

УДК 576.89:57.044(546.17)

**В. І. Юришинець, О. О. Шлапак, Д. А. Єрмоменко,
М. Т. Прімачов**

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ СИМБІОЦЕНОЗІВ
ДАЛЕКОСХІДНИХ РИБ-ВСЕЛЕНЦІВ: СТРУКТУРА ТА
СИМБІОТИЧНІ ВЗАЄМОДІЇ¹**

Дослідження симбіоценозів далекосхідних риб-вселенців (амурський чебачок, білий товстолобик, білий амур, сріблястий карась) за умов спільного мешкання з іншими видами риб (короп звичайний) показали присутність 29 видів симбіонтів (включно з паразитами). Понад 60% видового складу склали симбіонти з широкою гостальною специфічністю — види-генералісти. Встановлено відмінності у розмірно-масових, імунологічних і біохімічних характеристиках риб-хазяїв залежно від якісного та кількісного складу їхніх симбіотичних угруповань.

Ключові слова: далекосхідні риби-вселенці, симбіонти, паразити, імуноглобуліни, ЛДГ, СДГ.

Сучасні симбіотичні угруповання риб (включно з паразитарними складовими) у більшості водойм і водотоків зазнають різного ступеню антропогенного впливу, який позначається на їх структурі і функціонуванні. Реакція симбіоценозів пов'язана як із індивідуальним відгуком риб-хазяїв та їх паразитів на дію екологічних чинників, їхньою зоною толерантності, здатністю до адаптивних перебудов, так і з екосистемними змінами, що унеможливають або ускладнюють реалізацію життєвих циклів симбіонтів: зникнення проміжних чи дефінітивних хазяїв, створення несприятливих абіотичних і біотичних умов для стадій розселення тощо. Коропові риби, багато з яких є цінними об'єктами аквакультури та промислу, є хазяями цілої низки видів патогенних паразитів, здатних суттєво впливати на організм та популяцію хазяїв.

З метою підвищення рибопродуктивності природних водойм для вирощування в умовах аквакультури у ХХ ст. було здійснено навмисну інтродукцію у водойми Середньої Азії, Європи та світу ряду далекосхідних риб (білий та строкатий товстолобики, білий та чорний амури). Поява цих риб у нових місцях існування супроводжувалась як інвазією деяких специфічних

¹ Публікація містить результати досліджень, проведених за грантом Президента України за конкурсним проектом Ф78/179-2018 від 25.09.2018 Державного фонду фундаментальних досліджень.

© В. І. Юришинець, О. О. Шлапак, Д. А. Єрмоменко, М. Т. Прімачов, 2018

симбіотичних організмів (інфузорії, моногенеї, цестоуди), так і ненавмисною інвазією представників цього ж фауністичного комплексу (амурський чебачок) [1, 3].

Метою роботи було на прикладі далекосхідних риб-вселенців (білий амур, білий товстолобик, амурський чебачок, сріблястий карась) з'ясувати взаємозв'язок між структурою симбіоценозів риб (видовий склад та показники інвазії певними видами симбіонтів) і особливістю симбіотичних взаємодій (розмірно-масові, імунні та фізіолого-біохімічні характеристики риб-хазяїв).

Матеріал і методика досліджень. В умовах Білоцерківської експериментальної гідробіологічної станції (БЕГС) Інституту гідробіології НАН України досліджували наступних представників далекосхідного фауністичного комплексу: амурський чебачок *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel), білий амур *Stenopharyngodon idella* (Valenciennes), білий товстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes), карась сріблястий *Carassius gibelio* (Bloch). Також досліджували вибірки особин коропа звичайного *Suiprinus carpio* L., які мешкали спільно із далекосхідними видами. Коропа, який мешкає в умовах БЕГС, можна вважати умовно аборигенним видом, оскільки його популяція походить від дунайських популяцій сазана. Загалом було досліджено близько 500 екз. риб віком від одного до трьох років. Дослідження виконували впродовж 2012—2017 рр. Іхтіологічні та паразитологічні дослідження проведені згідно загальноприйнятих методик [8]. Активність лужної фосфатази (ЛФ) (КФ 3.1.3.1) та лактатдегідрогенази (ЛДГ) (КФ 1.1.1.27) визначали з використанням наборів реактивів «Лужна фосфатаза» і «ЛДГ» (Філісіт-Діагностика, Україна). Вміст імуноглобулінів визначали у плазмі крові імуноферментним методом за допомогою стандартного набору реагентів «Ig A, M, G» (НВА «Гранум»).

Таксономічну приналежність паразитів встановлювали за відповідними визначниками [10—12]. Серед досліджених вибірок риб не було виявлено достатньої кількості особин певного виду, повністю вільних від інвазії симбіонтами (включно з паразитами), яких можна було б використати для порівняння як контрольну групу. У зв'язку з цим, кожен досліджену вибірку було поділено на дві умовні групи, які характеризувались відмінною — низькою або високою інтенсивністю інвазії певної групи енто- чи ектопаразитів, яка вважалась характерною (критеріальною) для опису симбіотичного угруповання. Паразитологічну характеристику цих груп наведено в табл. 1. Якісну подібність за Жаккаром та оригінальність симбіотичних угруповань обраховували із застосуванням програмного пакету «StatVo» [2].

Результати досліджень та їх обговорення

Структура симбіоценозів риб. У досліджених риб виявлено 29 видів симбіонтів різних таксономічних груп, зокрема у представників далекосхідного фауністичного комплексу — 25 видів (табл. 2).

За кількістю видів переважали інфузорії та моногенеї — відповідно вісім і дев'ять. У симбіоценозах переважали види-генералісти — понад 60% видо-

1. Умовний поділ на групи риб з певною інтенсивністю інвазії симбіонтами (II, екз/особ)

Вид хазяїна	Низька інтенсивність (НІЗ)		Висока інтенсивність (ВІЗ)	
	II основного (критеріального) симбіонта	II домінуючих супутніх симбіонтів	II основного (критеріального) симбіонта	II домінуючих супутніх симбіонтів
Білий амуур	Ендопаразити <i>Bothriocerphalus acheilognathi</i> (< 2 дорослих черв'яків)	<i>Dactylogyrus</i> sp. (24—120)*; <i>Trichodinidae</i> fam. gen. sp. (0—100)*; <i>Diplostomum</i> sp. (0—4); <i>Sinoichthyonema amuri</i> (0—2)	Ендопаразити <i>Bothriocerphalus acheilognathi</i> (> 2 дорослих черв'яків)	<i>Dactylogyrus</i> sp.: (16—200)*; <i>Trichodinidae</i> fam. gen. sp. (0—100)*; <i>Diplostomum</i> sp. (0—2); <i>Sinoichthyonema amuri</i> (0—2)
Білий товстолобик	Ектопаразити <i>Dactylogyrus</i> sp. (< 80)*	<i>Ergasilus</i> sp. (0—8)*; <i>Trichodinidae</i> fam. gen. sp. (0—50)*; <i>Diplostomum</i> sp. (0—6)	Ектопаразити <i>Dactylogyrus</i> sp. (80—320)*	<i>Ergasilus</i> sp. (4—32)*; <i>Trichodinidae</i> fam. gen. sp. (20—100); <i>Diplostomum</i> sp. (0—5)
Карась сріблястий	Ектопаразити <i>Trichodinidae</i> fam. gen. sp. (0—50)*	<i>Dactylogyrus</i> sp. (0—16)*	Ектопаразити <i>Trichodinidae</i> fam. gen. sp. (> 100)*, або <i>Dactylogyrus</i> sp. (> 20)*, або <i>Ergasilus</i> sp. (> 20)*	<i>Gyrodactylus</i> sp. (0—6) <i>Lernaea</i> sp. (0—1)
Короп звичайний	Ектопаразити <i>Dactylogyrus</i> sp. (< 60)*	<i>Gyrodactylus</i> sp. (0—4) <i>Ergasilus</i> sp. (0—1)*; <i>Trichodinidae</i> fam. gen. sp. (0—100)*	Ектопаразити <i>Dactylogyrus</i> sp. (60—480)*	<i>Gyrodactylus</i> sp. (0—24) <i>Ergasilus</i> sp. (0—80)*; <i>Trichodinidae</i> fam. gen. sp. (0—100)*

* Кількість в одній напівязьбрі.

2. Виявлені види симбіонтів деяких видів коропових риб

№ п/п	Вид паразита	АЧ	БА	БТ	КС	К
1	<i>Chloromyxum cyprini</i>		+	+		
2	<i>Ichthyobodo necatrix</i>		+	+		
3	<i>Chilodonella cyprini</i>		+	+		
4	<i>Balantidium ctenopharyngodoni</i>		+			
5	<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	+	+	+	+	+
6	<i>Trichodina mutabilis</i>					+
7	<i>Trichodina nigra</i>					+
8	<i>Trichodinella epizootica</i>	+	+	+	+	+
9	<i>Tripatriella bulbosa</i>	+	+	+	+	
10	<i>Trichodina</i> sp.		+	+	+	+
11	<i>Dactylogyrus ctenopharyngodoni</i>		+			
12	<i>D. extensus</i>		+	+		+
13	<i>D. lamellatus</i>		+			
14	<i>D. hypophthalmichthys</i>			+		
15	<i>D. obscurus</i>	+				
16	<i>D. anchoratus</i>				+	
17	<i>D. vastator</i>				+	+
18	<i>D. minutus</i>					+
19	<i>Gyrodactylus</i> sp.	+	+	+	+	
20	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	+	+		+	+
21	<i>Proteocephalus</i> sp.		+			
22	<i>Khawia sinensis</i>		+			+
23	<i>Cysticercus dilepis</i>	+	+		+	+
24	<i>Diplostomum spathaceum</i>		+	+	+	
25	<i>Sinoichthyonema amuri</i>		+			
26	Nematoda spp.	+		+		
27	<i>Ergasilus sieboldi</i>		+	+	+	+
28	<i>Lernaea elegans</i>	+	+	+	+	+
29	<i>Argulus foliaceus</i>	+	+	+	+	+
	Всього	10	21	15	13	14

Примітка. Тут і в табл. 3: АЧ — амурський чебачок; БА — білий амур; БТ — білий товстолобик; КС — карась сріблястий; К — короп звичайний.

3. Подібність симбіотичних угруповань деяких видів коропових риб за умов спільного мешкання

	АЧ	БА	БТ	КС	К
АЧ	0,68	35	33	58	40
БА		1,17	55	43	39
БТ			0,85	44	32
КС				0,53	50
К					1,00

* Курсивом виділено оригінальність угруповання.

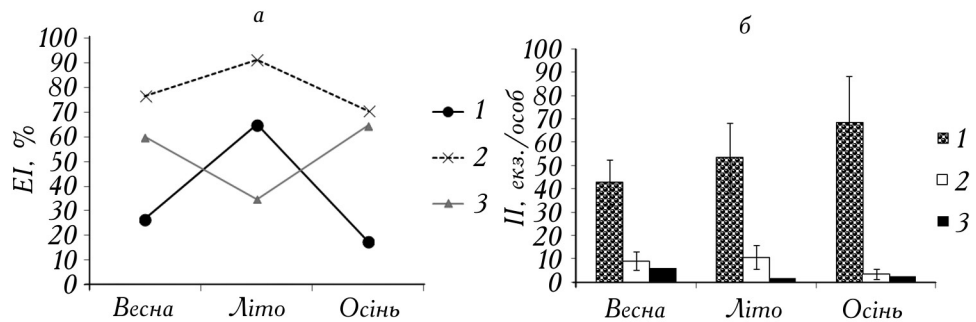
вого складу, інвазивні види симбіонтів зустрічались як серед генералістів — цестода *Bothriocephalus acheilognathi*, так і спеціалістів — інфузорія *Balantidium stenopharyngodonis* (білий амур), моногеней *Dactylogyrus stenopharyngodonis* (білий амур), *D. hypophthalmichthys* (білий товстолобик), *D. obscurus* (амурський чебачок).

Порівняння якісної подібності симбіотичних угруповань за індексом Жаккара показало достовірну подібність між симбіотичними угрупованнями білого амуру і білого товстолобика — 55%, амурського чебачка і карася — 58%, досить висока подібність відмічена між угрупованнями карася і коропа — 50% (табл. 3).

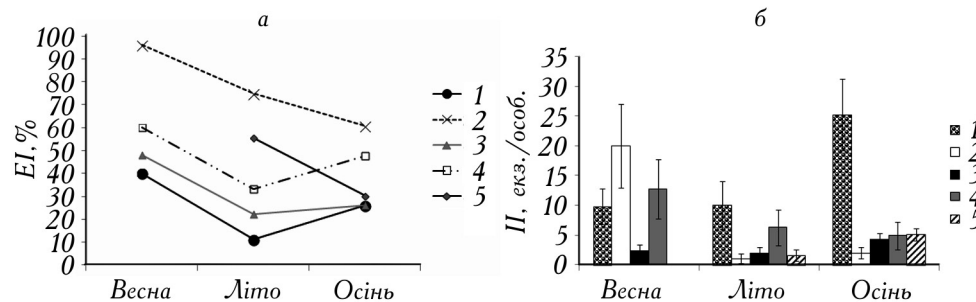
Найвищу оригінальність [13] мало угруповання білого амуру (1,17), яке характеризувалось найбільшою кількістю видів симбіонтів і наявністю специфічних симбіотичних інфузорій і моногеней. Висока подібність угруповань амурського чебачка і сріблястого карася супроводжувалась низькою оригінальністю, що означає подібність переважно за рахунок невеликої кількості поширених видів з широкою гостальною специфічністю (див. табл. 2).

Встановлено, що максимальна екстенсивність інвазії риб в умовах господарства була навесні після зимівлі, яка проходить у спеціальних невеликих глибоких ставках при значному скупченні особин різних видів. Для більшості таксономічних груп симбіонтів характерна сезонна динаміка показників інвазії, яка пов'язана зі зростанням температури влітку, активним живленням і ростом риб-хазяїв та інтенсивним розмноженням симбіонтів у цей період. Для різних видів риб та їх симбіонтів було виявлено певні особливості такої динаміки. При спільному утриманні білий амур і білий товстолобик характеризувались різною динамікою показників інвазії основними групами симбіонтів (рис. 1, 2).

Відмінності у показниках інвазії коропових риб при спільному мешканні можна пояснювати температурними перевагами різних моногеней (види роду *Dactylogyrus*) та перитрих (види родів *Trichodina*, *Trichodinella*, *Tripatriella*). Як і можна було очікувати, сезонна динаміка була краще виражена для ектопаразитів, які зазнають безпосереднього впливу оточуючого



1. Сезонна динаміка екстенсивності (а) та інтенсивності (б) інвазії білого товстолобика основними групами симбіонтів (БЕГС, 2012 р.): 1 — інфузорії родини Trichodinidae; 2 — *Dactylogyrus* sp.; 3 — *Diplostomum* sp.

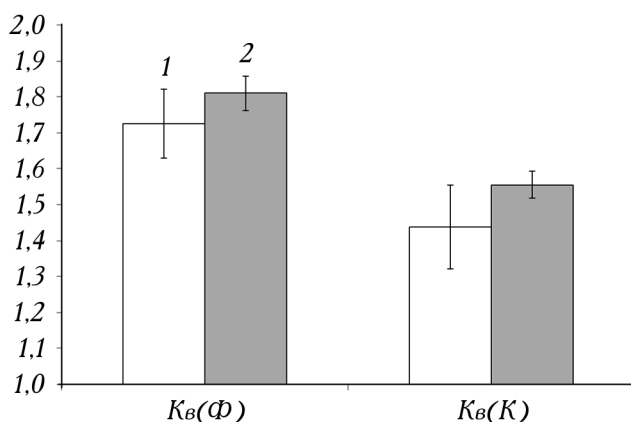


2. Сезонна динаміка екстенсивності (а) та інтенсивності (б) інвазії білого амура основними групами симбіонтів (БЕГС, 2012 р.): 1 — інфузорії родини Trichodinidae; 2 — *Dactylogyrus* sp.; 3 — *Diplostomum* sp.; 4 — *Bothriocephalus acheilognathi*; 5 — *Ergasilus* sp.

середовища, ніж для ендопаразитів (цестод *Bothriocephalus acheilognathi*) (див. рис. 1, 2).

Загалом наші результати цілком відповідають раніше встановленим для риб закономірностям сезонної динаміки паразитофауни, певні особливості пов'язані зі специфікою існування риб в умовах ставкового господарства — зимівля у водоймах при значній щільності посадки, спільне мешкання різних видів тощо.

Дослідження інвазивних та аборигенних риб показали, що частка привнесених видів паразитів може складати від 6 до 50% паразитоценозу, зокрема представників далекосхідного фауністичного комплексу [3, 9, 14, 15, 19]. Причини, чому новий сформований паразитоценоз має ту чи іншу структуру, залишаються не до кінця з'ясованими. Більшість дослідників відзначають, що паразити з прямим циклом розвитку з більшою імовірністю інтегруються у нові паразитоценози порівняно з такими, що у своїх життєвих циклах мають декілька хазяїв. Аналіз паразитоценозів риб у восьми озерах Канади показав [18], що видоспецифічними для паразитів є показники інтен-



3. Коэффициенти вгодованості особин білого амура за Фультоном ($K_v(\Phi)$) та Кларком ($K_v(K)$): 1 — заражені ектопаразитами, 2 — заражені ектопаразитами і цестодами.

паразитів. Виявилось, що паразитування цестод *B. acheilognathi* на тлі інвазії ектопаразитами пов'язано із тенденцією до зростання середніх показників вгодованості риб-хазяїв (рис. 3).

Для риб, інвазованих цестодами характерна істотно менша варіабельність показників вгодованості, що може бути пов'язаним з переважачим впливом цих паразитів на метаболізм хазяїна. Гіпотеза щодо більш ефективного використання спожитої енергії паразито-хазяїнними системами певного складу порівняно з умовно ізольованими термодинамічними системами «хазяїн», «паразит» висловлювалась раніше [6] і, можливо, знаходить підтвердження і у наших дослідженнях.

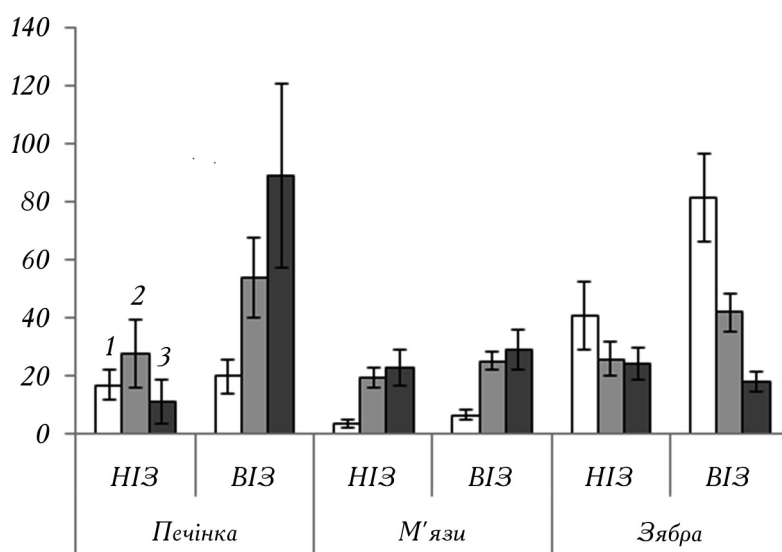
Встановлено, що інвазія ендopазаритами (цестоди *Bothriocephalus acheilognathi*) на тлі присутності різної кількості ектопаразитів (моногеней роду *Dactylogyrus* та перитрихи родини Trichodinidae) призводить до суттєвого зростання активності ЛДГ та СДГ у печінці білих амурів, що може свідчити про фізіологічну протидію токсичним метаболітам цестод (рис. 4). Активність ЛДГ зростала також у м'язах білих амурів з високою інтенсивністю інвазії цестодами. Висока активність ЛФ та ЛДГ у зябрах білих амурів (одні з найвищих серед усіх досліджених груп) може бути індикатором додаткового впливу ектопаразитів на тлі інвазії ендopазаритичними цестодами.

Тенденція до зниження загального вмісту імуноглобулінів у плазмі крові риб ілюструє можливе пригнічення цестодами імунних реакцій хазяїна (рис. 5). Важливу роль здатності цестод впливати на метаболізм хазяїна та його імунітет відіграють протеїнази та їх інгібітори [4, 5, 7, 16, 17].

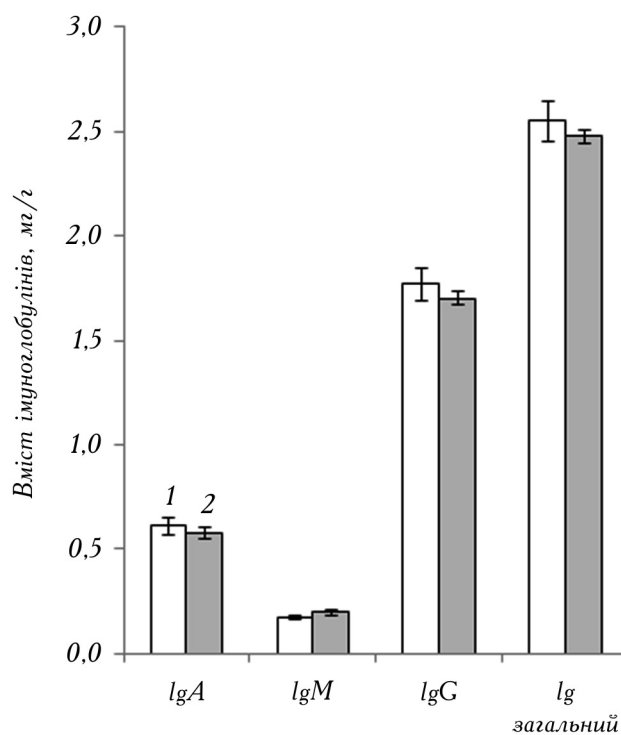
Білі товстолобики, яким була притаманна висока зараженість ектопаразитами (моногеней на зябрах), характеризувались вищою активністю ЛДГ у печінці та зябрах та нижчою активністю СДГ у м'язах та зябрах, що може

сивності інвазії та щільність популяції паразита (індекс рясності), екстенсивність інвазії залежить від комплексу абіотичних та біотичних чинників певного водного об'єкту.

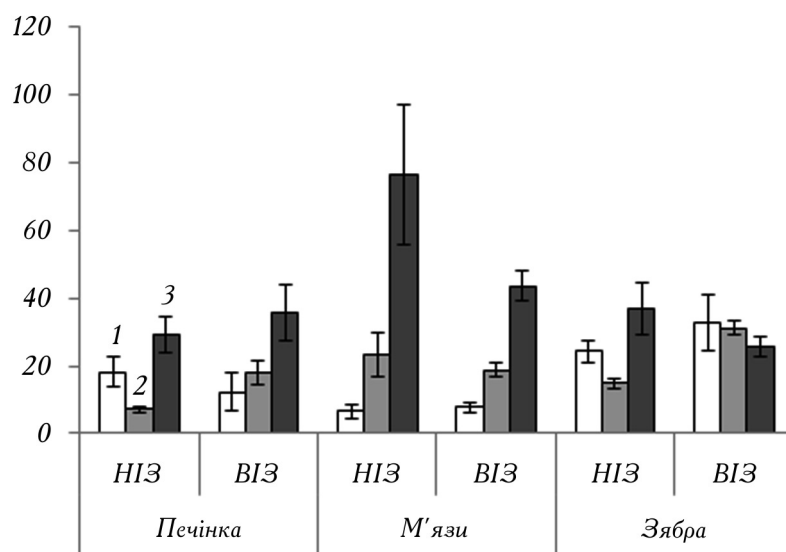
Паразито-хазяїнні взаємодії: варіювання розмірно-масових, біохімічних та імунологічних характеристик. Дослідження індексів вгодованості вибірок білого амуру показало відмінності між групами особин, які характеризувались присутністю певних груп



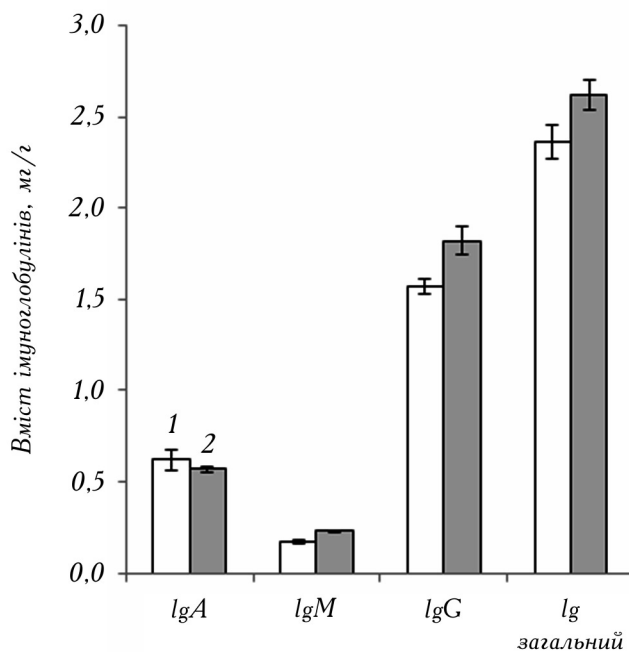
4. Активність ферментів у тканинах різних груп білого амуру. Тут і на рис. 6, 8: НІЗ — низька інтенсивність зараження; ВІЗ — висока інтенсивність зараження; 1 — активність лужної фосфатази (нМоль/г·с); 2 — активність лактатдегідрогенази (МОД/г тканини·хв); 3 — активність сукцинатдегідрогенази (мкМоль/г·хв).



5. Вміст імуноглобулінів у плазмі крові білого амуру з різними показниками зараженості ендопаразитами. Тут і на рис. 7, 9: 1 — низька інтенсивність зараження; 2 — висока інтенсивність зараження.

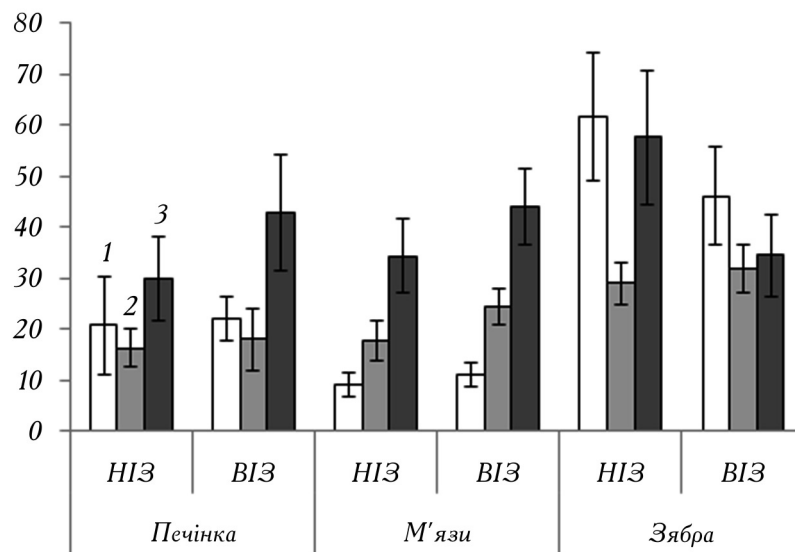


6. Активність ферментів у тканинах різних груп білого товстолобика.



7. Вміст імуноглобулінів у плазмі крові білих товстолобиків з різними показниками зараженості ектопаразитами.

свідчити про зростання ролі гліколізу та погіршення умов для перебігу процесів аеробного дихання внаслідок паразитарного впливу (рис. б).



8. Активність ферментів у тканинах різних груп карася сріблястого.

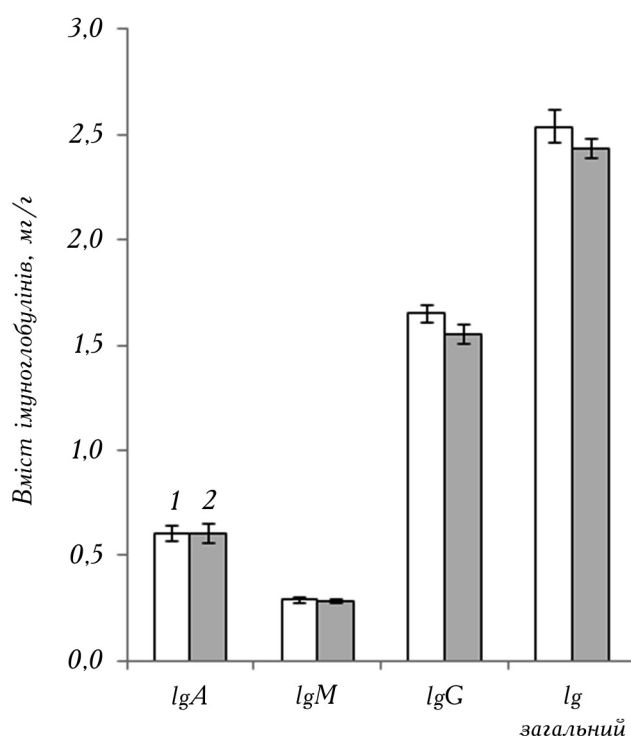
Суттєве зростання загального вмісту імуноглобулінів та імуноглобулінів груп М та G, може відображати перебіг протидії запальному процесу, викликаному пошкодженнями внаслідок впливу ектопаразитів та вторинній бактеріальній інфекції (рис. 7).

Біохімічні показники карася сріблястого буле дуже мінливими, можливо через неможливість визначення «критеріального» паразита, який би визначав особливості паразито-хазяїнних взаємодій (рис. 8). Можна лише відзначити зниження активності СДГ у зябрах, що може бути наслідком впливу ектопаразитів різних таксономічних груп. При цьому, на відміну від білого товстолобика спостерігається нижчий вміст імуноглобулінів у групі з високими показниками інвазії ектопаразитами (рис. 9).

Дослідження коропа звичайного не виявили вірогідних відмінностей між групами, що відрізнялись за інтенсивністю інвазії ектопаразитами ні за фізіолого-біохімічними показниками, ні за вмістом імуноглобулінів. Це опосередковано може свідчити про більш досконалу адаптацію аборигенного виду до співіснування з ектопаразитами різних таксономічних груп.

Таким чином, різні за якісним та кількісним складом симбіоценози риб демонстрували різні картини варіювання розмірно-масових, імунних та біохімічних показників, що може пояснюватися особливостями впливу ендогенних та екзогенних чинників.

Механізм впливу ектопаразитів на організм риби не є до кінця зрозумілим, відзначається можливість потрапляння продуктів некротичних вогнищ з током крові в інші органи, що призводить до змін у їхніх біохімічних



9. Вміст імуноглобулінів у плазмі крові карася сріблястого з різними показниками зараженості ектопаразитами.

характеристиках, та наявність стресового впливу, перебіг якого визначається загальним адаптаційним синдромом [3].

Заклучення

Дослідження симбіоценозів далекосхідних риб-вселенців (амурський чебачок, білий товстолобик, білий амур, сріблястий карась) за умов спільного мешкання з іншими видами риб (короп звичайний) показали присутність 29 видів симбіонтів (включно з паразитами).

Спільне мешкання представників далекосхідного фауністичного комплексу та аборигенних видів риб супроводжується формуванням симбіотичних угруповань, особливістю яких є переважання видів-генералістів, що склали понад 60—90% видового складу симбіоценозів зі збереженням специфічних елементів інвазивної симбіофауни.

Порівняння якісної подібності симбіотичних угруповань за індексом Жаккара показало вірогідну подібність між симбіотичними угрупованнями білого амуру та білого товстолобика — 55%, амурського чебачка та карася 58%, досить висока подібність спостерігалась між угрупованнями карася та коропа — 50%. Найвищу оригінальність мало угруповання білого амуру (1,17), яке характеризувалось

найбільшою кількістю видів симбіонтів та наявністю специфічних видів симбіотичних інфузорій та моногеней.

Для більшості таксономічних груп симбіонтів спостерігали сезонну динаміку показників інвазії, яка пов'язана зі зростанням температури влітку, активним живленням і ростом риб-хазяїв та інтенсивним розмноженням симбіонтів у цей період.

Встановлено, що паразитування цестод *B. acheilognathi* у білих амурів на тлі інвазії ектопаразитами (інфузорії, моногеней, паразитичні ракоподібні) призводило до зростання середніх показників вгодованості риб-хазяїв.

Дослідження імунних та фізіолого-біохімічних особливостей паразито-хазяїнних взаємодій показали, що симбіонти здатні істотно впливати на метаболізм риб-хазяїв, що проявляється на рівні біоенергетичних процесів, зокрема зміни активності ЛФ, ЛДГ, СДГ та імунної відповіді організму хазяїна шляхом синтезу імуноглобулінів.

**

Исследование симбиозов дальневосточных рыб-вселенцев (амурский чебачок, белый толстолобик, белый амур, серебристый карась) в условиях обитания совместно с другими видами рыб (карап обыкновенный) показали присутствие 29 видов симбионтов (включая паразитов). Более 60% видового состава симбиозов рыб составляли симбионты с широкой гостальной специфичностью — виды-генералисты. Установлены различия в размерно-массовых, иммунологических и биохимических характеристиках рыб-хозяев в зависимости от качественного и количественного состава их симбиотических сообществ.

**

The investigation of symbiotic communities of the introduced Far Eastern fishes (topmouth gudgeon, grass carp, bighead carp, silver crucian carp) under joint cultivation with other species (common carp) demonstrated presence of 29 species of symbionts (including parasites). More than 60% of the symbiocenoses species composition were presented by symbionts with wide hostal specificity — generalist species. The differences in dimensional-mass, immunological and biochemical characteristics of fish-hosts, depending on the qualitative and quantitative composition of their symbiotic communities, were established.

**

1. Вовк П.С. Биология дальневосточных растительноядных рыб и их хозяйственное использование в водоемах Украины. — Киев: Наук. думка, 1976. — 245 с.
2. Волюков Ю.М. Свідощтво про реєстрацію авторського права на Твір наукового характеру «Програма StatVo» № 59402 (дата реєстрації 22.04.2015).
3. Давыдов О.Н., Неборачек С.И., Куровская Л.Я. Экология паразитов рыб водоемов Украины. — Киев, 2011. — 492 с.
4. Давыдов О.Н., Куровская Л.Я. Паразито-хозяинные отношения при цестодозах рыб. — Киев: Наук. думка, 1991. — 169 с.

5. Извекова Г.И., Фролова Т.В. Протеолитические ферменты и их ингибиторы у цестод // Успехи совр. биологии. — 2016. — Т. 136, № 4. — С. 404—416.
6. Кеннеди К. Экологическая паразитология. — М.: Мир, 1978. — 231 с.
7. Куровская Л.Я. Сопряженность процессов пищеварения в системе *Bothriosephalus acheilognathi* — карп // Паразитология. — 1991. — Вып. 25, № 5. — С. 441—449.
8. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / Під ред. В. Д. Романенка. — К.: ЛОГОС, 2006. — 628 с.
9. Мусселиус В.А. Паразиты и болезни растительноядных рыб Дальневосточного комплекса в прудовых хозяйствах СССР // Тр. ВНИИПРХ. — 1973. — Т. 22. — С. 4—129.
10. *Определитель* паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 1: Паразитические простейшие — Л.: Наука, 1984. — 428 с.
11. *Определитель* паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2: Паразитические многоклеточные (Первая часть) — Л.: Наука, 1985. — 425 с.
12. *Определитель* паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3: Паразитические многоклеточные (Вторая часть) — Л.: Наука, 1987. — 583 с.
13. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — М.: Наука, 1982. — 286 с.
14. Уразбаев А.Н., Курабнова А.И. Симбиоз дальневосточных рыб, интродуцированных в водоемы Южного приаралья // Вестн. зоологии. — 2006. — № 6. — С. 535—540.
15. Юришинець В.І. Симбіознози гідробіонтів як компоненти прісноводних екосистем. — К.: Наук. думка, 2013. — 120 с.
16. Knox D.P. Proteinase inhibitors and helminth parasite infection // Paras. Immunol. — 2007. — Vol. 29. — P. 57—71.
17. Pappas P.W., Uglem G.L. *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) liberates an inhibitor of proteolytic enzymes during in vitro incubation // Parasitology. — 1990. — Vol. 101. — P. 455—464.
18. Poulin R. Variation in infection parameters among populations within parasite species: Intrinsic properties versus local factors // Intern. J. Parasitol. — 2006. — Vol. 36. — P. 877—885.
19. Yurishinets V.I., Zaichenko N.V. Comparative analysis of the parasite fauna of *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) in the native and non-native areas of its distribution // Hydrobiol. J. — 2015. — Vol. 51, N 5. — P. 101—109.