

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЦЕСТОДЫ *PROTEOCEPHALUS PERCAE* (CESTODA: PROTEOCEPHALIDEA) В ОНТОГЕНЕЗЕ

Л. В. АНИКИЕВА

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучены популяционные параметры морфологической изменчивости цестоды *Proteocephalus percae* в онтогенезе: свободноживущей стадии – яйца и трех паразитических: процеркоидов из веслоногих ракообразных, неполовозрелой (плероцеркоиды) и половозрелой стадий из окуня *Perca fluviatilis*. Установлено высокое морфологическое разнообразие гельминта на всех стадиях развития. Выявлены специфические параметры изменчивости отдельных стадий развития. Рассмотрены вопросы паразито-хозяйинных отношений. Показано, что характер морфологической разнородности определяется стратегией жизненного цикла паразита.

L. V. ANIKIEVA. POPULATION ASPECT IN THE STUDY OF MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF THE CESTODE *PROTEOCEPHALUS PERCAE* (CESTODA: PROTEOCEPHALIDEA) THROUGH THE ONTOGENY

The morphological diversity of *Proteocephalus percae* through the ontogeny was studied: egg, procercoid from copepods, immature and mature cestodes from perch *Perca fluviatilis*. Morphological parameters with the specificity of host-parasite relationships at different developmental stages have been shown.

Изменчивость входит в число основных биологических понятий, являясь одновременно фактором эволюции и причиной эволюционной стабильности отдельных признаков, целостных организмов, популяций и видов (Шмальгаузен, 1968). Представление о внутривидовой изменчивости базируется на высокой степени разнообразия особей, составляющих биологический вид. В понятие изменчивости, по Ю. А. Филипченко (1978), входят два различных элемента: изменчивость как известное состояние и изменчивость как процесс. Существование отдельными особями и их группами — это признаки изменчивости состояния. Однако каждое состояние возникает в результате процесса, и наблюдаемые отличия возникают под влиянием определенных причин. Для их анализа необходимо вычленять изменчивость как процесс и различать при этом изменения под влиянием внешних условий, в результате гибридизации и т.д. Понимание биологического смысла измен-

чивости Ю. А. Филипченко согласуется с трактовкой этого явления Э. Майром (1974), который в изучении изменчивости выделяет два уровня исследований: индивидуальный и групповой (популяционный).

Морфологическая изменчивость паразитических организмов представляет особенный интерес. Известно, что по глубине морфологических перестроек и масштабу различий изменчивость паразитов не имеет аналогов среди животных организмов и может быть сравнима только с растениями (Завадский, 1968; Фрезе, 1987). Специфика формирования морфологической изменчивости паразитов связана с особенностями их существования, среди которых А. А. Филипченко (1937) выделяет три основных. Первая — средой обитания паразита является живой организм, поэтому взаимоотношения между паразитом и средой обитания имеют своеобразный характер: влияние организма на среду и среды на организм двустороннее. Вто-

рая — факторы внешней среды воздействуют на паразита опосредованно через организм хозяина. И третья — в экологии паразитических организмов имеются специфические факторы среды (хозяина) и изменения в организме (паразита), отсутствующие в экологии свободноживущих организмов. Резкое изменение окружающей паразита среды на отдельных этапах его жизненного цикла, обитание в разных видах хозяев происходят на самом ограниченном пространстве и в самое короткое время. Поэтому многие биологические процессы у паразитов имеют более выраженный характер, чем у свободноживущих видов. По мнению А. А. Филипченко (1937): «Никто не докажет нам с такой убедительностью изменчивости форм и способности приспособиться к условиям существования, как именно изучение форм паразитов» (с. 14).

Общее число публикаций по изменчивости паразитов в настоящее время достаточно большое. Исследования по изменчивости паразитов посвящены, в основном, анализу признаков с целью определения их значимости как критерия вида (Шульц, Гвоздев, 1972). Признание сложной структуры вида, его политипичности обусловили новый качественный этап изучения морфологической изменчивости паразитов. Суть его заключается в изучении адаптивного значения изменчивости и выяснения причин, ее обуславливающих, а также характера проявления изменчивости у разных внутривидовых групп особей (Ройтман, Казаков, 1977). На данном этапе популяция становится основной единицей исследования, а статистические методы — главным аналитическим инструментом.

В настоящее время о структуре популяции паразита сложилось представление как об интегрированном отражении его онтогенеза (Ройтман, 1981). Развитие большинства паразитов проходит с метаморфозом и сменой среды обитания. В связи с этим отдельные возрастные группы формируются при разных условиях внешней среды и испытывают неодинаковое давление естественного отбора. Данные о морфологическом разнообразии паразитов на популяционном уровне немногочисленны. Возрастная изменчивость паразитов как популяционно-морфологический параметр структуры популяции изучена слабо (Куперман, 1973; Аникиева и др., 1983; Фрезе, 1987; Аникиева, 1992; Аникиева, Иешко, 2007).

Цестода *P. percae* — типичный паразит обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* — встречается почти повсеместно в ареале хозяина, широко распространенного в Евразии — реках, озерах, прибрежных участках моря. Это один из немногих видов, на примере которых выявлялись закономерности пространственной органи-

зации популяции паразитов и динамики численности (Иешко, 1988; Ieshko, Anikieva, 1992; Аникиева, Иешко, 2001). Онтогенез *P. percae* проходит следующим образом: яйцо (онкосфера — шестикрючный зародыш) созревает непосредственно в матке гельминта и выделяется во внешнюю среду; в промежуточном хозяине — веслоногих ракообразных онкосфера превращается в процеркоид (личинку с церкомером), там же теряет церкомер и переходит в следующую плероцеркоидную стадию. В окончательном хозяине — рыбе — плероцеркоиды развиваются до половозрелого состояния и продуцируют яйца. Гельминт имеет годичный цикл развития, а его популяция характеризуется сложной возрастной структурой. Формирование зараженности окуня *P. percae* начинается в июле. Оно слабо выражено в летние месяцы и растянуто во времени. Интенсивная иммиграция отмечена осенью. В течение зимы численность гельминта нарастает значительно медленнее и достигает максимальных значений в марте. Зимой популяция представлена преимущественно неполовозрелыми особями. Их рост и развитие до половозрелой стадии начинается после распаления льда и прогревания водоема. Освобождение окуня от цестод происходит при температуре воды 19°C (Ieshko, Anikieva, 1992).

В задачу настоящего исследования входило изучение формирования морфологической изменчивости и характера разнородности цестоды *Proteocephalus percae* в онтогенезе.

Материал и методы

Материал по изменчивости *P. percae* был собран одновременно с изучением динамики его численности и возрастной структуры на одном из малых водоемов южной Карелии — оз. Риндозеро (Ieshko, Anikieva, 1992). Исследовалась одна и та же возрастная группа хозяев, что позволило использовать данные по зараженности рыбы для количественного определения популяционных параметров обитающего в ней паразита. Сроки вскрытия рыб определялись особенностями биологии гельминта. В период открытой воды рыб вскрывали с еженедельным интервалом, в зимние месяцы — в ноябре, декабре, январе и марте. В каждой выборке просматривали 30 экз. рыб. Личинок извлекали из спонтанно зараженных рачков. В анализ включено 8 группировок *P. percae*, из них 4 — преимагинальные группировки: яйца, процеркоиды, молодые плероцеркоиды, перезимовавшие плероцеркоиды и четыре выборки взрослых гельминтов. Выборки взрослых гельминтов были собраны 19.III, 20.V, 09.VI и 22.VI при разной

температуре воды: +4°C (подо льдом), +7°C (после распаления льда), +10° С и +16°C. Они условно названы зимней (1-я выборка), весенней (2-я выборка) и летней (3-я и 4-я выборки). Всего было выделено 22 признака *P. percae*. Из них 4 встречаются только у яиц (размеры онкосферы и трех ее оболочек), 5 признаков — общие у личинок и взрослых: сколекс (длина, ширина), диаметр боковых присосок, диаметр апикальной присоски, общая длина тела и 11 признаков характерны только для взрослых гельминтов: половозрелые членики (длина, ширина), семенники (количество, длина, ширина), бурса цирруса (длина, ширина), яичник (размах и высота крыльев), отношение длины членика к его ширине, отношение длины бурсы цирруса к ширине членика. Материал обработан статистически (Лакин, 1973). Анализировали пределы изменчивости и средние значения признаков. Достоверность различий рассчитывали по критерию Стьюдента. Уровень изменчивости CV определяли по шкале Мамаева (1975): очень низкий (до 7%), низкий (8-12%), средний (13-20%), повышенный (21-30%), высокий (31-40%), очень высокий (более 40%). Характер распределения признаков оценивали с помощью коэффициента асимметрии и встречаемости частотных классов. Каждая выборка за исключением процеркоидов, которых было собрано всего 12 экз., включала по 30 экз. цестод.

Результаты и обсуждение

Установлено, что яйца, формирующиеся полностью в матке гельминта и находящиеся во внешней среде относительно короткое время, имеют невысокие показатели изменчивости. Наиболее слабо варьируют размеры онкосферы. Высокие положительные коэффициенты эксцес-

са и низкие асимметрии отражают стабильность и консервативность этого признака. Отрицательный эксцесс внутренней оболочки свидетельствует о том, что она не всегда плотно прилегает к зародышу. Размеры наружной (слизистой) оболочки, обеспечивающей плавучесть, — наиболее изменчивый признак яиц *P. percae*. Ее размеры значительно варьируют и превышают диаметр онкосферы в 4-13 раз (табл. 1).

Размеры процеркоидов колеблются в широких пределах. Наиболее сильно варьируют размеры тела (длина и ширина). Из органов прикрепления наиболее изменчива ширина сколекса (табл. 2). На этой стадии формируются характерные признаки головного конца *P. percae*, которые при последующем росте и развитии особей лишь увеличиваются в размерах, но сохраняют те же пропорции. Изменчивость плероцеркоидов, попавших в рыбу в летне-осенний период, высока. По-прежнему широко варьирует длина тела и ширина сколекса. Уменьшается коэффициент вариации CV длины сколекса. Перезимовавшие плероцеркоиды крупнее. Коэффициент вариации всех признаков перезимовавших плероцеркоидов, за исключением длины тела, ниже, чем у летне-осенних плероцеркоидов (табл. 3, 4).

Морфометрические показатели признаков взрослых гельминтов, собранных в разное время (зимой — 19.III, весной — 20.V и летом — 9.VI, 22.VI), имеют разный размах изменчивости. Максимальные пределы варьирования свойственны длине стробилы, половозрелым членикам и яичнику. Во всех четырех выборках признаки прикрепления менее вариабельны, чем трофико-репродуктивные признаки. В то же время каждая из выборок характеризуется специфическими параметрами морфометрических показателей (табл. 5).

Таблица 1. Морфометрические показатели *Proteocephalus percae* на стадии яйца, мкм

Признак	Пределы	M±m	δ	CV	Асимметрия	Эксцесс
Онкосфера	14-19,6	17±0,2	1,1	5,9	0,7	4,1
Внутренняя оболочка	20-22,4	22±0,3	1,4	6,6	-0,1	-2,1
Средняя оболочка	28-39,2	35±0,4	2,3	6,6	-1,0	1,6
Наружная оболочка	70-226,2	155±6,5	35	22,8	-0,7	0,8

Таблица 2. Морфометрические показатели процеркоидов *Proteocephalus percae*, мкм

Признак	Пределы	M±m	δ	CV	Асимметрия	Эксцесс
Длина сколекса	31-56	46±2,6	9,1	20,1	-0,4	-0,7
Ширина сколекса	42-104	73±5,3	18,4	25,2	0,18	-0,3
Диаметр апикальной присоски	11-13	11±0,6	1,9	16,8	0,07	-0,6
Диаметр боковых присосок	20-34	28±1,5	5,3	18,7	-0,7	-0,9
Длина тела	290-1160	521±75	260	50	1,6	2,4
Ширина тела	128-325	220±17	59	27,3	0,1	-0,4

Таблица 3. Морфометрические показатели плероцеркоидов *Proteocephalus percae*, мкм (осень)

Признак	Пределы	M±m	δ	CV	Асимметрия	Эксцесс
Длина сколекса	40–80	56,5±1,7	9,3	16,4	0,3	0,2
Ширина сколекса	113–388	193,2±9,1	49,8	25,8	2,0	7,2
Диаметр апикальной присоски	11–22	17±0,6	3,5	20,6	–0,1	–1,0
Диаметр боковых присосок	25–68	40±1,4	7,8	19,6	1,3	5,2
Длина тела, см	0,06–0,24	0,1±0,07	0,39	36	1,2	2,1
Ширина тела, см	0,0075–0,025	0,02±0,01	0,06	38	0,26	–1,3

Таблица 4. Морфометрические показатели плероцеркоидов *Proteocephalus percae*, мкм (весна)

Признак	Пределы	M±m	δ	CV	Асимметрия	Эксцесс
Длина сколекса	47–90	65,9±1,7	9,1	14,0	0,1	1,1
Ширина сколекса	176–324	257±6,3	34,7	13,5	–0,2	–0,1
Диаметр апикальной присоски	18–29	24,0±0,6	3,3	13,5	0,1	–0,9
Диаметр боковых присосок	47–68	54,7±0,9	5,1	9,3	1,0	0,9
Длина тела, см	0,2–0,9	0,5±0,04	0,23	48,0	0,1	–1,4
Ширина тела, см	0,015–0,045	0,26±0,01	0,07	26,8	1,1	1,6

Таблица 5. Некоторые морфометрические показатели половозрелых стробил *P. percae*, мкм

Признак	Пределы	M±m	CV
<i>Зимняя выборка (19.III.1987)</i>			
Ширина сколекса	144-227	188±15	19,6
Диаметр боковых присосок	68-86	77±2,1	7,1
Диаметр апикальной присоски	29-43	37±2,4	14,7
Длина членика	211-1057	471±31	33,8
Ширина членика	606-1551	1112±48	54,4
Число семенников	47-150	84±4,5	27,2
Длина бурсы цирруса	155-507	373,8±10	14,2
Длина яичника	394-1092	773±38	22,4
Длина стробилы, см	0,8-7,7	2,2±0,3	77
<i>Весенняя выборка (20.V.1987)</i>			
Ширина сколекса	129-270	195±1,6	18,4
Диаметр боковых присосок	54-86	65,7±1,5	12,2
Диаметр апикальной присоски	22-47	29±1,2	21,7
Длина членика	211-705	422±21	30
Ширина членика	317-2326	812±75	54,4
Число семенников	33-81	48,7±2	24,2
Длина бурсы цирруса	155-507	313,8±20	33
Длина яичника	197-1163	521±82	55
Длина стробилы, см	0,3-7,7	2,7±0,3	71
<i>Первая летняя выборка (09.VI.1987)</i>			
Ширина сколекса	129-270	195±6,5	18,3
Диаметр боковых присосок	57-93	70±1,7	12,9
Диаметр апикальной присоски	22-40	31,8±0,8	14,8
Длина членика	282-705	470±20	23,5
Ширина членика	458-1163	779±27	20,3
Число семенников	21-49	36,1±1,3	19,6
Длина бурсы цирруса	246-352	287±6	11,5
Длина яичника	141-881	547±26	26
Длина стробилы	0,8-6,0	2,17±0,3	59
<i>Вторая летняя выборка (22.VI.1987)</i>			
Ширина сколекса	129-270	199±4,3	10,3
Диаметр боковых присосок	61-75	68±0,9	5,9
Диаметр апикальной присоски	25-40	31,2±1	14,8
Длина членика	141-549	297±23	36,7
Ширина членика	493-1022	721±34	22,4
Число семенников	14-51	31,4±2,1	32,2
Длина бурсы цирруса	246-352	261±9	11,5
Длина яичника	282-705	456±24	25
Длина стробилы	0,8-6,0	1,9±0,2	61

Установлено, что признаки прикрепления *P. percae* из разных выборок близки по пределам варьирования и средним значениям, но они различаются характером варьирования. Например, зимняя выборка наиболее разнообразна и выровнена по ширине сколекса. В весенней — доминируют 2 средних класса, которые в сумме составляют более 50% численности особей. В летних выборках чаще встречаются особи с меньшей шириной сколекса (рис. 1).

Трофико-репродуктивные признаки *P. percae* более изменчивы, чем признаки прикрепления. Максимальные пределы варьирования свойственны половозрелым членикам и яичнику. Размеры этих признаков могут различаться в 6-17 раз. Минимальные различия характерны для бурсы цирруса, но и они достаточно широки — до трех раз.

Выявлены различия в пределах значений, средних показателях и коэффициентах варьирования трофико-репродуктивных признаков между группировками гельминтов, принадлежащих к разным выборкам. Максимальные различия в

длине члеников имеет зимняя выборка, в ширине члеников — весенняя, длине яичника — первая летняя, бурса цирруса — зимняя и весенняя. Установлены достоверные отличия зимней выборки по средним значениям трех признаков: ширины членика ($t > 3$), длины бурса цирруса ($t > 2,7$) и длины яичника ($t > 2,8$). Не обнаружено достоверных различий между второй, третьей и четвертой выборками по ширине членика, длине бурса цирруса и яичника. Первая, вторая и третья выборки гельминтов достоверно различались числом семенников ($t = 4,8-14,9$), а четвертая была сходна с третьей выборкой и отличалась от первой и второй выборок.

Выборки также различались характером распределения значений признаков и модальными классами. Разнородность размерной структуры *P. percae* по ширине членика, а также двум важнейшим систематическим признакам вида — числу семенников и отношению длины бурса цирруса к ширине членика демонстрируют рис. 2–4.

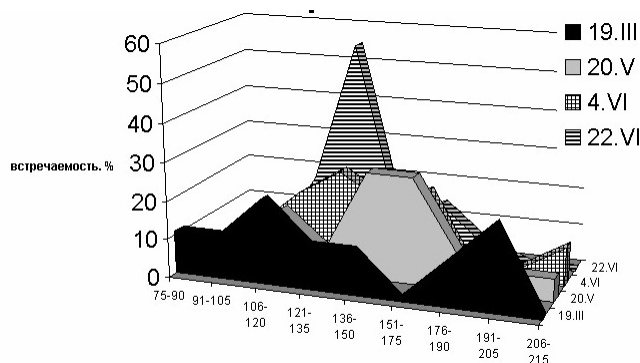


Рис. 1. Разнообразие репродуктивных группировок *P. percae* по ширине сколекса, мкм

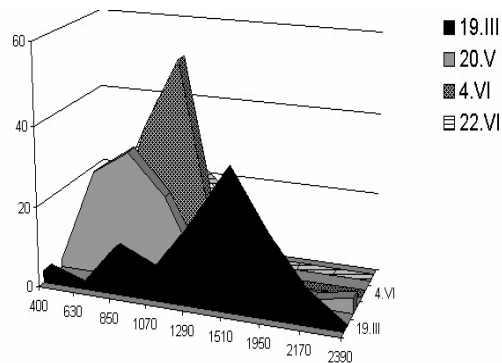


Рис. 2. Разнообразие репродуктивных группировок *P. percae* по ширине половозрелых члеников, мкм

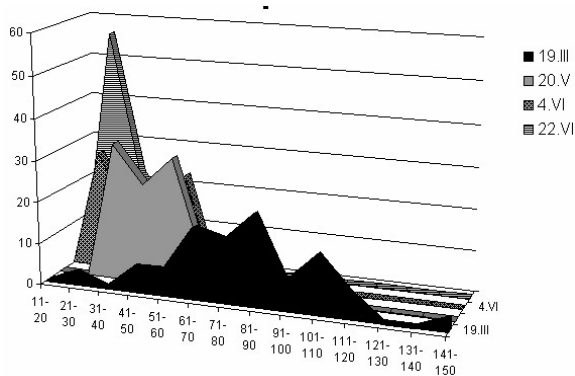


Рис. 3. Разнообразие репродуктивных группировок *P. percae* по числу семенников

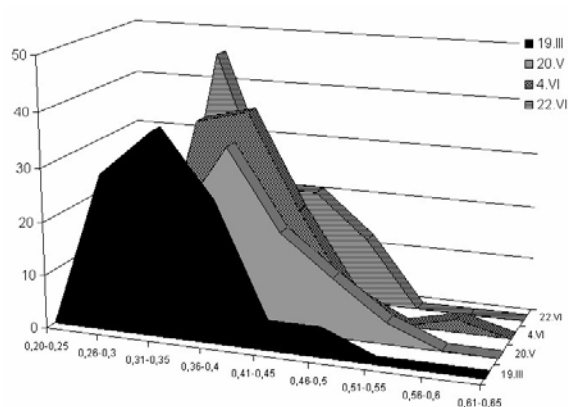


Рис. 4. Разнообразие репродуктивных группировок *P. percae* по отношению длины бурса цирруса к ширине членика

Сопоставление коэффициентов варьирования половозрелых цестод из разных выборок позволило объединить признаки в три группы, различающиеся степенью изменчивости морфометрических показателей. Для первой группы свойственна сравнительно невысокая изменчивость (до 25%). В нее входят 5 признаков: длина и ширина сколекса, диаметр боковых и апикальной присосок, отношение длины бурсы цирруса к его ширине. Для второй группы признаков характерна изменчивость от 25 до 40%. Это — длина половозрелых члеников, число и диаметр семенников, длина бурсы цирруса и высота лопастей яичника. Третья группа представлена признаками, коэффициент вариации которых превышает 40% — отношение длины членика к его ширине, ширина члеников, длина лопастей яичника и длина стробилы.

Таким образом, изучение морфологической изменчивости *P. percae* в онтогенезе выявило широкие границы морфологических параметров возрастной структуры популяции гельминта. Известно, что популяционная изменчивость имеет приспособительное значение. Она обеспечивает целостность и относительную стабильность вида, а также наиболее полное и эффективное использование популяцией разнообразных условий жизни (Поляков, 1975; Никольский, 1980). Благодаря изменчивости в популяциях всегда присутствуют особи, сохраняющие свою приспособленность, несмотря на флуктуации внутривидовых и внешних по отношению к популяции условий развития (Северцов, 1990).

Примененный нами популяционный подход к изучению морфологической изменчивости *P. percae* позволил сопоставить изменчивость популяции с численностью отдельных группировок и их ролью в функционировании системы. Пререпродуктивный и репродуктивный периоды популяции *P. percae* по продолжительности, численности и функционально неравноценны. Первый охватывает большую часть года и составляет основу численности (более 99%). Его основная роль заключается в расселении и создании фундамента для репродуктивного периода. Среди четырех пререпродуктивных группировок наиболее краткосрочна и массовая сводноживущая (яйцо). Она же наименее изменчива. Закон большого числа яиц паразитов связан с их высокой смертностью. Вероятно, в этом случае морфологическая однотипность онкосфер, характерная и для зародышей других цестод (Куперман, 1973; Фрезе, 1987), биологически целесообразна. Она сочетается с высокой вариабельностью размеров наружной оболочки, определяющей плавучесть яиц. Мономорфные зародыши экологически неравнозначны. Рас-

средоточение яиц в разных горизонтах водоема обеспечивает их попадание в различные виды промежуточных хозяев.

На формирование первых паразитических стадий (процеркоидов и плероцеркоидов) существенное влияние оказывает степень их приуроченности к конкретному виду промежуточного хозяина. Широкий круг промежуточных хозяев *P. percae*, относящихся к разным подотрядам, определяет ведущее значение фактора гостальности и расширяет морфологическую вариабельность личиночных группировок. В период заражения окуня (осень) высокая изменчивость молодых плероцеркоидов отражает условия их развития в промежуточных хозяевах. В дальнейшем (зимой) внутривидовые различия в этой группировке становятся меньше. Здесь взаимодействуют два процесса: неравномерный рост паразитов в течение зимних месяцев и стабилизирующее влияние хозяина, в котором элиминируются уклоняющиеся в развитии особи.

Репродуктивный период *P. percae* продолжается менее двух месяцев. Взрослые гельминты составляют лишь 0,02% от общей численности популяции (Ieshko, Anikieva, 1992). Однако популяция на данном этапе развития обладает максимальной морфологической разнокачественностью. Взаимосвязь изменчивости репродуктивных группировок *P. percae* с условиями обитания проявляется, прежде всего, в изменении характера распределения частотных классов значений признаков. Левосторонний сдвиг модальных классов значений трофических и репродуктивных признаков в весенней и летних группировках означает снижение темпа роста и развития особей. Процессы роста, созревания и элиминации взрослых гельминтов связаны с физиологическим состоянием хозяина. Повышение температуры воды свыше 8°C вызывает формирование иммунного ответа у окуня (Hokanson, 1977). Его внутреннее состояние приобретает ведущее значение для взрослых цестод и влияет на их морфологию. Установленный характер вариабельности морфометрических показателей *P. percae* отражает изменения в состоянии системы «паразит-хозяин». Зимой при низкой температуре воды иммунная система окуня толерантна к гельминтам, рост гельминтов замедлен. В условиях неустойчивой кормовой базы значительно варьируют из признаков прикрепления ширина сколекса, из трофико-репродуктивных признаков — длина и ширина членика. На весеннюю группировку действуют два фактора: внутривидовая конкуренция, обусловленная началом интенсивного роста цестод и увеличение сопротивляемости хозяина. Оба фактора вызывают усиление вариабельности параметров взрослых гельминтов и приводят к

снижению численности. Поэтому следующая (первая летняя) группировка формируется в более стабильных условиях и характеризуется менее разнообразными показателями признаков. Однако дальнейшее повышение температуры усиливает иммунные реакции хозяина, что вновь приводит к увеличению изменчивости второй летней группировки.

Литература

- Аникиева Л. В. 1992. Морфологическая изменчивость популяции *Proteocephalus percae* в озере Риндозере // Паразитология. Т. 26. Вып. 5. С. 389-395.
- Аникиева Л. В., Иешко Е. П. 2001. Популяционные аспекты устойчивости паразитарных сообществ рыб на примере паразита окуня *Proteocephalus percae* (Cestoda: Proteocephalidea) // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера (отв. ред. Е. П. Иешко). Петрозаводск. С. 49-57.
- Аникиева Л. В., Иешко Е. П. 2007. Морфологический полиморфизм цестоды *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae) в онтогенезе // Паразитология. Т. 41. Вып. 2. С. 103-111.
- Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. 1983. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука. 168 с.
- Завадский К. М. 1968. Вид и видообразование. Л. 396 с.
- Иешко Е. П. 1988. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука. 118 с.
- Куперман Б. И. 1973. Ленточные черви рода *Triaenophorus* – паразиты рыб. Л. 208 с.
- Лакин Г. Ф. 1973. Биометрия. М. 343 с.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М. 460 с.
- Мамаев С. А. 1975. Некоторые вопросы формирования популяционной структуры вида древесных растений // Экология. № 1. С. 39-49.
- Никольский Г. В. 1980. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М. 182 с.
- Поляков Г. Д. 1975. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М. 158 с.
- Ройтман В. А. 1981. Популяционная биология гельминтов пресноводных биоценозов // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Зоопаразитология. М. С. 43-88.
- Ройтман В. А., Казаков Б. Е. 1977. Некоторые аспекты изучения морфологической изменчивости гельминтов (на примере трематод рода *Azygia*) // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. Т. 27. С. 110-128.
- Северцов А. С. 1990. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общей биологии. Т. 51. № 5. С. 579-590.
- Филиппченко А. А. 1937. Экологическая концепция паразитизма и самостоятельность паразитологии как научной дисциплины. Проблемы общей паразитологии. Л. М. С. 4-14.
- Филиппченко Ю. А. 1978. Изменчивость и методы ее изучения. М. 240 с.
- Фрезе В. И. 1987. Модификационный полиморфизм ленточных (морфофункциональные, экологические и эволюционные аспекты). Автореф. докт. дис. М. 46 с.
- Шмальгаузен И. И. 1968. Факторы эволюции. М. 452 с.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. 1972. Основы общей гельминтологии. М. Т. 2. 515 с.
- Hokanson K. E. F. 1977. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle // J. Fish. Res. Board Canad. V. 34. P. 1524-1550.
- Ieshko E. P., Anikieva L. V. 1992. Life tables of fish helminths and their analysis with the cestode *Proteocephalus percae* a specific parasite of the perch *Perca fluviatilis* take as an example // Ecology of parasitology. St - P.; Petrozavodsk. V. 2. P. 135-149.