus* // In. Union S. Afr., 3rd and 4th Reports. Director of veterinary education and Research. 1915. -P. 347-500.
192. Wagland B. M., Dineen J. K. The dynamics of the host-parasite relationship. VI. Regeneration of the immune response in sheep infected with *Haemonchus contortus* // Parasitology. 1967. -№1 (57). -P. 59-65.
193. Waid Douglass D., Pence Danny B., Warren Robert J. Effect of season and physical condition on the gastrointestinal helminth community of white-tailed deer from the Texas Edwards Plateau // J. Wildlife Diseases. 1985. -№3 (21). -P. 264-273.

194. Waruiru R. M., Thamsborg S. M., Nansen P., Kyvsgaard N. C., Bogh H.O., Munyua W.K., Gathuma J.M. The epidemiology of gastrointestinal nematodes of dairy cattle in central Kenya // Trop. Anim. Health. Prod. 2001. -№33 (3). -P. 173-187.

195. Wharton D. A. Ultrastructural changes associated with exsheathment of infective juveniles of *Haemonchus contortus* // Parasitology. 1991. -№3 (103). -P. 413-420.

196. Yadov Arun K., Tandon Veena. Gastrointestinal nematode infections of goats in a sub-tropical and humid zone of India // Vet. Parasitol. 1989. -№2 (33). -P. 135-142.

197. Yazwinski T. A., Tucker C. A., Powell J., Reynolds J., Hornsby P., Johnson Z. Fecal egg count reduction and control trial determinations of anthelmintic efficacies for several parasiticides utilizing a single set of naturally infected calves // Vet. Parasitol. 2009. -№164 (2-4). -P. 232-241.

198. Yi D., Xu L., Yan R., Li X. *Haemonchus contortus*: cloning and characterization of serpin // Exp. Parasitol. 2010. -№25 (4). -P.363-70.

199. Zarlenga D.S., Barry Chute M., Gasbarre L.C., Boyd P.C. A multiplex PCR assay for differentiating economically important gastrointestinal nematodes of cattle // Vet. Parasitol. 2001. -№ 97 (3). -P. 199-209.

200. Zaros L.G., Bricarello P.A., Amarante A.F., Rocha R.A, Kooyman F.N., De Vries E, Coutinho L.L. Cytokine gene expression in response to *Haemonchus placei* infections in Nelore cattle // Vet. Parasitol. 2010. -№171 (1-2). -P. 68-73.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. АСПЕКТЫ ИЗУЧЕННОСТИ НЕМАТОД РОДА <i>HAEMONCHUS</i> COVBOLD, 1898-ЭНДОПАРАЗИТОВ ЖВАЧНЫХ ЖИВОТНЫХ	6
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	28
2.1. Гельминтологические методы и испытание антигельминтных препаратов при гемонхозе жвачных животных	28
2.2. Методы молекулярной биологии.....	30
2.2.1. Сбор материала гемонхов, выделение ДНК и ПЦР амплификации.....	30
2.2.2. ДНК секвенирование и анализ.....	31
2.3. Физиолого-биохимические методы	31
2.3.1. Полярнографический метод изучения аэробного дыхания нематоды <i>Haemonchus contortus</i>	31
2.3.2. Приготовление гомогенизированного препарата гельминтов для изучения митохондриальных ферментов.....	32
2.3.3. Методы изучения активности ферментов дыхательной цепи митохондрий.....	32
ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И МОЛЕКУЛЯРНО-ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕМАТОД РОДА <i>HAEMONCHUS</i> COVBOLD, 1898.....	33
3.1. Анатомо-морфологические особенности нематода рода <i>Haemonchus</i> Cobbold, 1898.....	33
3.1.1. Морфология яиц и инвазионных личинок гемонхов.....	34
3.1.2. Морфология самцов и самок гемонхов: <i>Haemonchus contortus</i> Rudolphi, 1803 и <i>H. placei</i> Place, 1893.....	36
3.2. Молекулярно-генетическая дифференциация гемонхов <i>H. contortus</i> и <i>H. placei</i> на основании нуклеотидных последовательностей второго внутреннего спейсера рибосомальной ДНК.....	45
ГЛАВА 4. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ И МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ РОДА <i>HAEMONCHUS</i> В СИСТЕМЕ «ПАРАЗИТ-ХОЗЯИН» И ОПТИМИЗАЦИЯ МЕТОДОВ ПРОФИЛАКТИКИ ГЕМОХОЗА ОВЕЦ.....	52
4.1. Эколого-функциональные взаимоотношения нематод рода <i>Haemonchus</i> в системе «паразит-хозяин».....	52
4.2. Особенности энергетического обмена нематоды <i>Haemonchus contortus</i>	54

4.2.1. Определение жизнеспособности нематод <i>H. contortus</i> в условиях <i>in vitro</i>	56
4.2.2. Особенности аэробного и тканевого дыхания нематоды <i>H. contortus</i>	58
4.3. Мониторинг эпизоотического процесса при гемонхозе овец.....	62
4.4. Оптимизация методов профилактики гемонхоза овец.....	71
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	74
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	78

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

**Абраматов Мухаммади Бойкобилович,
Кучбоев Абдурахим Эргашович.**

**НЕМАТОДЫ РОДА *HAEMONCHUS* (NEMATODA:
TRICHOSTRONGYLIDAE): МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНЫЕ
ПОДХОДЫ К ИХ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ**

Монография

На русском языке

Редактор: Ш. Ахматов.
Технический редактор: Ш. Рахманов.
Корректор: Ш. Ахматов.
Оператор: К. Темирова.

Лицензия № AI 139, 27. 04. 2009 г. Сдано в набор 15.11.2019 г.
Подпись в печать 06.12.2019 г. Формат 60x84 1/16. Усл. Печ. Лист – 5,53.
Уч-изд. лист-5,80. Тираж 100 экз. Заказ №188. Цена свободная.
Договор 2019 г. стр. 100

Издательство «Насаф». Индекс 180118. город Карши, Проспект
Мустакиллик, 22.

Отпечатано в типографии ООО «Каршиполиграфнашр».
Город Карши, индекс 180118, улица Узбекистон овози, 33

ISBN 978-9943-18-253-0



9 789943 182530