

УДК 591.557.8:574.3 (262.5)

**ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ ГЕЛЬМИНТОВ ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ:
ВОЗМОЖНОСТИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ**

© А. В. Гаевская, Е. В. Дмитриева, Ю. М. Корнийчук, 2002

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной Академии наук Украины,
Севастополь, Украина

Поступила 15 июля 2002 г.

Представлены некоторые итоги популяционных исследований гельминтов на примере нескольких видов моногеней и трематод, паразитирующих у черноморских рыб. Показана возможность использования паразитологических данных для решения общетеоретических вопросов видообразования, межвидовой и внутривидовой конкуренции, занятия экологических ниш.

Ключевые слова: моногенеи, трематоды, популяционная биология, Черное море

Some results of population research of helminths on an example of several species of monogeneans and trematodes from the Black Sea fishes are presented. The opportunities of use of parasitological data for decision of general theoretic problems of the species formation, intra- and interspecies competition, the occupation of ecological niches are shown.

Key words: monogeneans, trematodes, population biology, the Black Sea

Паразиты, как известно, являются неотъемлемым и нормальным компонентом любых экосистем. Однако специфическими чертами этих биологических объектов являются двойственность среды их обитания и особая роль в функционировании экосистем – регуляторная, защитная, стабилизирующая, а также перераспределение объемов и увеличение скорости потоков вещества и энергии [3, 15, 17]. Популяция паразитов обладает основными экологическими свойствами популяций свободноживущих организмов: ареалом, численностью, рождаемостью и смертностью, распределением в пространстве и структурой и т.д. [8, 18 и др.].

На все параметры популяций паразитических видов влияет комплекс факторов, присущих как самому хозяину, так и среде его обитания. По этой причине двойственность среды обитания паразитов не только усложняет задачи, стоящие перед экологической паразитологией, но и придает им особый теоретический интерес, помогая решению многих общеэкологических задач.

Экологические данные содержатся практически в каждой паразитологической работе, однако, собственно экологические исследования паразитов насчитывают не более полувека и в основном это работы, рассматри-

вающие влияние различных факторов среды на количественные показатели заражения. Паразитологических работ, в которых применялись бы методологические подходы, аналитические методы, терминология, разработанные при изучении экологии свободноживущих организмов, немного, и появились они, в основном, в последнее десятилетие [20, 23, 25, 27 и др.].

Разноплановые исследования гельминтов пресноводных рыб позволили установить некоторые особенности популяционной организации этих паразитов и их отношений со средой [1, 2, 8, 21 и др.]. Что же касается структуры, динамики и взаимосвязей популяций морских паразитов, то они, несомненно, должны иметь несколько иные особенности, обусловленные спецификой их среды обитания (известно, например, что формирование паразитофауны морских рыб в процессе их онтогенеза отличается от такового пресноводных рыб). Однако, подобные исследования гельминтов морских рыб развиты слабее, что, возможно, обусловлено сложностью соответствующих исследований в природных условиях.

В последние годы в отделе экологической паразитологии ИнБЮМ НАН Украины активно развивается популяционное направление изучения морских гельминтов. Основной акцент первоначально был сделан на изучение структуры, механизмов формирования и особенностей функционирования популяций нескольких видов плоских червей из числа наиболее распространенных у черноморских рыб. Уже первые результаты позволили обсудить

ряд общебиологических вопросов с привлечением паразитологического материала и показали как перспективность таких работ, так и необходимость их дальнейшего развития.

Проиллюстрируем сказанное несколькими примерами.

Известно, что распределение паразитов в популяциях хозяев хорошо моделируется кривой негативного биномиального распределения, т.е. носит перерасеянный характер [4]. Поэтому в случае паразитов, весь жизненный цикл которых протекает в одном хозяине, мы сталкиваемся с тем, что реально панмиксия ограничивается отдельными группами особей внутри единой популяции.

С одной стороны, наличие такой репродуктивной изоляции создает условия для увеличения фенотипического разнообразия популяции паразита, но с другой отсутствие полной изоляции способствует тому, что одного хозяина могут заражать фенотипически различные особи. При этом групповой отбор будет поддерживать такие группы особей паразита, которые наиболее удачно делят между собой ресурсы среды, углубляя дифференциацию первоначально единой экологической ниши. Это создает особые условия для видообразования внутри ареала исходного вида и, возможно, поэтому среди паразитов мы сталкиваемся с большим количеством совместно обитающих близкородственных видов. Так, только для моногеней [14] приводится далеко не полный список из 23 групп совместно обитающих однородных видов.

Надо отметить, что явление симпатрического видообразования в теории считается чрезвычайно редким и известно в основном у растений (в этом случае оно связывается с гибридизацией или же полиплоидией), а также у животных с партеногенетическим способом размножения [10].

В то же время, изучая фауну моногеней, мы обнаружили, что паразитирующие на жабрах черноморских кефалей дуплеты и триплеты видов рода *Ligophorus* (по 2 - на остроносе, лобане и пиленгасе, 3 - на сингиле) [5] встречаются по всему ареалу хозяев. По этой причине оснований для предположения, что они образовались по краям ареала исходного вида и затем, расширяя свое распространение, стали в некоторых его участках встречаться совместно, нет. К тому же, выработка микролокализаций и их генетическое закрепление, при котором исключалась бы межвидовая конкуренция, предполагает коэволюцию этих видов.

Произошли ли изучаемые виды лигофорусов от одного вида, изначально паразитировавшего на соответствующем виде хозяина?

Была проанализирована степень морфологического сходства черноморских лигофорусов. Для максимизации межвидовых и сведения к минимуму внутривидовых различий был использован метод канонического дискриминантного анализа. Два вида лигофорусов - *Ligophorus chabaudi* Euzet et Suriano, 1977 и *L. kaohsianghsieni* (Gussev, 1962), паразитирующих на пиленгасе, образовали два далеко отстоящих кластера (рис. 1), в то время как виды от мест-

ных черноморских кефалевых - *L. vanbenedeni* (Parona et Perugia, 1890), *L. acuminatus* Euzet et Suriano, 1977, *L. szidati* Euzet et Suriano, 1977 и *L. euzeti* Dmitrieva et Gerasev, 1996 морфологически оказались более близки, особенно те, что приурочены к роду *Liza*. Эти данные свидетельствуют в пользу того, что виды от одного хозяина, скорее всего, имеют общее происхождение.

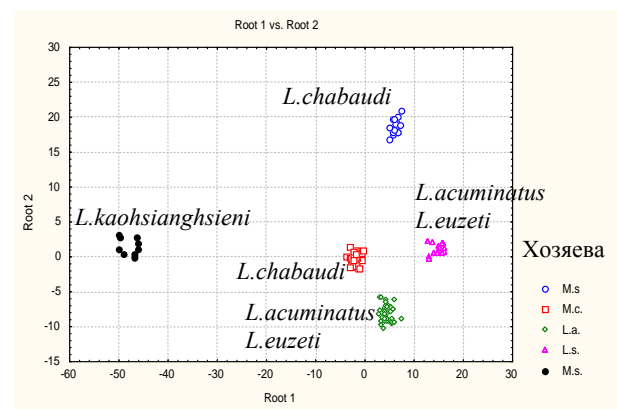


Рис. 1. Результаты дискриминантного анализа внешнего облика моногеней рода *Ligophorus*, паразитирующих на разных хозяевах.

Маркировка по видам хозяев: М.с – пиленгас *Mugil soiu*, М.с. – лобан *Mugil cephalus*, L.a. – сингиль *Liza aurata*, L. s. – остронос *L. saliens*.

Fig.1. Discrimination analysis of habitus of *Ligophorus* monogeneans parasiting on the different fish hosts from the Black Sea

Сосуществование нескольких близкородственных видов паразитов в пределах одного органа хозяина (например, жаберного аппарата или кишечника) ставит перед нами еще одну теоретическую проблему - проблему наличия или отсутствия межвидовой конкуренции. При этом, в соответствии с традиционной теорией ниш, виды со сходными экологическими требованиями могут длительно сосуществовать лишь в

случае разделения ими хотя бы части используемых ресурсов [24, 28].

Приведем два примера исследования этой проблемы применительно к гельминтам черноморских рыб.

На жабрах темного горбыля *Sciaena umbra* L. встречаются два вида моногеней рода *Diplectanum*. Временное перекрытие встречаемости этих моногеней высоко, поэтому наиболее реальным путем разделения ресурсов представляется использование паразитами различных микролокализаций. Разделив жабру на 4 сектора, в соответствии с особенностями ее строения, мы исследовали распределение по ним обоих видов диплектанумов [6]. В результате установлена пространственная разграниченность этих видов (рис. 2). Так, *D. aculeatum* Pagona et Perugia, 1889 предпочитает локализоваться на II жаберной дуге, во 2 секторе и дистальной зоне, а *D. similis* Bychowsky, 1957 - на III жаберной дуге, в 3 секторе и проксимальной зоне жабр. Кроме того, установлено, что различаются и сроки размножения этих моногеней, что усиливает репродуктивный барьер.

Второй пример. Трематоды *Helicometra fasciata* (Rud., 1819), *Gaevskayatrema perezi* (Mathias, 1926) и *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) – обычные паразиты губановых рыб, и в частности, рулен *Symphodus tinca* (L.). Анализ распределения марит этих трематод по кишечному тракту рулены показал, что *H. fasciata* встречается на протяжении всего кишечника, мариты *G. perezi* ограничены в своем распространении тонкой кишкой, а особи *P. maculatus*

приурочены к преанальной ампуле [11]. Таким образом, полностью обособленные пространственные ниши имеют два вида, тогда как ниши, занимаемые парами видов “*H. fasciata* – *G. perezi*” и “*H. fasciata* – *P. maculatus*”, перекрываются.

Первая пара видов, совместно заселяющих тонкий кишечник, разделяет эту нишу во времени: пик численности *H. fasciata* приходится на осень, *G. perezi* – на зиму (рис. 3). Кроме того, во все сезоны года наиболее плотные скопления марит этих двух видов разобщены и в пространстве (рис. 4). В пользу отсутствия отрицательных взаимодействий между ними говорит тот факт, что на пике численности каждого из рассматриваемых видов отмечаются максимальные показатели не только ширины ниши, но и степени перекрытия ниш (рис. 4). Для 2-ой пары трематод, общим местообитанием которых является преанальная ампула, основным способом разделения пространственной ниши - несовпадение периодов максимальной численности. Кроме того, при совместной инвазии и заражении каким-либо одним из видов в обоих случаях не выявлено значимых различий в интенсивности инвазии (рис. 5), что также свидетельствует об отсутствии между ними отрицательных взаимодействий.

Известны две основные группы факторов, которые могут ограничивать ниши у паразитов [26]: межвидовые отношения, в частности, конкуренция, и внутривидовые, направленные на увеличение шансов перекрестного оплодотворения. В пользу действия факторов

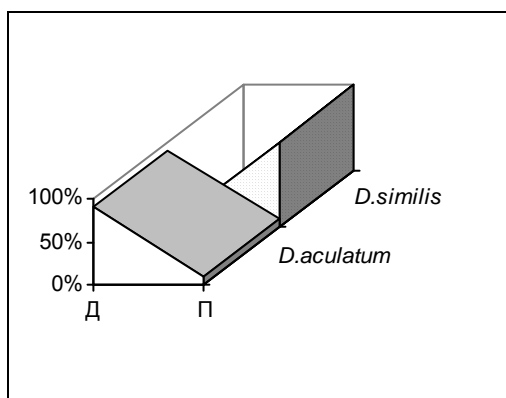
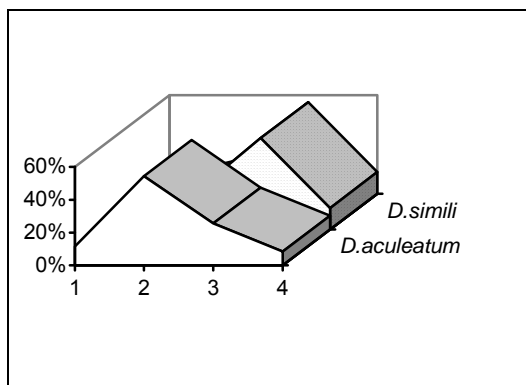
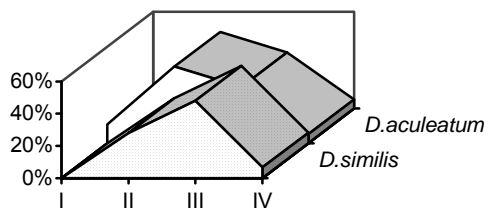


Рис. 2. Распределение двух видов моногеней рода *Diplectanum* по различным участкам жабр темного горбыля: А - по жаберным дугам, В - по секторам жабр, С - по зонам жабр (Д - дистальная зона, П - проксимальная зона)

Fig. 2. Distribution of two monogeneans species of genus *Diplectanum* on the different areas of gills of *Sciaena umbra*: А - gills arches, В - gills sector, С - gills zone (Д - distal zone, П - proximal zone)

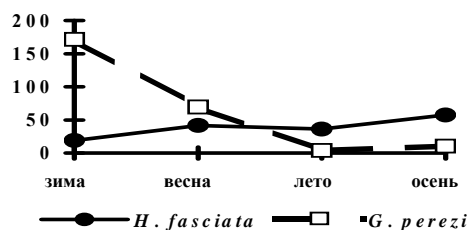
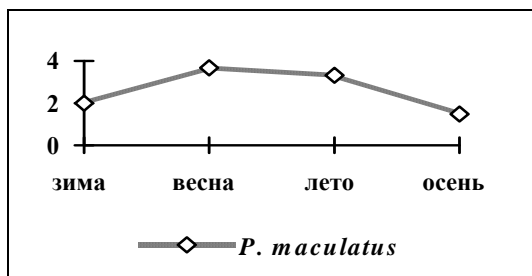


Рис. 3. Сезонные колебания интенсивности инвазии рулены тремя видами трематод (*Helicometra fasciata*, *Gaevskayatrema perezii*, *Proctoeces maculatus*) [11]

Fig. 3. Seasonal changes of the intensity of infection of *Symphodus tinca* with three trematode species (*Helicometra fasciata*, *Gaevskayatrema perezii*, *Proctoeces maculatus*) [11]

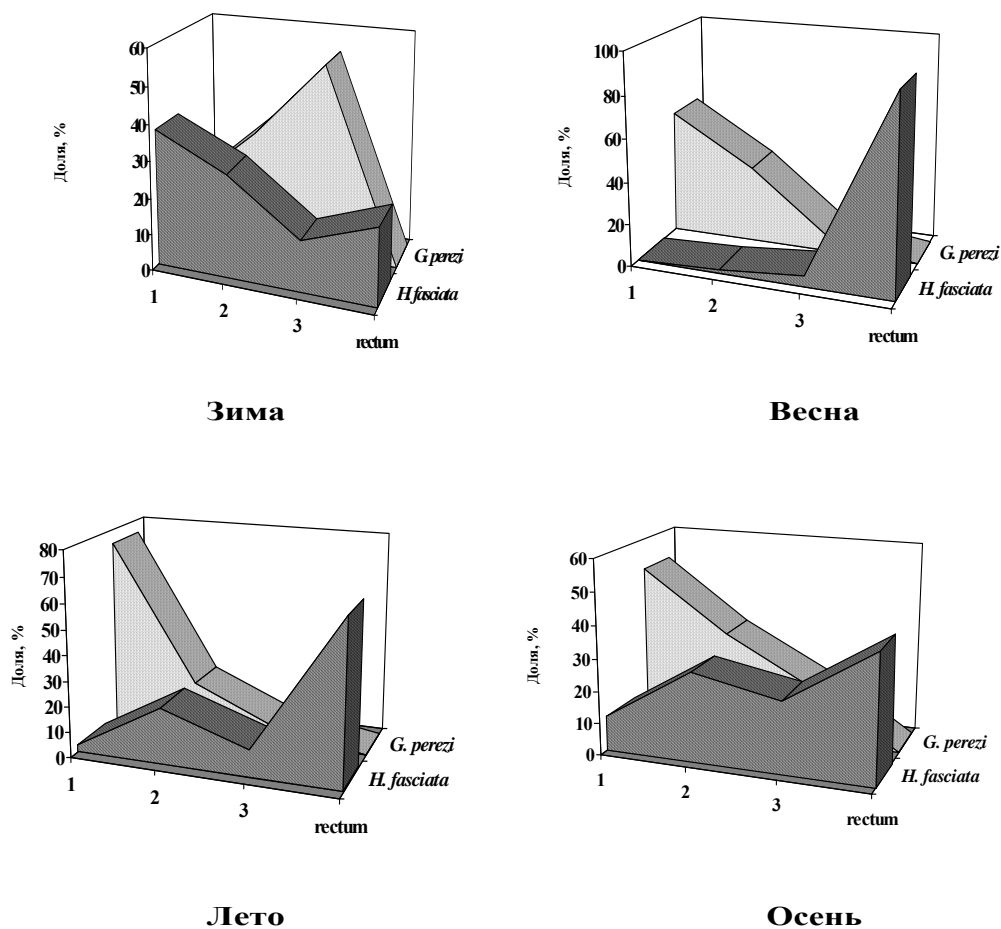


Рис. 4. Сезонные изменения распределения марит двух видов трематод - *Helicometra fasciata* и *Gaevskajatrema perezi* по кишечнику рулен [11]

Fig. 4. Seasonal changes of sites of trematode maritae *Helicometra fasciata* and *Gaevskajatrema perezi* in the rectum of *Symphodus tinca* [11]

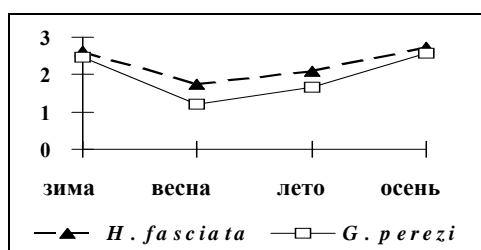


Рис. 5 А. Сезонные изменения ширины ниши двух видов трематод - *Helicometra fasciata* и *Gaevskajatrema perezi* в тонком кишечнике рулены [11]

Fig. 5 A. Seasonal changes of niche breadth of two trematode species, *Helicometra fasciata* and *Gaevskajatrema perezi* in the intestine of *Symphodus tinca* [11]

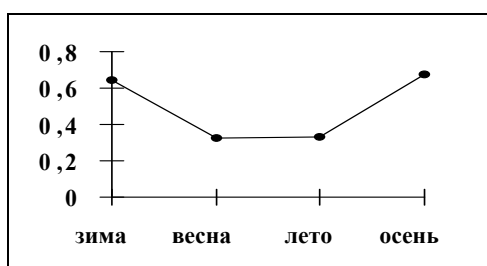


Рис. 5 Б. Сезонные изменения индекса перекрытия ниш марит *Helicometra fasciata* и *Gaevskajatrema perezi* в тонком кишечнике рулены [11]

Fig. 5 B. Seasonal changes of niche overlap index of trematode maritae *Helicometra fasciata* and *Gaevskajatrema perezi* in the intestine of *Symphodus tinca* [11]

первой группы в данном случае может свидетельствовать относительно более низкая численность одного из совместно встречающихся видов (у 2-х из 3-х исследованных пар). Однако сравнение распределения этих видов при смешанных и одновидовых инвазиях показало, что ни их абсолютная численность, ни микролокализация не зависят от присутствия вида “соседа”. Более того, поскольку агрегированность гельминтов возрастает в моменты размножения, она, по-видимому, в большей степени направлена на увеличение шансов перекрестного оплодотворения, чем является результатом межвидовой конкуренции.

Говоря о происхождении и эволюции видов паразитов, их межвидовой конкуренции, нельзя обойти вниманием и столь важный аспект как внутривидовая структура вида. Установлено [9, 16], что даже типичные для паразита хозяева неравноценны для функционирования его паразитарной системы, что в значительной степени определяет сложность их внутривидовой структуры. Для ее изучения мы обратились к исследованию гостальных фенотипических особенностей некоторых черноморских гельминтов.

Известно [7], что два вида черноморских моногеней рода *Gyrodactylus* имеют широкий круг хозяев: *G. alviga* Dmitrieva et Gerasev, 1997 паразитирует на 16 видах рыб, *G. flesi* Malmberg, 1957 – на 8. Используя дискриминантный анализ, мы проанализировали фенотип моногеней этих двух видов, собранных от разных хозяев [22] (рис. 6). Для первого ви-

да, *G. alviga*, были получены две не перекрывающиеся группировки: одна соответствует хозяину, отличающемуся от остальных на порядок большими показателями инвазии (его мы считаем основным), и вторая – трем видам хозяев, показатели зараженности которых значительно меньше (их мы относим к второстепенным). Таким образом, имеются, по крайней мере, две (в той или иной степени репродуктивно изолированные), внутривидовые группировки *G. alviga*, приуроченные к основному и второстепенным хозяевам.

G. flesi, кроме основного (глосса) и второстепенного хозяев, использует также и транспортного хозяина – ската морскую лисицу. Скот очень далек от глоссы филогенетически, поэтому он, видимо, малопригоден для постоянного обитания на нем особей данного вида, но может выполнять роль транспортного хозяина для группировки особей, приуроченной к глоссе, так как обитает вместе с ней в одних и тех же биотопах. Возможно, именно поэтому особи *G. flesi*, собранные с хозяев этих двух видов, морфологически не различаются.

Интересный пример внутривидовой гостальной дифференциации представляет и трематода *Helicometra fasciata*, в качестве окончательных хозяев которой известны 32 вида черноморских рыб из 18 родов. Методом кластерного анализа была исследована фенотипическая гостальная изменчивость марит этой трематоды [10, 12]. Установлено, что, как и в случае с моногенями, разнокачественность среды первого порядка приводит к формирова-

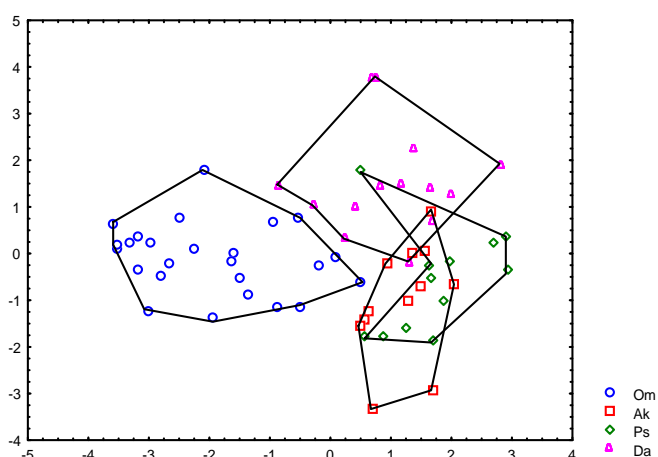


Рис. 6 А. Результат дискриминантного анализа особей *Gyrodactylus alviga*, паразитирующих на разных хозяевах.

Маркировка по видам хозяев: Om – *Merlangius merlangus euxinus* (Nordmann), Ak – *Alosa kessleri pontica* (Eichw.), Ps – *Pomatomus saltatrix* (L.), Da – *Diplodus annularis* (L.)

Fig. 6 А. Discrimination analysis of *Gyrodactylus alviga* individuals from different hosts

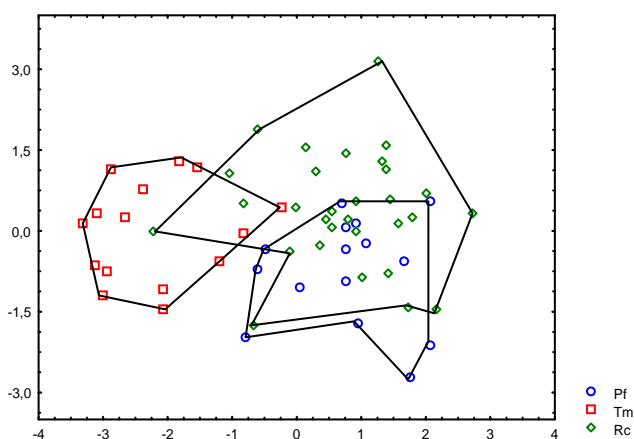


Рис. 6Б. Результат дискриминантного анализа особей *Gyrodactylus flesi*, паразитирующих на разных хозяевах.

Маркировка по видам хозяев: Pf – *Platichthys flesus luscus* (Pall.), Tm – *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev, Rc – *Raja clavata* L.

Fig. 6 Б. Discrimination analysis of *Gyrodactylus flesi* individuals from different hosts

нию в гемипопуляции марит *H. fasciata* гостальных экоформ, достоверно различающихся фенотипически (рис. 7).

Для понимания биоценотических связей гельминтов, особенностей их положения в трофических сетях конкретного биоценоза необходимо знание особенностей их репродукции. На основании исследования характеристик репродуктивной системы марит *H. fasciata* из разных хозяев мы выявили, что гемипопуляция марит реализует два типа репродуктивной стратегии [13]. Так, при формировании исключительно плотных локальных гемипопуляций марит эта стратегия направлена на максимальное увеличение числа зрелых особей, сопровождающееся угнетением размеров тела, гонад и индивидуальной плодовитости червей (табл.).

Таблица. Показатели степени развития элементов половой системы и зрелости марит *Helicometra fasciata* из разных хозяев

Table. Parameters of reproductive system and maturity indexes of *Helicometra fasciata* maritae from different fish hosts

Величины	Мариты из:		
	наиболее зараженного облигатного хозяина (n = 25)	умеренно зараженных облигатных хозяев (n = 71)	случайных хозяев (n = 14)
Относительная длина желточников, %	66.720 ±0,963	80.900 ±0,545	80.644 ±0,905
t-критерий	12.815 (+)*		0,242 (-)
Относительная площадь гонад, %	9.402 ±0,442	12.504 ±0,412	10.359 ±0,624
t-критерий	5.134 (+)		2.867 (+)
Индекс зрелости	17.560 ±2,153	26.445 ±1,705	18.451 ±3,266
t-критерий	3.226 (+)		2.170 (+)

*в скобках указана достоверность различий

В умеренно многочисленных локальных гемипопуляциях стратегия меняется в направлении более мощного развития половой системы червей и повышения их плодовитости.

Исследование поведенческих адаптаций гельминтов не только помогает понять функционирование конкретных паразитарных систем, но и представляет большой теоретический интерес. Паразитические организмы демонстрируют большое разнообразие эволюционных моделей, что, по-видимому, обусловлено сложной многоуровневой средой их обитания.

Исследование “пусковых” механизмов расселительного поведения гиродактилидных моногеней дало результаты, представляющие интерес и с общебиологических позиций. Гиродактилюсы - живородящие паразиты, не имеющие специальной расселительной стадии, и до сих пор вопрос о причинах, побуждающих этих червей иммигрировать на нового хозяина, остается открытым. На основе анализа литературных данных нами была сформулирована рабочая гипотеза, по которой подобным механизмом может быть окончательное формирование мужской половой системы, т. е. способность особей к перекрестному оплодотворению. Для проверки этой гипотезы был поставлен эксперимент, в ходе которого определялся онтогенетический состав популяции гиродактилюсов, иммигрировавших в ходе эксперимента с зараженных рыб на незараженных.

Среди иммигрировавших на нового хозяина гиродактилюсов половозрелые особи составляли 38 %. Учитывая тот факт, что особи,

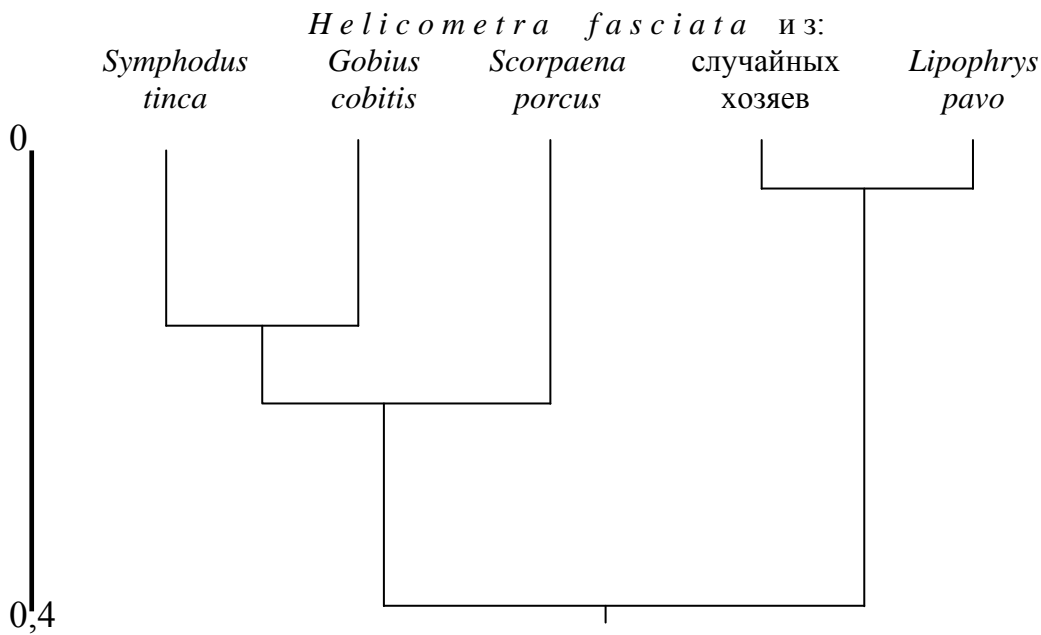


Рис. 7 А. Дендрограмма сходства по пластическим признакам морфологического облика марит *Helicometra fasciata* из разных хозяев (по г-критерию Животовского)

Fig. 7 А. Dendrogramm of resemblance between hostal groups of *Helicometra fasciata* maritae by plastic features (Zyvotovskyy's r-criterion)

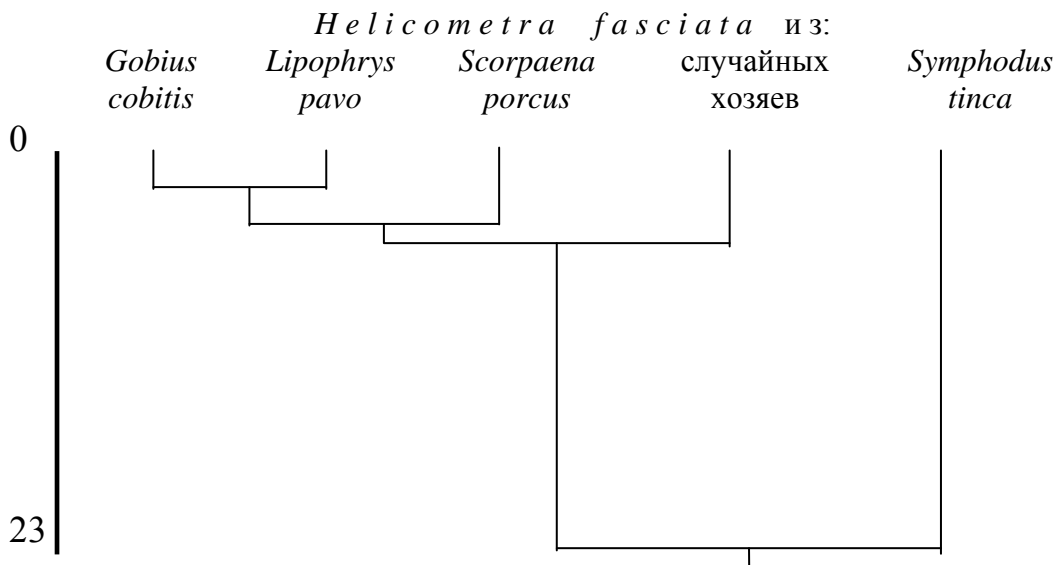


Рис. 7 Б. Дендрограмма сходства по относительным признакам морфологического облика марит *Helicometra fasciata* из разных хозяев (по г-критерию Животовского)

Fig. 7 Б. Dendrogramm of resemblance between hostal groups of *Helicometra fasciata* maritae by morphological indexes (Zyvotovskyy's r-criterion)

находящиеся на этой стадии, составляют не более 4 % от всей численности популяции, столь высокий процент их среди особей, иммигрировавших на нового хозяина, не может быть случайным и подтверждает нашу гипотезу. Очевидно, расселительной стадией для этих паразитов нужно считать именно половозрелых особей, в противоположность многим другим организмам, у которых расселение происходит за счет личинок, спор, яиц и т. д., т.е. за счет неполовозрелых фаз жизненного цикла.

Трансмиссия именно половозрелых гиродактилюсов вполне оправдана с позиций выживаемости вида в целом.

Бесполое размножение приводит к тому, что группировка гиродактилюсов, паразитирующих на одном хозяине, представляет собой несколько клонов (или даже один), однако перекрестное оплодотворение между особями одного клона увеличивает риск гомозиготизации рецессивных признаков. Поскольку иммиграция половозрелых особей на нового хозяина гарантирует обмен генами между разными клонами, этот процесс поддерживает гетерозиготность популяции и, в конечном счете, способствует выживаемости вида. Выработка в процессе эволюции подобного механизма расселения является ярким примером группового отбора.

1. Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука, 1983. - 167 с.
2. Бауэр О. Н. Популяционная экология паразитов рыб, некоторые итоги и перспективы // Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. - Л., 1986. - С.
3. Беклемышев В. Н. Возбудители болезней как члены биоценозов // Зоол. журн. - 1956. - **35**, 12. - С. 1765 - 1778.
4. Бреев К. А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов // Методы паразитологических исследований. - М., 1972. - 70 с.
5. Герасев П. И., Дмитриева Е. В. Моногены рода *Ligophorus* Euzet & Suriano, 1977 (Monogenea: Ancyrocephalinae) - паразиты черноморских кефалей (Mugilidae) // Паразитология. - 1996. - **30**, 5 - С. 440 - 448.
6. Дмитриева Е. В. Распределение черноморских видов моногены по жабрам рыб. Меж- и внутривидовые отношения как факторы, определяющие их распределение // Экология моря. - 2000. - Вып. 53. - С. 36 - 40.
7. Дмитриева Е. В., Герасев П. И. К фауне *Gyrodactylus* (Gyrodactylidae, Monogenea) черноморских рыб // Зоологический журнал. - 1997. - **76**, № 9. - С. 979 - 984.
8. Иешко Е. П. Популяционная биология гельминтов рыб. - Л.: Наука, 1988. - 118 с.
9. Контримавичус В. Л., Атрашкевич Г. И. Паразитарные системы и их значение в популяционной биологии гельминтов // Паразитология. - 1982. - **16**, 3. - С. 117 - 124.
10. Корнийчук Ю. М. Фенотипическая гостальная дифференциация у мари́т трематоды *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) // Экология моря. - 1999. - Вып. 49. - С. 44 - 48.
11. Корнийчук Ю. М. О межвидовых взаимоотношениях трематод, обитающих в кишечнике черноморской рулены // Экология моря. - 2000. - Вып. 52. - С. 34 - 38.
12. Корнийчук Ю. М. О морфологической изменчивости черноморских представителей рода *Helicometra* (Trematoda: Opencelidae) // Экология моря. - 2000. - Вып. 51. - С. 40 - 44.

13. Корнийчук Ю. М., Гаевская А. В. Репродуктивная стратегия трематоды *Helicometra fasciata* (Trematoda: Opencolidae) как показатель степени благоприятности среды ее обитания // Экология моря. - 1999. - Вып. 48. - С. 43 - 47.
14. Лебедев Б. И. О некоторых аспектах экологии и эволюции моногенеидей // Журнал общей биологии. - 1979. - **50**, №2. - С. 271 - 280.
15. Мачкевский В. К., Гаевская А. В. Роль паразитов в функционировании морских экосистем и их биоразнообразии // Экология моря. - 1997. - Вып. 46. - С. 47 - 50.
16. Санжиева С. Д., Пронин Н. М., Некрасов А. В. Гостальное распределение цестод рода *Diphyllobothrium* Lühe, 1910 у чайковых птиц Чивыркуйского залива оз. Байкал // VI Всероссийского симпозиума по популяционной биологии паразитов, Борок, 23 - 25 января 1996 г.: Тез. докл. - М., 1995. - С. 83 - 84.
17. Шигин А. А. О месте и роли трематод в биосфере // Труды ИНПА РАН. - 1997. - **41**. - С. 192 - 208.
18. Шульман С. С., Добровольский А. А. Паразитизм и смежные с ним явления // Паразитол. сборник ЗИН АН СССР. - 1977. - **27**. - С. 230 - 249.
19. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. - М.: Высшая школа, 1998. - 336 с.
20. Bush A. O. Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness // Evolutionary Ecology. - 1990. - **4**. - P. 1 - 20
21. Chubb J. C. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part II. Trematoda // Adv. Parasitol. - 1979. - **17**. - P. 141 - 313.
22. Dmitrieva E., Dimitrov G. Variability in the taxonomic characters of Black Sea gyrodactylids (Monogenea) // Systematic Parasitology. - 2002. - **51**. - P. 199 - 206.
23. Guegan J. F., Kennedy C. R. Maximum local helminth parasite community richness in British freshwater fish: a test of the colonization time hypothesis // Parasitology. - 1993. - **106**. - P. 91 - 100.
24. Hutchinson G. E. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? // Amer. Natur. - 1959. - N 93. - P. 76 - 82.
25. Kennedy C. R., Bush A. O. The relationship between pattern and scale in parasite communities: a stranger in a strange land // Parasitology. - 1994. - **109**. - P. 187 - 196
26. Rhode K. Ecology of marine parasites. - St. Lucia - London - New York: Univ. Queensland Press. - 1982. - 245 p.
27. Rhode K. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause // OIKOS. - 1992. - **65**. - P. 514 - 527.
28. Shoener T. W. Size differences among sympatric, bird-eating hawks: a world-wide survey — In: Ecological communities: Conceptual Issues and the Evidence. - Princeton: Princ. Univ. Press, 1984. - P. 254 - 281.