

Б. Ш. ШАЙКЕНОВ

## ЭВОЛЮЦИЯ ВЗАИМОСВЯЗЕЙ ХОЗЯЕВ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ У ТРИХИНЕЛЛ

(Институт зоологии МОН РК)

До 1972 г. считалось, что трихинеллез вызывается единственным возбудителем *Trichinella spiralis* (Owen, 1835). В связи с описанием новых видов-двойников была изучена генетическая самостоятельность пяти видов, установлены ареал и генезис их происхождения. На основе анализа распространения вновь описанных видов и их эволюционных взаимосвязей с хозяевами предложены теоретические предпосылки возникновения видов трихинелл.

Становление учения о трихинеллезе имеет трудный и длительный путь. Несмотря на то, что трихинеллез исследовали многие выдающиеся и известные ученые (Р. Лейкарт, Ф. Ценкер, А. Ц. Герлах, Р. Вирхов, И. Лейди, В. Д. Зеленский, В. И. Циммерман, В. А. Калюс, В. П. Коряжнев, С. Е. Голд, Г. С. Нельсон, З. Козар, Э. Ф. Геллер, Ю. А. Березанцев, А. С. Бессонов, Н. Н. Озерецковская, Е. Меерович), до 1972 г. господствовало воззрение о наличии единственного возбудителя этого заболевания.

Феномен трихинеллеза заключается в распространении по всему миру этой инвазии при «ускользающих» моментах различия в биологии, экологии и почти тождественности морфологии возбудителей. К трудностям получения объективных подтверждений о самостоятельности видов трихинелл в значительной мере добавляются трудности применения теоретических (общегенетических) подходов к познанию видов в гельминтологии. Отчасти это является следствием игнорирования доказательств, полученных на примерах свободноживущих животных. Но неясные вопросы трихинеллеза от этого не исчезают.

Данные, полученные в последние годы на основе новейших методик [1–10, 12], позволяют подтвердить, по крайней мере, в Старом Свете наличие пяти самостоятельных видов трихинелл: *T. spiralis*, *T. britovi*, *T. nelsoni*, *T. nativa* и *T. pseudospiralis*. Реальность существования последних четырех видов подтверждается также тем, что у этих видов установлены ареалы и экологические границы их [6, 7]. Ряд авторов [9, 10] утверждает, что по составу изоэнзимов и исследованиям полимеразной цепной реакции ДНК (RAPD-PCR) [8, 15, 16] различаются еще два вида на Американском и два вида на Африканском

ком континенте и один вид в Папуа-Новой Гвинее. Мы не имели изолятов вновь описанных за последние годы видов и не проводили экспериментальные исследования по их генетической идентификации.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основу работы положена идентификация 152 изолятов трихинелл, изученных методом генетического скрещивания. Материалы получены из 24 стран мира, с четырех континентов: Азии, Европы, Африки и Северной Америки.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Самостоятельность видов можно считать доказанной, если между ними существуют явные изоляционные барьеры. Теоретические и практические аспекты этого вопроса в гельминтологии в достаточной степени не обсуждались.

В связи с дискуссионностью подходов к критериям видов трихинелл для уточнения нашей концепции уместно привести определение вида, данное Э. Майром [17]: «виды – это группы скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированные от других таких групп». Касаясь трудности применения биологической концепции вида, Э. Майр подчеркивает: «если перестройка генотипа изолированной популяции привела к возникновению репродуктивной изоляции, такую популяцию следует рассматривать как биологический вид. Если сопутствующие морфологические изменения незначительны или совсем незаметны, такой вид называется видом-двойником».

Это определение дает основание отнести все виды трихинелл к видам-двойникам [1, 4, 6, 7]. Признание наличия видов-двойников создает зна-

чительное неудобство классическим подходам определения видов по морфологическим признакам. Но Э. Майр [17] считает, что «морфологические различия, свойственные природной популяции, есть вторичный побочный продукт генетической дивергенции, обусловленный репродуктивной изоляцией».

Затруднения, вызываемые дифференциацией видов трихинелл, неудобны не только для практической диагностики возбудителей, но и для эволюционного учения: как возникают подобные виды? А это затрагивает также теоретические аспекты путей видообразования.

Известно, что виды возникают в условиях тесного контакта разных популяций, которые адаптируются к различным экологическим нишам или когда две и более популяций бывают территориально разобщены. В первом случае происходят *симпатрическое видообразование* и возникновение симпатрических видов, во втором – географическое видообразование и появление *аллопатрических* видов. В обоих случаях основная проблема состоит в возникновении разрывов между вновь образованными видами, поддерживаемом разнообразными изолирующими барьерами.

По мнению Э. Майра [17, 18], для того чтобы понять природу возникновения видов, необходимо более точно разъяснить термин «изоляция», которая может быть представлена двумя разными явлениями – изоляцией в пространстве и репродуктивной изоляцией. В первом случае мы имеем дело с географической изоляцией, во втором – с изолирующими механизмами. К последним Э. Майр относит те биологические свойства особи, которые предотвращают скрещивание симпатрических популяций и обеспечивают репродуктивную изоляцию. Изолирующие механизмы включают биотопическую, сезонную, экологическую и механическую изоляцию.

У свободноживущих животных особое значение приобретают экологические и этологические преграды, поскольку выбор партнеров во многом осуществляется воздействием на внешние раздражители. У гельминтов в поиске половых партнеров, возможно, некоторую роль играют половые феромоны, но значение других внешних влияний, по-видимому, исключается.

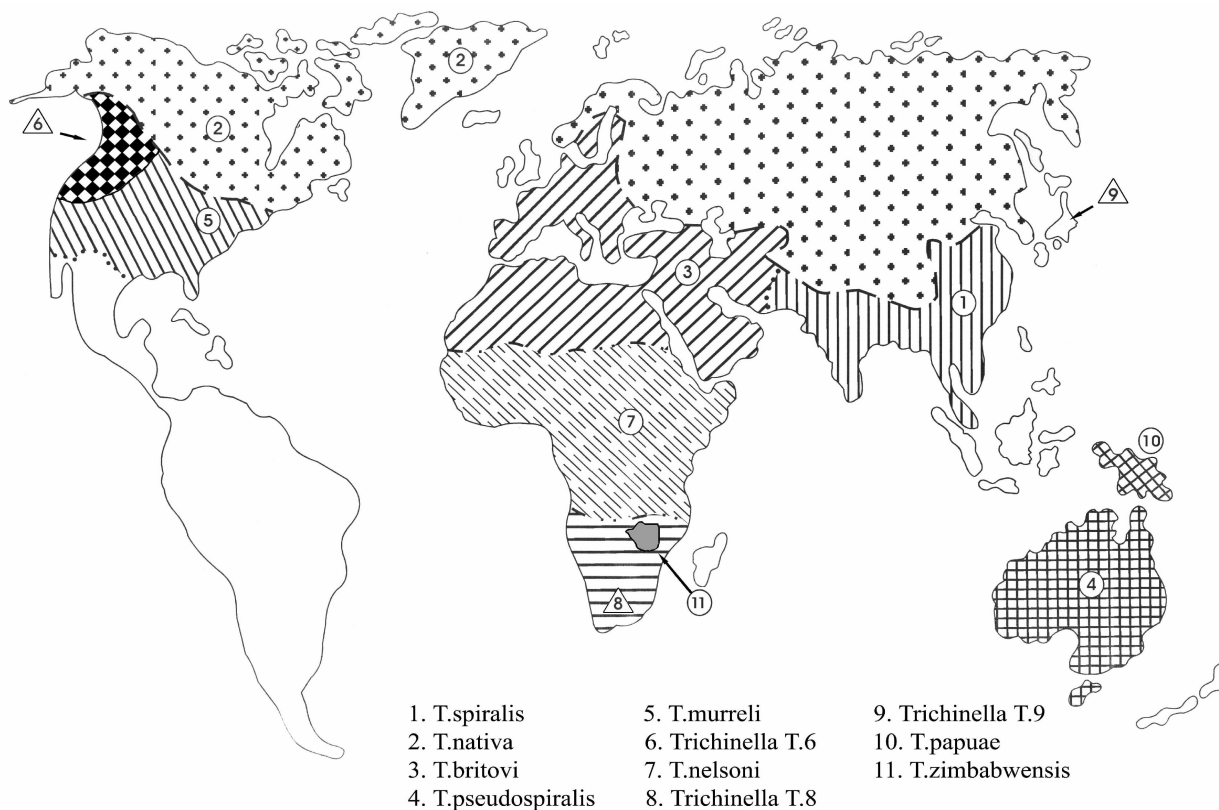
Биотопические, сезонные и механические преграды в становлении видов гельминтов, ка-

жутся, имеют такое же значение, что и у свободноживущих животных. Э. Майр [17] замечает, что изолирующие механизмы представляют собой серию барьеров: если преодолен биотопический барьер, то особи могут быть отделены еще экологическим или другими барьерами. Если все же спариваются представители двух разных видов, в этом случае включаются посткопулятивные механизмы: происходит гибель гамет, зигот, отмечается нежизнеспособность и стерильность гибридов. Многообразие изолирующих механизмов контролируется значительным числом генов [18].

Это те теоретические предпосылки, которые определяют «эволюционные механизмы» видообразования. Для целей наших исследований не обязательно вскрывать суть генетических перестроек, хотя в этом отношении проведены определенные исследования [3, 4]. Для подтверждения теоретических подходов к происхождению трихинелл и доказательству их видовой самостоятельности наиболее важно наличие объективно устанавливаемой пространственной и репродуктивной изоляции между ними.

Е.Н. Павловский [19] считает, что жизнь паразита тесно связана как с организмом хозяина (средой I порядка), так и с внешней средой (средой II порядка). По мнению Р. С. Шульца [20], длительные филогенетические связи хозяев и паразита ведут к взаимной адаптации, когда хозяин становится более толерантным, а паразит – менее патогенным. Степень и характер их взаимоотношений в известной степени свидетельствуют о времени эволюционных связей паразита и хозяев. Анализируя систематическое положение паразитов и хозяев, В.А. Догель [21] выдвинул правило сопряженной эволюции хозяев и паразита. При этом автор замечает, что темпы эволюции хозяев могут несколько опережать эволюцию паразитов.

Использование паразитами для своего жизненного цикла двух разных сред: организма и внешней среды, с одной стороны, дает ряд преимуществ для изоляции от родственных видов, с другой – усложняет «расшифровку» механизмов видообразования. Влияние этих сред как на онтогенез, так и на филогенетические аспекты весьма существенно и взаимно усложнено. Но определенные тенденции влияния среды I и II порядков на процесс видообразования разных



Ареалы видов трихинелл по данным на 2002 г.

групп паразитов все же угадываются. Это можно проследить на примерах анализа приуроченности свободноживущих и паразитических стадий к разным средам.

Анализ распространения гельминтов грызунов в Казахстане показал, что только в роде *Syphacia* Seurat, 1916, обнаружено 9 видов, а в роде *Heligmosomum* – 7 [30]. Дивергенция симпатрических видов указанных групп произошла разными путями. Яйца и личинки представителей *Syphacia* развиваются в тождественных норово-гнездных условиях, и дивергенция этих видов происходит из-за различия экологических условий организма хозяев [22], тогда как условия развития личиночных стадий *Heligmosomum* Railliet et Henry, 1909 отличаются разнообразием воздействия ниш внешней среды [24, 25]. Здесь наблюдается, что некоторые группы гельминтов эволюционируют более быстрыми темпами, создавая множество форм, что является «следствием их адаптации к локальным условиям среды или разному образу жизни» [23].

Э. Майр [17, с.378-379] отмечает, что на скорость видообразования совместно действуют следующие факторы: 1) размеры популяции и

2) ее генетической системы; 3) степени ее изоляции; 4) мутационного давления и 5) давления отбора. Автор замечает, что «когда действие этих различных факторов суммируется, темп видообразования может быть поразительно высоким». Яркими примерами в этом отношении служат темпы видообразования животных на островах, наличие множества эндемиков в горах. Э. Майр [17] замечает, что видообразование в небольших изолированных пресных водоемах может происходить в 1000 раз быстрее, чем в океане. Однако он заключает, что «стандартной» скорости видообразования не существует.

Таким образом, в темпах видообразования паразитов отражается влияние факторов внешней среды, и оно в значительной степени зависит от взаимоотношений с хозяевами. Когда особенности биологии и экологические приспособления паразита ограничивают возможность встречи его со множеством хозяев, возникают узко- или олигоспецифичные паразиты, ускоряются темпы формообразования. Этому способствует наличие незанятых или неиспользуемых ресурсов среды. Наиболее наглядно это видно на насекомых, которые могут интегрированно использовать раз-

ные части растений [26]. Установлено, что оседлые виды птиц в среднем имеют вдвое больше подвидов, чем перелетные.

Виды трихинелл паразитируют на большом числе хозяев. Пути передачи инвазии (хищничество, каннибализм), особая подвижность, конкурентные и алиментарные взаимоотношения хозяев способствовали тому, что в круг паразитарной системы трихинелл было вовлечено множество видов, в питании употребляющих мясную пищу. Цепи связующих звеньев, участвующих в передаче инвазии, весьма широкие. Поэтому ареал трихинелл занимает огромные территории.

Но, как предполагалось ранее, род *Trichinella* представлен не единственным видом. Ареалы, по крайней мере, четырех видов – *T. nativa*, *T. britovi*, *T. spiralis* и *T. pseudospiralis* поддаются описанию (Shaikenov, Voev, 1983; Шайкенов, 2006). Накопление дополнительных данных позволяет охарактеризовать ареал остальных пяти видов: *T. murreli*, *T. nelsoni*, *T. papuae*, Т.6, Т.8 [11–14], что подтверждает самостоятельность этих видов (см. рисунок).

Имеющиеся факты о распространении и ареалах видов трихинелл свидетельствуют о неординарности условий возникновения этих видов.

В природе очень мало примеров, когда ареал одного вида занимает целый континент или несколько материков, за исключением видов, расселение которых происходило с помощью человека. Поэтому возникновение видов с широкой специфичностью и широким ареалом требует поиска иных подходов. Возникает также вопрос, почему при чрезвычайно широкой распространенности этих нематод у трихинелл низкий темп дивергенции. Объяснение этого факта требует еще раз взглянуть на некоторые особенности цикла развития трихинелл.

Прохождение полного цикла развития в одном и том же хозяине превращает возбудителей трихинеллеза в своеобразный феномен среди паразитов. Ввиду отсутствия экзогенных фаз развития во внешней среде распространение этих паразитов не зависит от зональной и ландшафтной особенностей среды.

Указанные особенности биологии трихинелл привели к тому, что для расселения и распространения трихинелл естественные экологические и географические преграды в значительной мере утратили свое дискретное, регулирующее значе-

ние. Путь передачи инвазии через хищничество и каннибализм, наличие широко мигрирующих и активных носителей усиливают обмен генотипами у трихинелл на большом ареале, превращая территорию распространения в единую популяцию. А это ставит видообразование в иную обстановку.

Э. Майр [17, с. 385] констатирует: «... виды, имеющие большие популяции, с эволюционной точки зрения инертны».

Высокая степень паразитизма (развитие обеих стадий в одном хозяине) и «глубокий прогресс» в становлении трихинелл внутриклеточными паразитами при одновременной широкой специфичности требуют генотипической и фенотипической стабильности. Появление определенной изменчивости фенотипа (генотипа) при специализации к обитанию только в клетках отдельной ткани чрезвычайно затруднило бы инвазию других хозяев и усилило бы антагонистические взаимоотношения между паразитом и хозяевами. Вероятно, здесь мы имеем классический пример действия стабилизирующего отбора, когда при постоянстве среды отбор оберегает виды от существенных изменений [26, 27]. С другой стороны, обширные ареалы, занимаемые отдельным видом, внутри которого исключено конкурентное взаимоотношение в разделении ресурсов, видимо, также «не стимулируют» дивергенцию морфологических признаков.

Анализ распространения трихинелл указывает на соответствие ареалов их с отдельными фаунистическими комплексами: *T. nativa* – с континентальной зоной Голарктики, *T. britovi* – со Средиземноморской подобластью, *T. nelsoni* – с Эфиопской и *T. pseudospiralis* – с Австралийской фаунами. При огромном разнообразии и богатстве таксономических групп (отрядов, семейств, родов) фауны каждой области род *Trichinella* представлен одним-двумя видами, что, возможно, является результатом генетической «инертности», обусловленной особенностями биологии этих нематод. Таким образом, процесс эволюционного становления фауны областей, видимо, играл первостепенную роль и видообразований трихинелл.

Рассмотрим с этих позиций вероятные пути возникновения видов трихинелл. Наши суждения о происхождении видов трихинелл ни в коей мере не претендуют на завершенность проблемы.

Однако результаты проведенных работ позволяют сделать определенное заключение, поскольку такие значительные и оригинальные сведения накоплены только в нашей лаборатории. Необходимость в этом подсказывается также тем, что вопрос затрагивает не только видовой статус трихинелл, но и связанные с ними практические аспекты медицины.

Единство истории формирования фаун крупных фаунистических областей доказано исследованиями разных групп животных [30, 31]. Свои заключения мы основываем на современном распространении хищных млекопитающих [32, 33]. При этом следует придерживаться определенной «поправки» к этим правилам. Современное распространение животных носит отпечаток неоднократных изменений климата, появления и исчезновения географических преград [32], которые повлияли на эти перемещения. Эти затруднения снимаются данными о геологической истории и общих направлениях становления фауны, что достаточно хорошо изучено на достоверных материалах.

Особые морфологические и биологические отличия *T.pseudospiralis* – отсутствие капсулы вокруг личинок, малые размеры, паразитирование у птиц – дали основание предположить, что этот вид – наиболее древний представитель рода трихинелл [2]. Во многом это заключение базировалось на факте паразитирования трихинелл у широкого круга хозяев (птиц и млекопитающих), филогенетически далеко стоящих друг от друга, и малой патогенности данного вида.

Недавно Obendorff с соавт. [29] нашли *T.pseudospiralis* у четырех видов хищных сумчатых: *Dasyurus maculatus*, *D.viverrinus*, *Sarcophilus harrisi*, *Trichosurus vulpeculus* в Тасмании. Инвазированность животных была довольно значительной. Эти исследователи считают, что *T.pseudospiralis* – специфичный паразит сумчатых.

Паразитирование этого вида у сумчатых довольно удачно исправляет пробелы в нашем знании. Ранее на основании нахождения *T.pseudospiralis* у *Bandicota bengalensis* в Индии мы предполагали [5], что вид имеет Индо-Малайское происхождение. Обнаружение этой нематоды у птиц и корсака в Казахстане и на Кавказе нами рассматривалось как случаи завоза мигрирующими птицами. Новая находка

*T.pseudospiralis* у сумчатых Тасмании вселяет уверенность в том, что возникновение и распространение этой нематоды более всего связано с историей расселения сумчатых.

Сумчатые в раннетретичное время были широко распространены в Северной Америке и Европе. Современные австралийские и южноамериканские сумчатые более всего представляют собой продукт эволюции в изоляции [33]. Весь третичный период Австралия была отделена от всех материков водным пространством. Сумчатые достигли Южной Америки в раннетретичный период. Благодаря возникновению водной преграды в позднее время между Северной и Южной Америкой они дали разнообразные формы опосумов, которые ко времени проникновения плацентарных, являлись уже прогрессивно эволюционировавшей группой животных. Широкая пластичность *T.pseudospiralis* позволила этой нематоде завоевать значительное пространство, превосходящее современные ареалы сумчатых. Отдельные находки *T.pseudospiralis* в Северной Америке и Палеарктике свидетельствуют об этом.

Обобщая известные данные и теоретические подходы, мы полагаем, что современный ареал *T.pseudospiralis* охватывает Австралию, частично Индо-Малайскую и юг Палео- и Неоарктической областей. Пока мало оснований считать, что обнаруженный у крокодила бескапсульный вид *T.zimbabwensis* является самостоятельным видом. Возможно, этот вид идентичен *T.papuae*. Вероятно, в Неотропической области существует самостоятельный вид бескапсульных трихинелл.

Возникновение капсулообразующих видов трихинелл от предковой формы следует отнести к началу прогрессивной эволюции плацентарных млекопитающих. Это соответствует раннетретичному периоду. Если принять во внимание, что довольно продолжительное время кайнозойского периода многие регионы Евразии и Северной Америки имели тропический ландшафт и климат, близкий к тропическому [32], то можно предположить, что группы видов *T.nelsoni* (возможно, один родоначальный вид) в то время были доминантом на указанных континентах и в Африке. Однако сильное изменение климата в северном полушарии в плейстоцене в сторону похолодания, видимо, резко сузило ареал теплолюбивого вида

на севере и привело к дивергенции видов трихинелл на холодоустойчивых (*T.nativa*), умеренно теплой зоны (*T.britovi*, *T.spiralis*, *T.murreli*, *T.8*) и жаркого климата (*T.nelsoni*, *T.pseudospiralis*).

Как было выявлено, северная граница распространения *T.britovi* определяется экологическими факторами, воздействиями более холодного климата. В определенном соответствии границы ареала *T.britovi* и в распространении основных хозяев также прослеживается значительное сходство.

Ведущая роль в аккумуляции трихинеллеза принадлежит крупным хищникам и санитарам-собирателям. Из четырех видов гиен ареалы трех видов ограничены Африкой. Только полосатая гиена встречается в Закавказье, Передней и Средней Азии. Из представителей больших кошек (*Panthera*) только тигр занимает территорию выше 40° с.ш. Род *Felis* объединяет 33 вида, большинство из которых обитают в тропических регионах Африки, Азии и Южной Америки, и только два вида распространены в Европе и три в Северной Америке. Границы распространения подавляющего большинства кошек Африки и Азии не выходят на пределы 45° с.ш. Почти все виды свиней (6 видов) обитают в жарких зонах Африки и Азии. Только кабан (*S.scrofa*) занимает умеренно теплые территории Евразии [33].

Происхождение *T.britovi*, видимо, связано со Средиземноморской фауной Палеарктики, которая распространена вплоть до южной границы Сахары. Она имеет меньшее сходство с фауной Эфиопской области.

*T.nelsoni* паразитирует у гиеновых, кошачьих и свиных. Возникновение этого вида, по-видимому, генетически связано с Эфиопской фауной.

Трихинеллез в Африке установлен у льва, леопарда, сервала, пятнистой и полосатой гиен, чепрачного и полосатого шакалов, домашней собаки, африканской циветты, бородавочника, кустарниковой свиньи и грызуна – *Praomys natalensis* [34, 35]. Действительное число хозяев, вероятно, намного шире имеющихся данных.

Фауна Африканского континента имеет много сходства с Индо-Малайской областью. Близость климата и ландшафта способствовали частому перемещению фаун [30, 32]. Однако эти два региона являются самостоятельными центрами происхождения фаун, что подтверждается многими исследователями, начиная с Уоллеса.

Трудно высказать предположение о происхождении трихинелл Т.8 юга Африки и об экологических факторах, определяющих границы распространения этого вида, как и об их генетической самостоятельности. В опытах В.А. Бритова [1, 2] присланные С. П. Кругером изоляты трихинелл от пятнистой гиены *Stoocutta crocutta* свободно скрещивались с изолятами трихинелл от лисиц из Одесской области, позднее отнесенных к *T.britovi*.

Возникновение *T.nativa*, видимо, связано с дифференциацией климатических условий. В третичный период Евразия и Северная Америка значительное время были соединены сухопутным Беринговским мостом. В плейстоцене наступило похолодание в северном полушарии [36].

Именно наступление холода с севера в плейстоцене привело к дивергенции холодоустойчивой популяции трихинелл, адаптации их к специфическим условиям холода и группам хозяев, филогенетически далеко отстоящим от животных, имевших тропическое происхождение. Возможно, таким путем возникла *T.nativa*, современный ареал которой охватывает всю континентальную территорию Нео- и Палеарктики. Эта нематода в основном паразитирует у псовых, медвежьих, куньих и енотовых, которые имеют североазиатское и североамериканское происхождение.

Анализируя связь фаун разных областей, Ф.Дарлингтон [30] отмечает, что выделяются три основные направления миграции: из Африки в Евразию, из Евразии в Северную Америку (частично в Австралию), из Северной в Южную Америку. Наблюдались перемещения и в обратном направлении, но в меньшей степени.

Относительно происхождения *T.spiralis* гипотеза В. А. Бритова [2] является несостоятельной. Автор считает, что *T.spiralis* возник от *T.nelsoni* путем адаптации в исторический период одомашнивания свиней. Не говоря уже о том, что это очень короткий срок для генетического обособления многоклеточного организма, *T.nelsoni* (*T.britovi*, распространенный в Западной Европе и Средиземноморье) для кабана не представляет собой даже нового антигенного агента. Этой нематодой инвазируются кабаны в Европе части (наши данные). Кроме того, основное число видов свиней обитает в тропической зоне Африки и Азии. Следует также отметить,

что строгой изоляции в содержании (экологии) домашней свиньи до начала XX в. никогда не было. В большинстве случаев они вольно паслись в природе. Такой путь разведения в крестьянских хозяйствах еще сохраняется на Украине, в Винницкой, Хмельницкой, Одесской областях и в Краснодарском крае России. Подобный метод разведения свиней обычен в Юго-Восточной Азии и Африке [37].

*T. spiralis* в настоящее время преимущественно регистрируется в синантропных биоценозах. Эта нематода по одному разу отмечена у лисицы в ФРГ и у шакала в Иране [7, 37], у кабана на Дальнем Востоке [2]. Достоверно доказано, что *T. spiralis* часто паразитирует у свиней в Таиланде [37].

Мы полагаем, что *T. spiralis* является автохтоном Индо-Малайской области (см. рисунок). Основной ареал этого вида, по-видимому, занимает юг Азиатского континента и достигает 70–80° в.д. Основными хозяевами в этом регионе могут быть виверровые, кошачьи и свиньи. Судя по редким находкам, самой северной границей природных популяций *T. spiralis* является 35–45° с.ш. Вероятно, паразит был завезен в Европу в XII–XVI веках с корабельными крысами. Через свиней и крыс человеком *T. spiralis* завезена на все континенты, но повсеместно эта нематода зарегистрирована только в синантропных биоценозах: у крыс и свиней, т.е. занимает узкую нишу. Это свидетельствует о том, что указанные животные являются одними из главных облигатных хозяев паразита в природе.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бритов В. А., Боев С. Н. Таксономический ранг трихинелл различных штаммов и характер их циркуляции // Вестник АН КазССР. 1972. № 4. С. 27-32.
2. Бритов В. А. Возбудители трихинеллеза. М.: Наука, 1982. 242 с.
3. Шайкенов Б. Существуют ли реально в природе *T. nativa* Britov et Boev, 1972 и *T. nelsoni* Britov et Boev, 1972 // Мат-лы 6-й научн. конф. по проблеме трихинеллеза человека и животных. М., 1992. С. 214-218.
4. Шайкенов Б. Ш. Распространение *Trichinella nativa*, *T. nelsoni* и *T. pseudospiralis* в Евразии // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1995. № 3. С. 20-23.
5. Shaikenov B. Spontaneous infection of birds with *Trichinella pseudospiralis* Garkavi, 1972 // Folia Parasitologica (Praha). 1980. V. 27.
6. Shaikenov B. Sh. Ecological border of Distribution of *Trichinella nativa* Britov et Boev, 1972 and *T. nelsoni* Britov et Boev, 1972 // Wiadomości Parasitologiczne. 1992. V. 38, N 3-4. С. 85-91.
7. Shaikenov B., Boev S. W. Distribution of *Trichinella* species in the Old World // Wiad. Parazytol. 1983. V. 29, N 4-6. P. 595-608.
8. Chambers A. E., Almond N., Simpson A. J. G., Parkhouse R. M. E. Identification of *Trichinellae* variants by DNA analysis // Trans Roy Soc. Trop. Med. Hyg. 1985. V. 79. P. 728.
9. Flockhart H. A., Harrison S. E., Dobinson A. R., James E. R. Enzyme polymorphism in *Trichinella* // Frans Roy Soc Trop Med and Hyg 1982. V. 76, N 4. P. 541-545.
10. Pozio E. Isoenzymatic typing of 23 *Trichinella* isolates // Trop. Med. Parasitol. 1987. V. 38, N 2. P. 111-116.
11. Pozio E., La Rosa G., Rossi P., Murrel K. D. New taxonomic contribution to the genus *Trichinella* (Owen, 1835). I. Biochemical identification of seven clusters by gene enzyme systems // Trichinellosis. Proceedings of the seventh Int. Conf. on Trichinellosis. Oct. 2-6. 1988. Alicante, Spain. P. 76-82.
12. Pozio E., La Rosa G., Murrel K. D., Lichtenfels J. R. Taxonomic revision of the genus *Trichinella* // J. Parasitol. 1992. V. 78, N 2. P. 654-659.
13. Pozio E., Owen I. L., La Rosa G., Sacchi L., Rossi P., Corona S. *Trichinellae papuae* n.sp. (Nematoda), a new non-encapsulated species from domestic and sylvatic swine of Papua New Guinea. // International Journal of Parasitology. 1999. V. 29. P. 1825-1839.
14. Pozio E., Foggin C. M., La Rosa G., Sacchi L., Corona S., Rossi P., Mukaratirwa S. *Trichinella zimbabwensis* n.sp. (Nematoda), a new non-encapsulated species from crocodiles (*Crocodiles niloticus*) in Zimbabwe also infecting mammals // International J. for Parasitology. 2002. V. 32. P. 1787-1799.
15. Bandi C., La Rosa G., Comincini S., Damiani G., Pozio E. Random amplified polymorphic DNA technique for the identification of *Trichinella* species // Parasitology. 1993. 107: 419-424.
16. Zarlenga D. S., Chute M. B., Martin A., Kapel C. M. O. A multiplex PCR for unequivocal differentiation of six encapsulated and three non-encapsulated genotypes of *Trichinella*. // International Journal Parasitology. 1999. V. 29. P. 141-149.
17. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
18. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968. 597 с.
19. Павловский Е. Н. Организм как среда обитания // Природа. 1934. № 1. С. 80-91.
20. Шульц Р. С. Паразитизм и его эволюция // Чтения памяти акад. Е. Н. Павловского. Алма-Ата, 1967. С. 3-57.
21. Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л., 1947. 372 с.
22. Quentin J. C. Etude de Nematodes *Syphacia* parasites de Rongeurs Cricetidae Sud-Americains et de Leurs correlations biogeographiques avec certaines especes Nearctiques // Bull. du Mus. Nat. d'Hist. Nat. 2. 1969. Serie. V. 41, N 4. P. 909-925.
23. Айала Ф. Х. Механизмы эволюции // Эволюция. М.: Мир, 1981. С. 33-66.
24. Durette-Desset M. C. Les systemes d'aretes Cuticulaires chez les Nematodes *Heligmosomes* // Etude de sept especes parasites de Rongeurs nearctiques et retablissement du genre *Heligmosomoides* Hall. 1916. - Bull du Mus. Nat. d'Hist. Nat. 1968. V. 40. № 1. P. 188-209.
25. Шайкенов Б. Гельминты грызунов Казахстана. Алма-Ата, 1981. 172 с.
26. Егоров Ю. Е. Механизмы дивергенции. М.: Наука, 1983. 273 с.

27. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М., 1965. 452.
28. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Сочинения. Т. 3. М.; Л., 1939.
29. Obendorf D.L., Handler J.H., Mason R.W., Clarke K.P., Forman A.S., Hooper P.T., Smith S., Holdsworth M. *Trichinella pseudospiralis* infection in Tasmania wildlife // Australian Veterinary Journal. 1990. V. 67. P. 108-110.
30. Дарлингтон Ф. Зоогеография. М., 1966. 520 с.
31. Крыжановский О.Л. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. М.; Л. 1965, 419 с.
32. Симпсон Дж. Великолепная изоляция. М., 1983. 256 с.
33. Соколов В. Е. Систематика млекопитающих. М., 1979. С. 336-348.
34. Forrester A.T.T., Nelson G.S. and Sander G. The first record of an outbreak of trichinosis in Africa south of the Sahara // Trans R. Soc. trop. Med. Hyg. 1961. V. 55. P. 503-513.
35. Nelson G.S., Blackie E.J., Mukundi J. Comparative studies on geographical strains of *Trichinella spiralis* // Trans. Roy. Soc. Trop. Med. and Hyg. 1966. V. 60, N 4. P. 471-480.
36. Надворская И. М., Яновская Н. М. Берингия и млекопитающие в палеогене // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976. С. 215-221.

37. Шайкенов Б.Ш. Биология возбудителей трихинеллеза и альвеолярного эхинококкоза. Алматы: НИЦ «ЭКОЛ», 308 с.

#### Резюме

Трихинеллез ауруын ұзақ уақыт бойы (1972 ж. дейін) бір ғана *Trichinella spiralis* (Owen, 1835) түрі қоздырады деп есептелді. Жаңа қосар түрлердің ашылуына байланысты, олардың ареалы, генетикалық алшақтығы зерттеліп, морфологиялық ұқсастығына қарамастан олардың нақты түр өзгешеліктері белгіленді. Трихинелла түрлерінің таралуын, қожалық иелерінің эволюциялық қатынастарымен салыстыра отырып, қоздырғыш түрлерінің шығу тегіне жаңа сипаттама берілді.

#### Summary

Till 1972 was considered, that trichinellosis it is caused by unique agents *Trichinella spiralis* (Owen, 1835). In connection with the description of new species, genetic independence of five species has been investigated, the area and genesis of an origin of them are established. On the basis of the analysis of distribution of again described species and their evolutionary interrelations with hosts, theoretical preconditions of occurrence of *Trichinella* species are offered.