

Обитатели тонкого кишечника, и особенно нематоды-аскариды, адаптированные к гипоксическим условиям пищеварительной трубки, не переносят избытка свободного кислорода (и на этом основана дегельминтизация человека и животных подачей кислорода непосредственно в желудок с помощью зонда или приемом внутрь перекиси водорода /14/). Вероятно, причиной негативного воздействия избытка кислорода на многих гастроинтестинальных гельминтов является использование ими каротиноидов для транспорта электронов в условиях гипоксии /11, 12/. Свободный кислород окисляет двойные связи каротиноидов и нарушает обычный механизм электронно-транспортной цепи гельминтов, что является причиной их гибели (гибель аскарид наблюдается на 2-4-е сутки после введения кислорода в желудок /14/).

Использование частично окисленных органических соединений (углеводов) для энергетических нужд – это также одно из решений проблемы выживания в гипоксических условиях, хорошо известное для многих свободноживущих организмов (растительных и животных). В пользу активного использования гельминтами углеводов свидетельствует высокая активность у плоских червей сахаразы и амилазы /8/.

Таким образом, у гельминтов с гастроинтестинальной локализацией проблема снабжения кислородом в гипоксической восстановительной среде желудочно-кишечного тракта решается с помощью определенных субстанций организма хозяина. Среди путей обеспечения паразитов кислородом можно назвать: 1) кишечную гематофагию с использованием связанного гемоглобином кислорода; 2) питание тканями хозяина, снабжаемыми кислородом за счет диффузии через стенки капилляров; 3) кумуляция каротиноидов, депонирующих кислород; 4) использование частично окисленных энергетических субстанций (углеводов) (таблицы 1, 2).

Литература

1. Шульц Р.С., Гвоздев Е.В. Основы общей гельминтологии. Т.1. Морфология, систематика, филогения гельминтов. - М.: Наука, 1970. – 492 с.
2. Ошмарин П.Г., Ошмарин А.П. Аллогенез гельминтов и способы выхода их инвазионных элементов из организма хозяина во внешнюю среду. - Гельминты и вызываемые ими заболевания. Владивосток, 1987. - С. 8-13.
3. Скрябин К.И., Ивашкин В.М. Эволюция паразитических нематод подкласса *Secernentea* в экологическом аспекте //Труды ГЕЛАН. – Москва, Академия Наук СССР, 1968. – Т. XIX. – С. 169-185.
4. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. Учебник для университетов. Издание 6-е, переработанное и дополненное. – М.: Высшая школа, 1975. – 560 с.
5. Горностаев Г.Н. Насекомые СССР. – М.: Мысль, 1970. – 372 с., с илл.; 28 л. илл. (Серия: Справочники-определители географа и путешественника).
6. Шишова-Касаточкина О.А. Исследования белкового обмена у гельминтов //В сб.: Проблемы общей гельминтологии. Труды ГЕЛАН, т. 26. - М.: Наука, 1976. - С. 196-212.
7. Богданов В.Р. Адсорбция щелочной фосфатазы кишечника кошки на кутикуле цестод *Hydatigera taeniaeformis* (Batsch, 1786) *Lamarck, 1816* и *Dipylidium caninum* (Linnaeus, 1758) и роль функциональных группировок белка в этом процессе //Тезисы докладов V научной конференции, посвященной теоретическим и практическим вопросам паразитологии (январь 1974 года). - Кемерово, 1974. - С. 8-10.
8. Куперман Б.И. Функциональная морфология низших цестод. Онтогенетический и эволюционный аспекты. - Л.: Наука, 1988. - 167 с., 72 с. ил.
9. Леутская З.К. Некоторые аспекты иммунитета при гельминтозах (роль витаминов и гормонов в иммунологических процессах). – М.: Наука, 1990. – 210 с.
10. Карнаухов В.Н. Функции каротиноидов в клетке животных. – М.: Наука, 1973. – С. 72-78.
11. Карнаухов В.Н. Биологические функции каротиноидов. – М.: Наука, 1988.
12. Green D.E. Mitochondrion structure and function //In subcellular particles. – Ed. T. Hayashi. N.Y. – 1959. – P.84-103.
13. Биологический энциклопедический словарь. – М.: Советская энциклопедия, 1986. – 832 с.
14. Гельминтозы человека. Падченко И.К., Мельник М.Н., Лукишина Р.Г., Шабловская Е.А., Булгаков В.А., Хижняк Н.И. – Киев: Здоров'я, 1978. – 168 с.

Тұжырым

Жайылтпаушылық мүшелердің филогенетикалық меңгеру аспектісіндегі оттегі кедей ортасына паразит құрттардың бейімделуі.

Ағза иесінде кедей оттекті ортаға паразит құрттардың бейімделуін қалыптастырудың тәсілдері мен механизмдері туралы жорамалдар ұсынылып отыр.

Осындай бейімдеушілердің аталған санына: қан қоректену (соның ішінде ішектер), сақталған оттегіні, каротиноидтерді жинау, көмірсуларды жиі тотыққан энергетикалық заттектер ретінде пайдалану аталған.

Summary

The means and mechanisms of forming of the parasitic worms' adaptations to poor on oxygen environment in the host's organism were proposed. Among such adaptations were called: feed of blood in the digestive tract, accumulation of carotene and carotinoids which are gained the oxygen, using of carbohydrates as the partly oxygenated substances.

СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ У ПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД И МЕХАНИЗМЫ ЕГО ФОРМИРОВАНИЯ

(Павлодарский государственный педагогический институт)

На основании анализа экспериментальных и полевых данных по соотношению полов у паразитических нематод выдвигается предположение о формировании пропорции самцов и самок в гемипопуляциях. Предполагается, что формирование соотношения полов у половозрелых нематод происходит в несколько этапов и представляет собой сложный механизм, включающий отмирание незрелых и старых самцов, а также влияние внешних факторов и размеров самой личинки на превращение ее в самца или самку.

Пропорция полов у раздельнополых организмов является важнейшим фактором регуляции генофонда, полиморфизма и численности популяций. Однако механизмы формирования соотношения самцов и самок у разных видов могут быть различными – в зависимости от самого механизма формирования пола у отдельных особей.

У гермафродитов с функциональным разделением полов (каковыми являются большинство пресноводных и наземных брюхоногих моллюсков /1/) – при обратимости функционирования особи в качестве самца или самки – соотношение полов складывается в зависимости от численности и структуры популяции.

Механизмы формирования пола у раздельнополых видов принято подразделять на генотипические и фенотипические /2/, а также на прогамный, сингамный, эпигамный /3/. При этом сингамный механизм (определение пола в момент оплодотворения) является, по сути, генотипическим, и пол особи обычно детерминируется половыми хромосомами, реже – аутосомами /2, 3/. Прогамный (определение пола до оплодотворения) и эпигамный (после оплодотворения) – это фенотипические (средовые) механизмы определения пола, задаваемые условиями внешней среды.

При сингамном механизме определения пола (свойственном рептилиям, птицам, млекопитающим, некоторым видам амфибий и рыб /3/) очевидно, что – вне зависимости от гетерогаметности женского или мужского пола – при оплодотворении должно закладываться соотношение самцов и самок 1:1. Однако даже первичное соотношение полов (у эмбрионов), не говоря уже о вторичном (у детенышей) и третичном (у половозрелых особей) у разных видов животных зачастую далеки от этой цифры /4/. Любые отклонения от теоретически исходной пропорции – 1:1 – будут достигаться за счет избирательной гибели: гамет, зигот, эмбрионов, ювенильных или взрослых особей. Среди таких факторов избирательной гибели могут быть экологические, физиологические, поведенческие особенности индивидов разного пола на различных возрастных этапах.

Соотношение полов у раздельнополых гельминтов (скребней и нематод) формируется, по-видимому, экологическими факторами, связано с ограниченностью трофического ресурса организма хозяина и направлено на достижение максимальной плодовитости при рациональной эксплуатации этого ресурса.

Проблема соотношения полов у раздельнополых паразитических червей имеет непосредственное практическое значение, поскольку пропорция самцов и самок является мощным регулятором численности паразитов, влияет на клиническое течение гельминтоза и нередко предопределяет возможность копрологической диагностики. В литературе имеются данные о соотношении полов у некоторых видов паразитических нематод, однако эти исследования – как полевые, так и экспериментальные – лишь констатируют факты изменения соотношения полов при разных уровнях численности нематод или в присутствии других видов гельминтов, но не анализируют непосредственные факторы и механизмы формирования определенной доли самцов и самок.

Так, С. Cabaret /5/ отметил у стронгилят рода *Ostertagia* от овец в Марокко при увеличении интенсивности инвазии этими нематодами изменение соотношения полов в пользу самцов, снижение плодовитости и увеличение полиморфизма вагины у самок.

Лесиньш К.П., Зариня Р.К., Каспароне З.В. /6/ экспериментально исследовали внутривидовые взаимодействия *Heterakis gallinarum* при заражении цыплят возрастающими дозами – от 10 до 30 000 яиц. С увеличением дозы инвазии выживаемость и приживаемость паразитов снижалась, что выражалось в элиминации нематод при высоких дозах, замедлении роста личинок, снижении плодовитости, постепенном увеличении доли самцов с повышением дозы заражения. На 30-й и 50-й дни, после достижения паразитами половозрелости, количество нематод стабилизируется, и выравниваются их размеры. Доза в 300 яиц, видимо, является порогом, за которым начинается обострение внутривидового антагонизма: рост личинок в группах с более низкими дозами инвазии не испытывал отклонений, а от 300 яиц и выше их длина динамически уменьшалась. Количество самок преобладало в дозе 10 и 100 яиц, при 1000 соотношение полов выравнивалось, а при дозе 10 000 яиц наблюдалось явное превалирование самцов. Однако на 30-й день после заражения у цыплят с наивысшей дозой инвазии резко снижалось число гельминтов за счет элиминации самцов и наблюдалось количественное преобладание самок, которое сохранялось и на 50-й день эксперимента.

Н.Е.Тарасовская /7-13/ на полевых данных изучала соотношение полов у нескольких видов паразитических нематод, у которых размеры и продолжительность жизни самца и самки сравнимы: *Aspiculuris tetraptera*, *Ivaschkinonema alticola* и *Heligmosomoides polygyrus* от мышевидных грызунов, *Ascaridia galli* и *Heterakis gallinarum* от кур, *Ganguleterakis dispar* от домашней водоплавающей птицы, нескольких видов нематод оленей и крупного рогатого скота. Отмечено, что в большинстве случаев в моноинвазии доля самцов у нематод составляет около 1/3, и она мало зависит от интенсивности инвазии тем же видом гельминта. Увеличение доли самцов до 50% и более происходило в присутствии других видов паразитов (гельминтов и одноклеточных), а влияние гистомонад на пропорцию полов у гетеракисов зависело от порядка заражения кур гельминтами и простейшими. Инвазия кур несколькими видами паразитов одновременно (аскаридии, интенсивное поражение гистомонадами и 3-4 видами эймерий) нередко возвращало пропорцию полов к исходной цифре: 1/3 : 2/3.

У маралов и крупного рогатого скота при паразитировании таксономически родственных видов нематод (представителей одного семейства, и особенно одного рода) с одинаковой локализацией у одного из видов гельминтов в гемипопуляциях преобладали самки, у другого – самцы. У тканевого паразита *Setaria cervi* соотношение самцов и самок приближалось к 1/3 первых и 2/3 вторых.

Предполагалось, что увеличение доли самцов у одного вида нематод в присутствии другого – способ регуляции численности одного вида другим на уровне популяций, а механизм его осуществления заключается в экономии трофических ресурсов организма хозяина, когда предпочитают самцы как менее энергоемкие особи (они мельче и затрачивают меньше вещества и энергии на репродуктивные нужды). По-видимому, такую «вынужденную» структуру популяции – исходя из оппортунистической стратегии сохранения жизни хозяина любой ценой (поскольку от жизни хозяина зависит и существование всей гемипопуляции паразитов) – формирует угнетенный вид паразита или же вид, заразивший хозяина позже: первый вид получает очевидные преимущества при эксплуатации организма хозяина. В то же время вид с повышенной долей самцов может получить и определенные преимущества: разнообразие генотипов и фенотипов потомков, повышение их жизнеспособности.

Однако у *Aspiculuris tetraptera* от мышевидных грызунов, по данным Н.Е.Тарасовской и Г.К.Сыздыковой /13/, в присутствии сифаций, также паразитирующих в толстом отделе кишечника, в некоторых гемипопуляциях резко увеличивалась доля самок по сравнению с моноинвазией. У сифаций авторы не определяли соотношение полов, поскольку у этих короткоживущих нематод самцы очень мелкие, живут всего несколько часов и редко обнаруживаются при гельминтологических вскрытиях мышей /14/. У аспикюлур, у которых размеры и продолжительность жизни самца и самки сравнимы, в моноинвазии количество самцов

Таблица – Предполагаемые механизмы формирования дефинитивного соотношения полов у раздельнополых гельминтов

Формирование соотношения полов у раздельнополых гельминтов (нематод)			
За счет избирательного отмирания особей определенного пола (чаще самцов)		За счет воздействия внутренних и внешних факторов на формирование пола при отсутствии половых хромосом	
До достижения половозрелости	В половозрелом состоянии, за счет сокращения продолжительности жизни	Влияние веществ и условий организма хозяина (в том числе антител к паразитам)	Влияние размеров самих гельминтов накануне периода созревания, когда более мелкие особи становятся самцами
При слишком интенсивной инвазии или реинвазии – элиминация может происходить избирательно, за счет самцов	Может происходить у нематоды, заразившей хозяина раньше других паразитов	Главным образом опосредованное влияние, когда угнетенные особи приобретают мелкие размеры и превращаются в самцов	Мелкие особи с незначительным запасом вещества и энергии, не могущие выполнять функцию самки, становятся самцами

всегда приближалось к 1/3 /9/. Присутствие же других видов гельминтов либо увеличивало долю самцов (как при одновременном паразитировании с трихоцефалами /9/), либо, наоборот, снижало, увеличивая долю самок до 75-83% - как в некоторых гемипопуляциях в присутствии сифаций /13/. Возрастание доли самок можно расценивать как попытку выигрыша в плодовитости на ограниченном ресурсе в присутствии вида-конкурента, и это увеличение относительной численности самок в определенные моменты существования популяции могло иметь место за счет

быстрого отмирания половозрелых самцов. Увеличение доли самок у гетеракисов до 75% и более происходило при обилии условно-патогенных палочек в кишечнике кур /12/.

Таким образом, имеющиеся данные не раскрывают самого механизма формирования пропорции полов у паразитических нематод, но позволяют сделать некоторые предположения.

Установление дефинитивного соотношения полов у раздельнополых гельминтов может происходить, как показано в таблице, двумя путями – либо избирательным отмиранием особей определенного пола (на половозрелых или неполовозрелых стадиях), либо воздействием внутренних и внешних факторов (организма хозяина или самих нематод) на формирование пола. Оба эти механизма не исключают друг друга, а в некоторых случаях возможно и их сочетание. Непосредственные доказательства в пользу избирательной элиминации незрелых самцов были фактически получены в вышеупомянутом эксперименте К.П.Лесиньша, Р.К.Зариня, З.В.Каспарсоне /6/: при дозе экспериментального заражения цыплят 10 000 и более яиц *H.gallinarum* у личинок отмечалось явное преобладание самцов. Однако на 30-й день, накануне достижения гетеракисами половозрелости, у цыплят с наивысшей дозой заражения резко снижалось число нематод за счет избирательного отмирания самцов, достигалось количественное преобладание самок, сохранявшееся и на 50-й день эксперимента.

Косвенные доказательства более раннего отмирания половозрелых самцов по сравнению с самками можно отчасти увидеть у оксиураты *A.tetraptera* от мышевидных грызунов. По данным Н.Е.Тарасовской и Г.К.Сыздыковой /13/, доля самок у *A.tetraptera* в присутствии сифаций испытывала у разных особей зверьков значительные колебания. И, по-видимому, резкое превалирование половозрелых самок имело место в тех случаях, когда большинство самцов уже успевали умереть.

Увеличение доли самок у *H.gallinarum* до 75% и более при увеличении содержания условно-патогенных палочек в кишечнике /12/ также могло быть связано с ранним отмиранием половозрелых самцов. Отмирание старых самцов, когда самки того же возраста еще продолжают функционировать, отмечалось автором у *Oswaldocruzia filiformis* от остромордой лягушки.

Наконец, есть виды, у которых раннее отмирание самцов (как правило, карликовых) вскоре после оплодотворения самок закреплено генетически, на видовом уровне (сифации, риктулярии).

Гораздо сложнее получить прямые доказательства нашей гипотезы о том, что размеры самих нематод накануне достижения ими половозрелости могут повлиять на превращение особи в самца или самку. Однако ряд косвенных доказательств можно считать в определенной мере вескими.

Во-первых, у беспозвоночных, способных размножаться путем партеногенеза, возникновению этой формы размножения способствует отдаленная гибридизация исходных форм, сопровождающаяся увеличением размеров и повышением жизнеспособности партеногенетических форм /3/. Измельчение потомков после многих поколений партеногенеза периодически приводит к появлению самцов, как, например, у солоноводного рачка *Artemia parthenogenetica* /15/, так что логично предположить, что наиболее мелкие особи при этом становятся самцами (самцы у этого вида мельче самок, как и у большинства беспозвоночных).

Во-вторых, факт превращения более крупных особей в самок, а более мелких – в самцов (живущих внутри тела самки) известен у морской эхиуриды *Bonnellia viridis* и служит классическим примером фенотипического определения пола /2, 3/. При выращивании личинок боннелии поодиночке они все становятся самками. Если личинки культивируются совместно с самками или в среде с экстрактом самок, то они все превращаются в карликовых самцов.

В-третьих, косвенные доказательства влияния размеров паразитических нематод на определение их пола можно увидеть в ряде полевых и экспериментальных исследований по межвидовым взаимодействиям гельминтов. Так, в неоднократно упомянутом эксперименте К.П.Лесиньша с соавт. /6/ по заражению цыплят возрастающими дозами яиц *H.gallinarum* было установлено, что количество самок изначально преобладало при дозах заражения 10 и 100 яиц нематод на одну птицу, когда личинки имели максимальные размеры. Начиная с дозы 300 яиц, динамически снижалась длина личинок, а в дозе 1000 яиц выравнивалась доля самцов и самок. При дозах 10 000 и более яиц, когда личинки были наиболее мелки, из них формировалось значительно больше самцов (многие из которых затем отмирали к моменту достижения нематодами половозрелости).

Большинство полевых данных также сходятся в том, что преобладание самцов в гемипопуляциях нематод обычно бывает в случаях значительного уменьшения размеров гельминтов. Это отмечено С.Сабарет /5/ в отношении остертагий у естественно зараженных овец, когда увеличение численности нематод снижало их размеры и приводило к увеличению доли самцов.

По данным Н.Е.Тарасовской /7, 12/, доля самцов у гетеракисов возрастала до 50 и более процентов при клинически выраженном туберкулезе кур с бугорковыми изменениями внутренних органов, интенсивной инвазии одним из видов эймерий и заражении птиц гистомонадами раньше гельминтов, и именно в этих случаях происходило резкое (нередко в полтора-два раза) уменьшение длины нематод. Максимальные размеры *H.gallinarum* отмечались у кур в присутствии 4-6 паразитов и патогенов различной природы, и в таких гемипопуляциях доля самцов у нематод возвращалась к исходной пропорции, какой была при моноинвазии – 1/3. Сам факт увеличения линейных размеров гетеракисов в присутствии нескольких видов патологических агентов вполне объясним явлением конкуренции антигенов и иммунологическим утомлением организма птицы, а большинство таких крупных личинок, видимо, становились самками.

Заслуживает внимания и тот факт, что абсолютные линейные размеры самцов и самок у гетеракисов были обратно пропорциональны их доле в гемипопуляциях: максимальные размеры самцов достигались при резком

падении их доли, минимальные линейные размеры по отношению к длине самки были при увеличении доли самцов /11, 12/. Автор объясняла это либо существованием строгой энергетической ниши у самцов и самок (с обратной зависимостью численности и величины), либо тем, что малочисленные самцы должны быть крупными и длительно живущими, чтобы успешно выполнить функции оплодотворения. Механизм же формирования этой зависимости, по сути, тот же самый: когда большинство особей крупные, самцами становятся единицы – наиболее мелкие из них. Когда же идет резкая дифференциация особей по размерам, значительная часть нематод отстает в росте, и они становятся самцами – достаточно многочисленными и мелкими по сравнению с самками.

Таким образом, уменьшение размеров нематод в гемипопуляциях приводит к увеличению численности самцов. Уменьшение линейных размеров особей никогда не бывает равномерным, и, по-видимому, слишком мелкие особи, которые не обладают достаточным запасом вещества и энергии, чтобы выполнять функцию самок, становятся самцами. Это во всех отношениях целесообразная стратегия выживания гельминтов и хозяина и сохранения паразитарной системы в целом по ряду причин.

1) При высокой интенсивности инвазии хозяина (одним или разными видами паразитов) увеличение доли самцов (как менее энергоемких особей – в плане абсолютных размеров и репродуктивных нужд) снижает энергетическую нагрузку на организм хозяина.

2) Происходит межвидовая и внутривидовая регуляция численности паразитов на уровне популяции и вида, в итоге – сбалансированная нагрузка на популяцию хозяев.

3) Выживание особей хозяина при регуляции паразитарной нагрузки важно как для хозяина, так и для паразита как биологического вида.

4) Мелкие особи, не способные функционировать как самки, становятся самцами, повышая фенотипическое разнообразие и жизнеспособность популяции паразитов. Избыток слишком мелких самок с малой плодовитостью и небольшим запасом питательных веществ в яйце усилил бы энергетическую нагрузку на хозяина, но при этом не обеспечил должной суммарной плодовитости и выживания личинок.

Что касается влияния веществ организма хозяина и продуктов жизнедеятельности паразитов своего и чужого вида на соотношение полов у паразитических нематод, то очевидно, что такие влияния могут быть прямые и косвенные. Косвенные влияния осуществляются через регуляцию размеров тела гельминтов: угнетение антителами хозяина, реципрокные и нереципрокные иммунные реакции, уменьшение трофических ресурсов организма, угнетение продуктами метаболизма своего и чужого вида паразитов приводят к снижению длины и ширины нематод, а слишком мелкие особи становятся самцами.

Данных о непосредственном влиянии метаболитов паразитов и хозяина на определение пола у нематод не имеется. Влияние гормонов хозяина на гельминтов осуществляется главным образом через иммунную систему: известно, что женские гормоны увеличивают резистентность организма, а андрогены и кортикостероиды оказывают катаболическое воздействие на тимус и снижают у половозрелых самцов количество Т-лимфоцитов /16/. Экспериментально было показано различное влияние андрогенов и эстрогенов на приживаемость личиночных форм цестод у кастрированных мышей /17/. Известно влияние половых гормонов хозяина на формирование эхинококковых цист и их дефинитивных структур /18/, на формирование половых комплексов у цестод /19/ и трематод /20,21/. Однако сведений о непосредственном влиянии гормонов хозяина на рост и созревание нематод и определение их пола нет.

Анализируя все имеющиеся полевые и экспериментальные данные, можно прийти к выводу, что формирование пропорции полов у паразитических нематод имеет сложный экофизиологический механизм и происходит в несколько этапов:

1) Превращение крупных особей в самок, мелких – в самцов во время роста личинок в организме хозяина – с учетом всех факторов ингибции и стимуляции линейного роста.

2) Отмирание самцов до окончательного полового созревания (обычно происходит при высокой интенсивности инвазии).

3) Быстрое отмирание значительной части половозрелых самцов вскоре после оплодотворения (более длительная жизнь самок по сравнению с самцами).

Литература

1. Круглов Н.Д. Моллюски семейства прудовиков (*Lymnaeidae: Gastropoda: Pulmonata*) Европы и Северной Азии. – Смоленск: издательство Смоленского государственного педагогического института, 2005. – 507 с.
2. Айала Ф., Кайгер Дж. Генетика. В 3 томах. М.: Мир, 1988-1989.
3. Биологический энциклопедический словарь. – М.: Советская энциклопедия, 1986. – 832 с.
4. Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. – М.: Наука, 1984. – 232 с.
5. Cabaret C. *Caracteristiques des populations de Ostertagia sp. chez les ovins panurellement infestes de la region de Moulay-Bouazza (Maroc) //Ann. parasitol. hum. et comp., 1983, 58, № 4. - 377-382.*
6. Лесиньш К.П., Зариня Р.К., Каспарсоне З.В. Влияние прогрессивно возрастающих доз инвазии на численность и структуру популяций *Heterakis gallinarum* //II Всес. съезд паразитологов. Тезисы докладов. - Киев: Наукова думка, 1983. - С. 186-187.