

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ РЯДА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И БИОХИМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЦЕСТОДЫ *AROSTRILEPIS HORRIDA* (CYCLOPHYLLIDEA: HYMENOLEPIDIDAE) – ПАРАЗИТА ЛЕСНЫХ ПОЛЁВОК ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Работа выполнена в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (госконтракт № П712).

Представлены данные о пространственно-временной и экологической изменчивости пяти морфологических признаков и вариабельности белковых локусов цестоды *Arostrilepis (Hymenolepis) horrida* – облигатного паразита полевок рода *Myodes* Pallas, 1811 Западной Сибири. Показана значительная вариабельность морфологических и биохимических признаков цестод в зависимости от некоторых факторов среды первого и второго порядка, ряд морфологических параметров выходит за пределы видовых значений признаков. Это указывает на генетическую неоднородность и требует уточнения таксономического статуса западно-сибирских цестод.

Ключевые слова: изменчивость; цестоды; *Myodes*; Западная Сибирь.

В Западной Сибири цестода *Arostrilepis (Hymenolepis) horrida* (Linstow, 1901) Mas-Coma et Tenora, 1997 является облигатным специфичным паразитом полевок рода *Myodes*, причем этот характер взаимоотношений сохраняется в различных состояниях численности популяции хозяина в биоценозе [1, 2]. *A. horrida* служит одним из регулирующих факторов численности полевок [3]. Численность паразита коррелирует с ходом численности хозяина [4, 5]. Промежуточными хозяевами цестоды являются коллемболы *Onychiurus octopunctatus* (Tullberg, 1876), *O. flavorufulus* (Martynova, 1976), *Supraphorura furcifera* (Borner, 1901) (Collembola: Onychiuridae) [6, 7].

Как зоологический вид *A. horrida* характеризуется тем, что имеет обширный ареал. Обширная площадь ареала наряду с приуроченностью как к зональной тайге (подзоны средней и южной тайги, мелколиственных лесов), так и к различным типам лесостепи (подзона средней лесостепи) создают предпосылки для внутривидовой изменчивости. Естественно, что широкий диапазон биотопических связей и весьма неоднозначная история их становления в разных частях ареала, в том числе разный возраст и разные темпы формирования разных частей ареала, должны повлечь сложный характер географической изменчивости. Цестоды, встречающиеся в гельминтологических сборах из разных районов Тюменской области, довольно сильно различаются, что затрудняет их видовую идентификацию. Вполне вероятно, что вид *A. horrida* является сборным. В связи с этим нами поставлена цель – изучить вариабельность ряда морфологических и биохимических признаков *A. horrida* в зависимости от некоторых факторов среды первого и второго порядка.

Материал и методы

Материалом для работы послужили цестоды от красной *Myodes rutilus* Pallas, 1771 и рыжей полевок *Myodes glareolus* Schreber, 1780. Сбор материала произведен О.А. Хританько, П.В. Тимошенко в 2001–2005 гг. в 9 географических точках на территории Тюменской области: в Советском (Кондинские озера), Октябрьском (г. Нягань), Тобольском (д. Надцы), Нижне-Тавдинском (окрестности озера Кучак), Тюменском (окрестности г. Тюмени), Викуловском, Бердюжском, Ишимском (Синицынский бор), Исетском (заказник «Рафайловский») районах Тюменской области (рис. 1).

Советский и Октябрьский районы расположены в подзоне средней тайги, Тобольский – южной тайги, Нижне-Тавдинский, Тюменский и Викуловский – в подзоне мелколиственных лесов лесной зоны, Бердюжский, Ишимский и Исетский – в лесостепной зоне. Грызуны отловлены стандартными методами канавок и ловушколиний. Всего отловлено 218 особей полевок р. *Myodes*, в том числе 172 – *M. rutilus* и 46 – *M. glareolus*. Гельминтологические вскрытия полёвок проводили стандартными методами [8]. Экстенсивность заражения цестодой *A. horrida* природных популяций лесных полевок на территории Тюменской области составляет 2–88%, интенсивность – 1–19 паразитов на особь. Изучение морфологии цестод производили на постоянных препаратах. Цестод окрашивали гематоксилином Эрлиха и заливали в канадский бальзам. Чтобы избежать влияния онтогенетической изменчивости использовались только половозрелые особи цестод и их членики, находящиеся на одной и той же стадии развития. Всего изучено 186 экземпляров цестод, в том числе 144 – из красных и 42 – из рыжих полёвок. Изучено пять морфологических признаков: длина, максимальная ширина стробилы, ширина сколекса, диаметр присосок, ширина шейки. Измерение проводили при помощи штангенциркуля, в миллиметрах, и окуляр-микрометра. Материал обработан с помощью общепринятых методов вариационной статистики [9].

Для изучения генетической изменчивости паразитов и хозяев использовали стандартный метод электрофореза белков в 7,5%-ном полиакриламидном геле с использованием трис-ЭДТА-боратной буферной системы (pH = 8,0) и гелевой трис-ЭДТА-боратной системы (pH = 8,6) [10]. Для анализа брали скелетные мышцы грызунов и фрагменты стробил цестод длиной 2 см. Исследовано таким образом 12 экземпляров *A. horrida*, собранных от красной и рыжей полевок, отловленных в окрестностях оз. Кучак.

Экстракты белков позвоночных и беспозвоночных животных готовили путем гомогенизирования навески ткани в трис-HCl буфере, замораживания-размораживания и центрифугирования в течение 30 мин при 3 000 об./мин. Супернатант смешивали в соотношении 1:1 с 40%-ным раствором сахарозы, подкрашенным бромфеноловым синим. Электрофорез проводили в камерах для вертикального электрофореза Трувелера-Нефедова и «Helicon» при регулировании температуры электродного буфера в пределах 8–12°C – напряжением

100–120 В в течение 10–20 мин, затем 200–300 В в течение 2,5–4,5 ч при силе тока около 100 мА. Гистохимическое выявление малатдегидрогеназы (MDH

1.1.1.40), аспаргатаминотрансферазы (ААТ 2.6.1.1), неспецифических эстераз (ЕСТ 3.1.1.1, 3.1.1.2) и общего белка проводили по методике [11].

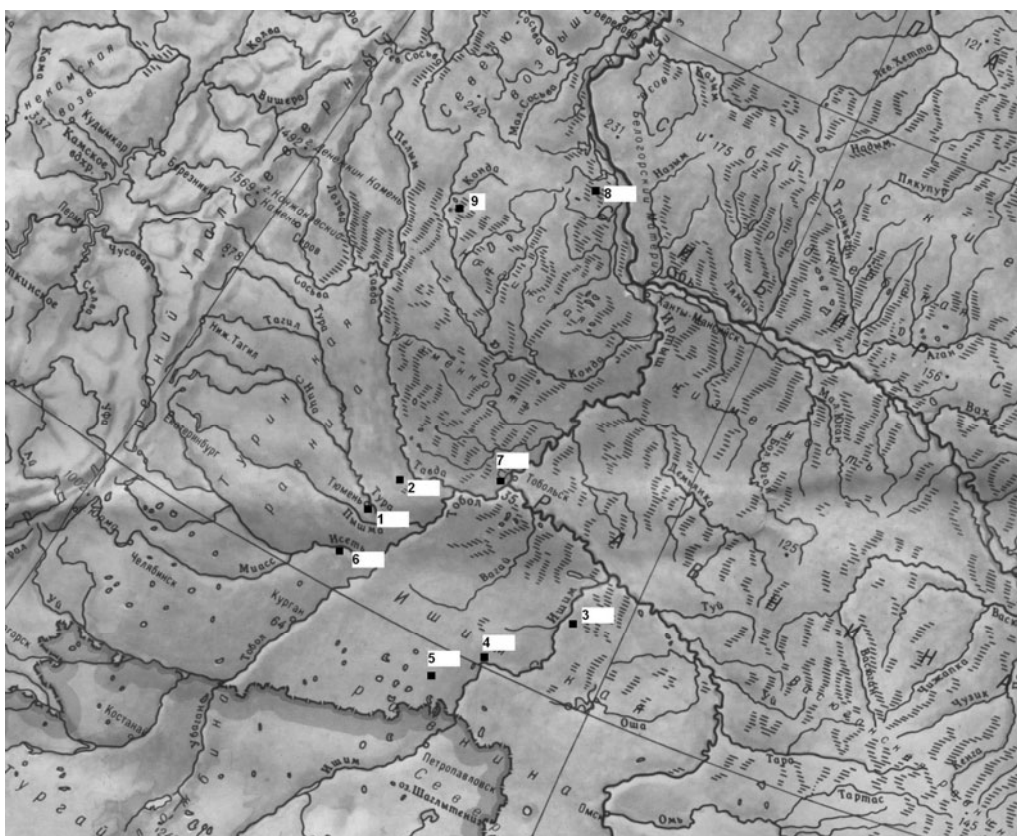


Рис. 1. Места отлова грызунов: 1 – окрестности г. Тюмени; 2 – биостанция «Оз. Кучак»; 3 – Викулово; 4 – д. Синицыно, 5 – Бердюжский район; 6 – Исетский район; 7 – Тобольский район; 8 – окрестности г. Нягани; 9 – Кондинские озера

Результаты и обсуждение

Ведущая роль хозяина в формировании морфологических признаков паразитов в настоящее время общепризнанна. Изучение вопроса о зависимости размеров паразитов от среды первого порядка показало, что размеры гельминтов определяются не объемом пространства, которое

окружает их в органе, а характером и условиями взаимоотношений между гельминтами и хозяином [12]. Данные по гостальной изменчивости *A. horrida* свидетельствуют, что цестоды из рыжих полевков имеют большую длину, ширину сколекса и диаметр присосок, чем цестоды из красных полевков. Вариабельность морфологических параметров больше у цестод из красных полевков (табл. 1).

Морфологические показатели *A. horrida* из разных хозяев (Кучак, 2001–2003 гг.)

Таблица 1

Признак	Из красных полевков (n = 87)		Из рыжих полевков (n = 42)	
	$\bar{X} \pm Sx$, мм	CV, %	$\bar{X} \pm Sx$, мм	CV, %
Длина стробилы	$108,2 \pm 2,3$	20,6*	$124,6 \pm 3,0^*$	15,4
Максимальная ширина стробилы	$1,8 \pm 0,07$	35,0	$2,0 \pm 0,1$	33,0
Ширина сколекса	$0,39 \pm 0,01$	19,0	$0,43 \pm 0,01^*$	17,4
Диаметр присоски	$0,17 \pm 0,004$	22,9*	$0,19 \pm 0,005^*$	16,3
Ширина шейки	$0,23 \pm 0,005$	18,7	$0,24 \pm 0,007$	20,0

* Здесь и далее достоверно больше ($p < 0,05$).

При стабильных экологических условиях красная и рыжая полевки обитают совместно, и случаев конкурентного исключения не наблюдается. При антропогенном воздействии преимущество получает рыжая полевка, предпочитающая антропогенные местообитания [13]. По-видимому, в изучаемом районе красная полевка находится в положении большей энергетической напряженности. Угнетенное состояние популяции хозяина обуславливает уменьшение размеров гельминтов и более высокую вариабельность признаков [14,

15]. Степень облигатности хозяина также оказывает определенное влияние на характер изменчивости морфологических признаков цестод. Паразиты имеют большие размеры и отличаются повышенной плодовитостью при обитании в облигатных хозяевах, к которым они лучше приспособлены, чем при обитании в факультативных [16]. В высоко коадаптированной системе паразит-хозяин более благоприятные условия трофики паразита при наименьших отрицательных воздействий со стороны его иммунной системы. Ана-

лиз полученных данных позволяет предположить, что более предпочтительным хозяином для *A. horrida* является рыжая полёвка.

Отношения между паразитом и хозяином не просто экологические, но и генетические. Геном хозяина содержит гены, контролирующие функционирование системы паразит-хозяин. В частности, они регламентируют восприимчивость и устойчивость хозяина по отношению к паразитам [17]. Для анализа изменчивости *A. horrida* в зависимости от генотипа хозяина использован локус аспаратаминотрансферазы, как правило, полиморфный в популяциях полевков. Он содержит два аллеля, А и В, которые легко идентифицируются методом стандартного электрофореза. У полевков с генотипом АА цестоды имели в среднем длину $133,3 \pm 8,50$ и ширину $1,6 \pm 0,07$ мм, с генотипом ВВ – $125,8 \pm 2,86$ и $2,0 \pm 0,09$ мм, а у хозяев – носителей гетерозиготных генотипов АВ – $114,3 \pm 3,86$ и $1,4 \pm 0,09$ мм соответственно. При статистическом сравнении морфологических показателей цестод от полевков с разными генотипами выявлено, что цестоды от хозяев с гомозиготными генотипами имеют достоверно большую длину стробилы ($p < 0,05$). Это согласуется с теорией о большей жизнеспособности и экологической пластичности гетерозигот. В данном случае, инвазия *A. horrida* может служить механизмом естественного отбора в пользу гетерозигот и способствовать поддержанию сбалансированного

полиморфизма по этому локусу, благоприятного как для хозяина, так и для паразита.

Условия среды второго порядка оказывают на паразитов прямое влияние и косвенное, через изменение состояния хозяина, в первую очередь, его иммунореактивность [18]. Цестоды полевков, пойманных в липняке, более крупные, чем цестоды полевков из смешанного леса, и отличаются более высокой вариабельностью морфологических параметров (табл. 2). Полученные ранее данные по экологии полевков [19] свидетельствуют о лучшей кормовой базе для них в липняке, что обуславливает лучшие условия и для паразитов.

Результаты межгодовых сравнений морфологических признаков *A. horrida* показали, что цестоды полевков 2002 г. отличаются более крупными размерами, а 2001 г. – большей вариабельностью (табл. 3). Повидимому, это связано с динамикой численности популяций хозяев, поскольку демографическая ситуация последних и сопряженная с ней иммунореактивность являются определяющими факторами состояния популяций гельминтов [20, 21]. Красная и рыжая полевки имеют одинаковый ход численности [22]. На пике численности в 2001 г. высокая иммунореактивность хозяев является неблагоприятным фактором для паразитов и способствует расширению диапазона их изменчивости. В 2002 г. на спаде численности полевков сниженная иммунореактивность благоприятствует развитию цестод, их морфологические показатели максимальны.

Таблица 2

Вариабельность морфологических показателей *A. horrida* от полевков из разных биотопов (Кучак, 2001–2003 гг.)

Признак	Липняк (n = 62)		Смешанный лес (n = 24)	
	X ± Sx, мм	CV, %	X ± Sx, мм	CV, %
Длина стробилы	$125,7 \pm 2,8^*$	17,5*	$111,0 \pm 3,04$	11,7
Максимальная ширина стробилы	$1,8 \pm 0,08^*$	34,2*	$1,5 \pm 0,07$	23,7
Ширина сколекса	$0,44 \pm 0,01$	15,9	$0,41 \pm 0,01$	20,8
Диаметр присоски	$0,19 \pm 0,004$	15,8	$0,18 \pm 0,007$	19,8
Ширина шейки	$0,25 \pm 0,004^*$	14,8	$0,23 \pm 0,007$	16,5

Таблица 3

Морфологические показатели *A. horrida* от лесных полевков, отловленных в разные годы

Признак	2001 г. (n = 40)		2002 г. (n = 33)		2003 г. (n = 7)	
	X ± Sx, мм	CV, %	X ± Sx, мм	CV, %	X ± Sx, мм	CV, %
Длина цестоды	$116,0 \pm 3,5$	19,2 ²	$132,0 \pm 2,9^1$	12,4	$115,0 \pm 5,2$	12,0
Максимальная ширина стробилы	$1,4 \pm 0,05$	22,8	$2,1 \pm 0,11^1$	30,0	$1,5 \pm 0,36$	26,0
Ширина сколекса	$0,46 \pm 0,01$	15,7	$0,43 \pm 0,01^2$	18,1	$0,34 \pm 0,02$	13,8
Диаметр присоски	$0,18 \pm 0,01$	21,1 ²	$0,19 \pm 0,01$	15,2	$0,17 \pm 0,01$	15,8
Ширина шейки	$0,24 \pm 0,01^2$	13,3	$0,25 \pm 0,01$	17,2	$0,21 \pm 0,01$	16,2

¹ Достоверно больше по сравнению с 2001 г. ² По сравнению с 2003 ($p < 0,05$).

Для сравнительного изучения географической изменчивости использованы цестоды *A. horrida* от красной полевки (табл. 4). Цестоды из Исетского района отличаются наименьшими значениями всех морфологических параметров. «Северные» цестоды (Октябрьский район) имеют наибольшую длину при меньших значениях диаметра сколекса и ширины шейки. Самые широкие цестоды – из Викуловского района. Диаметр семенников фиксировали только у цестод из Исетского и Октябрьского районов, где наблюдались достоверные различия между выборками. Уменьшение размеров цестод из Исетского района по сравнению с Октябрьским, может объясняться тем, что на юге Тюменской

области на одно зараженное животное приходится 5,6 особей гельминтов, в то время как на севере всего 3,6. Таким образом, при продвижении с юга на север увеличение размеров паразитов происходит за счет уменьшения интенсивности инвазии. Ряд морфометрических показателей цестод (в таблице – подчеркнуто) выходит за пределы значений, указанных в определителе [23].

Влияние внутри- и межвидовых взаимоотношений на морфологические показатели цестод является одним из хорошо изученных вопросов [24, 25]. При изучении корреляционной зависимости морфометрических показателей цестод *A. horrida* от их численности в одной

особи хозяина установлена достоверная положительная средней силы связь для признака «длина цестоды» ($r = 0,41$) и отрицательная – для признака «максимальная ширина стробилы» ($r = 0,26$). Другими словами, с увеличением плотности агрегации цестоды становятся тоньше и длиннее. Уменьшение ширины стробилы служит проявлением эффектов скупивания, а увеличение длины может быть компенсаторной реакцией.

Наиболее часто встречающимся видом-конкурентом цестод *A. horrida* является нематода *Heligmosomum mixtum* Schulz, 1952. Они занимают один и тот же гостальный биотоп – тонкий кишечник. Совместная инвазия полевок этими двумя видами гельминтов встречается значительно реже, чем раздельная, что указывает на наличие конкурентных отношений между ними. При сравнении морфометрических показателей цестод в присутствии и в отсутствие конкурента выявлено достоверное уменьшение диаметра присосок и увеличение ширины стробилы цестод при наличии нематод (табл. 5).

Они занимают один и тот же гостальный биотоп – тонкий кишечник. Совместная инвазия полевок этими двумя видами гельминтов встречается значительно реже, чем раздельная, что указывает на наличие конкурентных отношений между ними. При сравнении морфометрических показателей цестод в присутствии и в отсутствие конкурента выявлено достоверное уменьшение диаметра присосок и увеличение ширины стробилы цестод при наличии нематод (табл. 5).

Таблица 4

Морфологические показатели *A. horrida* от красных полевок из разных районов Тюменской области

Признак ($X \pm Sx$, мм)	Бердюжский (n=8)	Исетский (n=28)	Викуловский (n=22)	Октябрьский (n=29)
Длина цестоды	$95,8 \pm 4,6^2$	$64,8 \pm 9,7^{13}$	$95,7 \pm 7,9^2$	$121,8 \pm 18,5^{123}$
Максимальная ширина стробилы	$1,7 \pm 0,10^{23}$	$0,9 \pm 0,06^{13}$	$2,4 \pm 0,2^{12}$	$1,5 \pm 0,45^{23}$
Ширина сколекса	$0,37 \pm 0,01^2$	$0,24 \pm 0,01^{13}$	$0,34 \pm 0,01^2$	$0,32 \pm 0,01^{12}$
Диаметр присоски	$0,17 \pm 0,01^2$	$0,13 \pm 0,002^{13}$	$0,15 \pm 0,01^2$	$0,16 \pm 0,003^2$
Ширина шейки	$0,21 \pm 0,01^2$	$0,12 \pm 0,01^{13}$	$0,2 \pm 0,01^2$	$0,16 \pm 0,01^{132}$
Диаметр семенника	–	$0,12 \pm 0,002$	–	$0,13 \pm 0,002^2$

¹ Достоверные различия с Бердюжским. ² С Исетским. ³ С Викуловским районами.

Таблица 5

Вариабельность морфологических признаков *A. horrida* в зависимости от наличия в хозяине нематод *Heligmosomum mixtum*

Признак	Без паразитов другого вида (n=81)		С паразитами другого вида (n=15)	
	$X \pm Sx$, мм	CV, %	$X \pm Sx$, мм	CV, %
Длина цестоды	$107,8 \pm 2,31$	19,3	$101,4 \pm 4,91$	18,7
Максимальная ширина стробилы	$1,6 \pm 0,06$	33,9	$2,2 \pm 0,18^*$	33,0
Ширина сколекса	$0,39 \pm 0,008$	18,9	$0,36 \pm 0,01$	13,7
Диаметр присоски	$0,18 \pm 0,005^*$	24,6	$0,15 \pm 0,008$	19,5
Ширина шейки	$0,23 \pm 0,005$	18,7	$0,21 \pm 0,01$	25,3

При электрофоретическом исследовании тканей цестод *A. horrida* идентифицировано 7 локусов: один локус аспартатаминотрансферазы (Aat), 4 – неспецифических эстераз (Est-1, Est-2, Est-3, Est-4), один локус малатдегидрогеназы (Mdh) и один – общего белка (ОБ). По локусам Aat и Est-1 установлено наличие трех аллелей в каждом, по локусам Est-2 и Mdh – двух (рис. 2).

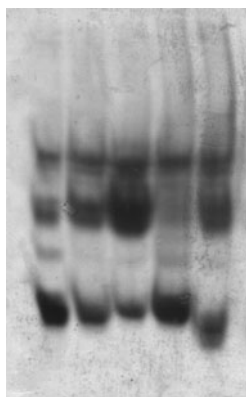


Рис. 2. Электрофореграмма неспецифических эстераз цестод *A. horrida*

Остальные локусы были полностью инвариантны. Из семи изученных локусов четыре оказались полиморфны по 95%-ному критерию. Доля полиморфных локусов P_{95} составила 0,571, средняя гетерозиготность фактическая (теоретическая) – 0,152 (0,194), число эффективных аллелей – 1,2. Полученные данные указывают на высокий уровень генетической неоднородности гемипопуляции цестод, который может быть связан

с особенностями их биологии, полигостальностью и сложной структурой жизненного цикла [26].

Цестоды *A. horrida* проявляют высокую степень вариабельности морфометрических параметров. В среднем, они крупнее при обитании в рыжей полевке по сравнению с красной, при заражении хозяев-носителей гомозиготных генотипов, в годы спада численности полевок, в биотопах с лучшими кормовыми условиями для хозяина, при обитании в северных, таежных районах по сравнению с более южными, лесостепными. Увеличение плотности агрегации цестод в кишечнике хозяина ведет к увеличению их длины при уменьшении максимальной ширины стробилы, а присутствие конкурента (нематоды *Heligmosomum mixtum*) – к уменьшению диаметра присосок и увеличению ширины стробилы.

Глубокие морфологические перестройки, проявляющиеся в модификационной, трофической и биоценотической изменчивости гельминтов, не имеют аналогов среди свободноживущих животных [27]. Особенно высоким уровнем изменчивости обладают полигостальные гельминты [28].

Цестоды *A. horrida*, собранные от нескольких особей хозяев двух видов из одного местообитания, проявляют высокую степень генетической неоднородности, которая составляет основу их морфологической и экологической пластичности. Высокий уровень морфологической и генетической изменчивости цестоды *A. horrida* от сибирских полевок затрудняет ее видовую идентификацию и может служить основанием для пересмотра ее таксономического статуса.

ЛИТЕРАТУРА

1. Чечулин А.И. Гостальная специализация цестод р. *Hymenolepis* Weinland, 1858 от грызунов Палеарктики // Экологический мониторинг паразитов. Паразитарные системы в изменяющейся среде: прогнозирование последствий глобального потепления климата и растущего антропогенного пресса // Тезисы докладов II Съезда Паразитологического общества. СПб., 1997. С. 174–176.
2. Чечулин А.И., Карпенко С.В. Полигостальность как одна из форм поддержания численности гельминтов // Тезисы докладов Сибирской зоологической конференции. Новосибирск, 2004. С. 414.
3. Доброворский А.К., Чечулин А.И., Панов В.В., Мак В.В. Эндо- и эктопаразиты как фактор изменчивости реакций гуморального иммунитета красной полевки *Myodes rutilus* в природной популяции // Паразитология. 1998. Вып. 32, № 4. С. 289–299.
4. Krivopalov A., Chechulin A., Abramov A. Dynamics of *Arostrilepis horrida* in the voles of g. *Myodes* in south of West Siberia // Тезисы докладов Сибирской зоологической конференции. Новосибирск, 2004. С. 386.
5. Кривопалов А.В., Чечулин А.И., Панов В.В. Анализ зараженности красной полевки *Myodes rutilus* цестодой *Arostrilepis horrida* в зависимости от способов отлова // Проблемы современной паразитологии: Материалы конф. СПб., 2003. С. 220–222.
6. Смирнова Л.В. Жизненный цикл и постэмбриональное развитие цестоды *Hymenolepis horrida* (Cyclophyllidae: Hymenolepididae) // Паразитология. 1980. Т. 14, № 6. С. 467–471.
7. Чечулин А.И., Кривопалов А.В., Гуляев В.Д., Березина О.Г. Коллемболы *Supraphorura furcifera* (Börner, 1901) (Collembola: Onychiuridae) – новые промежуточные хозяева цестоды *Arostrilepis horrida* (Linstow, 1901) Mas-Coma et Tenora, 1997 (Cestoda: Hymenolepididae) // Основные достижения и перспективы развития паразитологии: Материалы междунар. конф. М., 2004. С. 344–345.
8. Ивашкин В.Н., Контримавичус В.Л., Назарова Н.С. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М.: Наука, 1971. 124 с.
9. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 293 с.
10. Маурер Г. Диск-электрофорез. Теория и практика электрофореза в ПААГ. М.: Мир, 1971. 243 с.
11. Корочкин Л.И., Серов О.А., Пудовкин А.И. и др. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 278 с.
12. Жарикова Т.И. О соотношении мелких и крупных видов жаберных эктопаразитов рыб в водоемах разной степени загрязненности // Зоологический журнал. 2001. Т. 80, № 1. С. 515–519.
13. Садыков О.Ф., Лукьянов О.А. Экология и морфологическая изменчивость красной и рыжей полевок на Южном Урале // Экология Уральских гор. Екатеринбург: Наука, 1992. С. 90–99.
14. Иешко Е.П., Аникеева Л.В. Полиморфизм *Proteocephalus exiguus* (Cestoidea: Proteocephalidae) – массового паразита сиговых рыб // Паразитология. 1980. Т. 14, № 5. С. 422–427.
15. Шигин А.А., Судариков В.Е., Фрезе В.И. Гостальная изменчивость марит *Diplostomum commutatum* (Diesing, 1850) Dubois, 1937 (Trematoda: Diplostomidae) // Актуальные проблемы общей паразитологии. М.: Наука, 2000. С. 324–344.
16. Филимонова Л.В. Некоторые аспекты изучения морфологической изменчивости марит *Metorchis bilis* (Braun, 1790) (Trematoda: Opisthorchiidae) // Фауна, морфология, систематика паразитов и иммунитет при паразитозах: Труды Института паразитологии РАН. М., 1995. С. 95–104.
17. Астафьев Б.А., Петров О.Е. Эволюционно-генетическая теория паразитизма // Успехи современной биологии. 1992. Т. 112, № 2. С. 163–175.
18. Завьялов Е.Л., Чечулин А.И., Герлинская Л.А. Зараженность цестодами водяной полевки в локальной популяции при изменении условий ресурсного обеспечения // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: Материалы конф. Новосибирск, 2005. С. 71–72.
19. Хританько О.А., Жигилева О.Н. Эколого-фаунистическая характеристика сообществ грызунов и их гельминто-гостальных сообществ на юге Тюменской области // Вестник ТюмГУ. 2003. № 2. С. 22–19.
20. Чечулин А.И., Мак В.В., Панов В.В. Зараженность гельминтами и ее связь с иммунореактивностью полевых мышей различных демографических групп на разных фазах численности // Взаимоотношения паразита и хозяина: Тез. докл. М., 1998. С. 73.
21. Бугмырин С.В., Коросов А.В., Иешко Е.П., Аниканова В.С. и др. Анализ пространственного распределения гельминтов рыжей полевки *Cl. glareolus* // Фауна, биология, морфология и систематика паразитов: Тез. докл. М., 2006. С. 49–51.
22. Чечулин А.И., Панов В.В. Динамика гельминтофаунистических комплексов сообщества грызунов в Северной Барабе // Экология гельминтов позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1989. С. 124–145.
23. Определитель гельминтов грызунов фауны СССР: цестоды и трематоды / Рыжиков К.Н., Гвоздев Е.В., Токобаев М.Н. и др. М.: Наука, 1978. 232 с.
24. Ромашова Н.Б., Васильев А.В., Харитонов С.Б. Взаимоотношения в двухвидовом кишечном сообществе гельминтов рыжей полевки // Основные достижения и перспективы развития паразитологии: Материалы Междунар. конф. 2004. С. 267–269.
25. Кривопалов А.В., Гуляев В.Д. Индивидуальная внутри- и межвидовая конкуренция в сообществе цестод грызунов // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: Материалы II межрегион. конф. Новосибирск, 2005. С. 102–103.
26. Zhigileva O.N. The levels of genetic variability of parasites with different life cycle structure // Acta zoologica Lituanica. 2007. V. 17, № 2. P. 129–138.
27. Аникеева Л.В. Изучение популяционной морфологии паразитов на основе традиционных методов // Эволюция паразитов. Материалы I Всесоюзного симпозиума. Тольятти, 1991. С. 132–135.
28. Hinaidy H.K., Jahn J. Morphometrische beobachtungen über *Dipylidium caninum* bei Hunden und Katzen in Österreich // Wien. Tierarztl. Monatsschr. 1998. V. 85, № 12. P. 424–428.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 15 ноября 2009 г.