

УДК [597.551.2:595.121](282.247.413.5)

ЗАРАЖЁННОСТЬ И ОСОБЕННОСТИ ОТНОШЕНИЙ ПАРАЗИТ–ХОЗЯИН В СИСТЕМЕ *LIGULA INTESTINALIS* – ЧЕХОНЬ (*PELECUS CULTRATUS*) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Г. И. Извекова, А. В. Тютин

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: tyutin@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 04.05.09 г.

Заражённость и особенности отношений паразит–хозяин в системе *Ligula intestinalis* – чехонь (*Pelecus cultratus*) в Рыбинском водохранилище. – Извекова Г. И., Тютин А. В. – Изучено современное состояние заражённости чехони *Pelecus cultratus* (L.) Рыбинского водохранилища плероцеркоидами *Ligula intestinalis* (L.). Показано, что встречаемость плероцеркоидов в период с 1995 по 2008 г. у ранее свободной от паразита чехони значительно выросла, что может быть связано с изменением уровня режима водохранилища в этот период и как следствие – условий и спектра питания рыб. Заражение чехони плероцеркоидами вызывает снижение активности пищеварительных гидролаз (протеаз и карбогидраз) в кишечнике рыб, что, очевидно, ухудшает эффективность питания последних. Показаны небольшие нарушения в углеводном обмене у заражённых рыб, выражающиеся в изменении соотношения содержания гликогена в гепатопанкреасе и мышцах хозяина.

Ключевые слова: *Ligula intestinalis*, чехонь, встречаемость, пищеварительные ферменты

Infection and parasite–host relation peculiarities in the system *Ligula intestinalis* – sabrefish (*Pelecus cultratus*) in the Rybinsk reservoir. – Izvekova G.I. and Tyutin A.V. – The current status of infection of sabrefish *Pelecus cultratus* (L.) with *Ligula intestinalis* (L.) plerocercoids in the Rybinsk reservoir basin is described. Formerly, sabrefish was free of this parasite. During 1995 – 2008, the occurrence of plerocercoids considerably increased. This is probably due to variations in the water level of the reservoir (within this period) and the consequent changes in the feeding conditions and food spectra of this fish. The infection of sabrefish with plerocercoids leads to a decrease in the activity of digestive hydrolases (proteases and glycosidases) in the intestine, which may reduce the feeding efficiency of the fish. Some slight imbalances in the carbohydrate metabolism of infected fish were shown, such as glycogen content changes in the liver and muscles of the host.

Key words: *Ligula intestinalis*, sabrefish, occurrence, digestive hydrolases.

ВВЕДЕНИЕ

Плероцеркоиды *Ligula intestinalis* (Linnaeus, 1758), обитающие в полости тела рыб, – доминантная фаза жизненного цикла этого червя, как по продолжительности (до 3-х лет и более), так и по глубине воздействия на хозяина (Дубинина, 1966). Плероцеркоиды *L. intestinalis* широко распространены по всему миру, в Северном полушарии они найдены в Европе, Азии и Северной Америке, а в Южном – в Родезии и Австралии (Орт, 1967).

Изучение плероцеркоидов и их влияния на организм хозяина ведется довольно давно (Дубинина, 1966), однако гельминт привлекает внимание исследователей и в настоящее время (Carter et al., 2005). Это объясняется вызываемыми паразитом

эпизоотиями и широким его распространением. Известно, что заражение *L. intestinalis* приводит к патологическим изменениям в организме рыб, включающим редукцию гонад и размера печени, понижение реакции оседания эритроцитов, цитологические изменения в гонадах и гипофизе и т.п. (Arme, Owen, 1968; Taylor, Hoole, 1989). Исследование плероцеркоидов *L. intestinalis* ведется в различных направлениях. Изучаются вопросы, связанные с его распространением и систематикой (Ott, 1967), молекулярными характеристиками (Li et al., 2000), выделительными процессами (Barrett, 1978), продукцией ингибиторов протеиназ (Matskási, Németh, 1979), взаимоотношениями с промежуточным хозяином и влиянием на различные стороны жизнедеятельности этого хозяина (Извекова, Кузьмина, 1996) и другие.

Интерес к изучению плероцеркоидов *L. intestinalis* объясняется также тем фактом, что в каждом конкретном водоёме отмечены экологические особенности, влияющие на взаимоотношения в системе плероцеркоид – промежуточный хозяин, что сказывается на результатах исследований. С одной стороны, многие работы подтверждают уже имеющиеся общие сведения, с другой – достаточно часто отмечаются особенности, характерные для данного водоёма или хозяина.

Чехонь *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) как промежуточный хозяин *Ligula intestinalis* зарегистрирована в числе других карповых рыб (Дубинина, 1966), однако работ, посвященных этой паре паразит–хозяин практически нет. Даже при планомерном исследовании паразитофауны рыб многочисленных водохранилищ СССР в середине XX в. *L. intestinalis* у чехони встречалась крайне редко (Исюмова, 1977). В частности, такой случай известен для Кайраккумского водохранилища, созданного в 1956 г. на р. Сырдарье. В бассейне р. Волги были зарегистрированы две вспышки инвазивности чехони в первые годы после создания Горьковского водохранилища: в 1956 г. (9.1%) и в 1963 г. (до 80%). Позже подобные случаи не отмечены. Следует подчеркнуть, что ранее, за длительный период паразитологических исследований 1868 – 1956 гг. до окончательного зарегулирования стока р. Волги и создания каскада водохранилищ, в качестве хозяев *L. intestinalis* были установлены 6 видов карповых рыб: плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), елец *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758), пескарь *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758), укляк *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), густера *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758), лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) (Богданова, Никольская, 1965).

В связи с этим цель работы – оценка современного уровня зараженности чехони из Рыбинского водохранилища плероцеркоидами *L. intestinalis*, а также выяснение влияния паразита на активность основных пищеварительных ферментов кишечника и содержание гликогена в тканях хозяина.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили в рейсах экспедиционных судов ИБВВ РАН по акватории Рыбинского водохранилища пелагическими и придонными тралениями по стандартной сетке из 22 станций в период с мая по октябрь. Объектом исследования служила чехонь незараженная и зараженная плероцеркоидами *Ligula intestinalis*. За период с 1995 по 2008 г. вскрыт 451 экз. чехони размером 10 – 35 см. Для физиологического изучения отбирали рыб одной размерно-возрастной группы

ЗАРАЖЁННОСТЬ И ОСОБЕННОСТИ ОТНОШЕНИЙ ПАРАЗИТ–ХОЗЯИН

(длина по Смитту 12 – 14 см). Исследовали суммарную активность пищеварительных гидролаз слизистой оболочки и полости кишечника. Определяли протеолитическую (ПА) и амилолитическую (АА) активности.

Протеолитическую активность (суммарная активность трипсина, КФ 3.4.21.4, химотрипсина, КФ 3.4.21.1 и дипептидаз, КФ 3.4.13.1 – 3.4.13.11) определяли методом Ансона (Anson, 1938). В качестве субстрата использовали 1%-ный раствор казеина, приготовленный на растворе Рингера для холоднокровных животных, рН 7.4. Амилолитическую активность (суммарная активность α -амилазы, КФ 3.2.1.1, глюкоамилазы, КФ 3.2.1.3 и ферментов группы мальтаз, КФ 3.2.1.20) определяли модифицированным методом Нельсона (Исследование..., 1969). В качестве субстрата использовали 1.8%-ный раствор растворимого крахмала, приготовленный на растворе Рингера. Скорость гидролиза субстрата выражали в мкмольях тирозина (для ПА) или крахмала (для АА) за 1 мин инкубации в расчете на 1 г влажной массы ткани. Содержание гликогена в мышцах и гепатопанкреасе чехони определяли по методу Монтгомери с фенолом и серной кислотой (Montgomery, 1957). Содержание гликогена выражали в мг гликогена на г влажной массы ткани.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что в период с 1995 по 2005 г. встречаемость *L. intestinalis* в промысловых группировках плотвы, густеры и леща Рыбинского водохранилища увеличилась примерно в 2 раза (таблица). К 2008 г. отмечено снижение заражения леща (4.9%) наряду с отсутствием паразита у плотвы, густеры, уклей и синца *Abramis ballerus* (Linnaeus, 1758). В 2005 г. чехонь впервые зарегистрирована в качестве промежуточного хозяина *L. intestinalis* в Рыбинском водохранилище. Установлено, что, в отличие от других рыб, встречаемость паразита у чехони возросла с 13.3% в 2005 г. до 44.4% в 2008 г. (см. таблицу).

Встречаемость ($E \pm s$, %) плероцеркоидов *Ligula intestinalis* у рыб Рыбинского водохранилища по данным траловых уловов

Годы	Виды рыб					
	Лещ*	Плотва	Густера	Уклея	Синец	Чехонь
1995 – 2004	6.2±0.8	1.4±0.5	0.7±0.7	2.3±0.7	0	0
2005	15.3±1.8	2.2±0.7	3.3±2.3	2.2±0.8	0	13.3±1.9
2006 – 2007	3.2±0.9	0	0	1.2±1.2	0	18.4±5.5
2008	4.9±1.7	0	0	0	0	44.4±8.3
Число исследованных рыб, экз.	1923	995	253	885	687	451

* В расчет включены единично встречающиеся у леща особи *Digramma interrupta* (Rudolphi, 1910), дифференцировка которых от *L. intestinalis* в неполовозрелом состоянии невозможна.

Исследовано влияние заражения плероцеркоидами *L. intestinalis* на активность основных пищеварительных ферментов – протеаз и карбогидраз – кишечника чехони (рис. 1). Установлено, что присутствие плероцеркоидов в полости тела хозяина существенно влияет на активность указанных ферментов. Так, активность протеаз в кишечнике зараженной чехони по сравнению с незараженной снижается

на 42% (с 2.229 ± 0.278 мкмоль/г×мин до 1.291 ± 0.159 мкмоль/г×мин), а карбогидраз – на 48% (с 1.214 ± 0.228 мкмоль/г×мин до 0.627 ± 0.077 мкмоль/г×мин). На основании полученных данных рассчитан коэффициент К/П (отношение активности карбогидраз к активности протеаз). Соотношение активностей карбогидраз и протеиназ, отражающееся в коэффициенте К/П, у зараженных и незараженных рыб различается незначительно (0.49 у зараженных и 0.54 у незараженных).

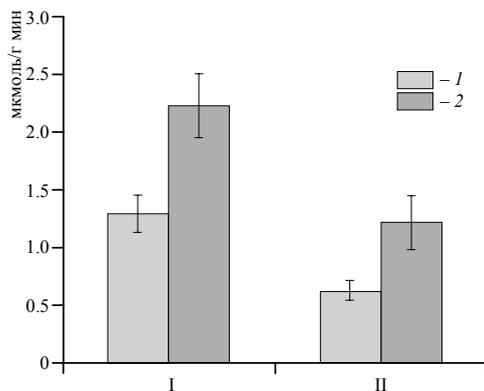


Рис. 1. Протеолитическая (I) и амилолитическая (II) активность ферментов чехони, зараженной (1) и незараженной (2) плероцеркоидами *Ligula intestinalis*

практически не сказывается на содержании гликогена в исследованных тканях этого промежуточного хозяина (рис. 2). Так, в гепатопанкреасе зараженной чехони его содержание составило 0.56 ± 0.06 мг/г, в то время как у незараженной – 0.45 ± 0.06 мг/г, однако полученные различия недостоверны. Также недостоверны различия для уровня гликогена в мышцах зараженных и здоровых рыб (0.33 ± 0.09 и 0.41 ± 0.04 мг/г соответственно). В то же время изменяется соотношение содержания гликогена в этих тканях, которое можно выразить коэффициентом Г/М (отношение содержания гликогена в гепатопанкреасе к его содержанию в мышцах). У зараженных рыб коэффициент Г/М составляет 1.7, а у незараженных – 1.1.

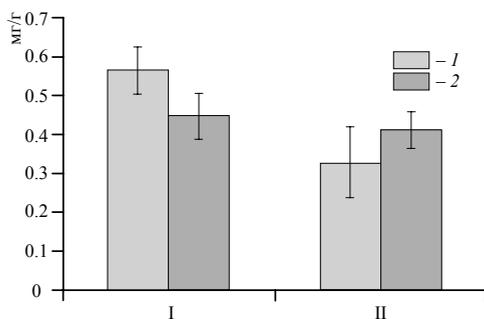


Рис. 2. Содержание гликогена в гепатопанкреасе (I) и мышцах (II) у чехони, зараженной (1) и незараженной (2) плероцеркоидами *Ligula intestinalis*

окончательного хозяина – рыбадных птиц. На цикл развития паразита большое влияние оказывают особенности водоёма – его глубина, прогреваемость, течение, характер грунта, видовой состав и плотность популяций возможных промежуточ-

гидраз к активности протеаз). Соотношение активностей карбогидраз и протеиназ, отражающееся в коэффициенте К/П, у зараженных и незараженных рыб различается незначительно (0.49 у зараженных и 0.54 у незараженных).

Гликоген – основной запасной полисахарид и один из первостепенных источников энергии у рыб и других животных. Уровень содержания гликогена в организме служит важным показателем жизнедеятельности последнего (Плисецкая, 1975). Определено содержание гликогена в гепатопанкреасе и мышцах зараженной и здоровой чехони. Показано, что заражение плероцеркоидами *L. intestinalis*

Паразитические черви *L. intestinalis* имеют сложный жизненный цикл, для его прохождения необходимо наличие двух промежуточных хозяев (первого – веслоногих ракообразных и второго – карповых рыб) и

ных и окончательных хозяев червя в различных местах водоёма, биологические и экологические особенности отдельных потенциальных видов хозяев (Дубинина, 1966).

Наблюдения за заражённостью карповых рыб Рыбинского водохранилища плероцеркоидами *L. intestinalis* ведутся достаточно регулярно, начиная со времени его создания (Изюмова, 1977). Большинство работ посвящено заражению леща как основного промыслового вида рыб (Куперман и др., 1997). Отмечено, что за период с 1978 г. по 1995 г. заражённость неполовозрелых лещей лигулидами возросла (Куперман и др., 1997). Данные десятилетних (1995 – 2005 гг.) мониторинговых наблюдений за лигулезом наиболее распространённых видов карповых рыб в Рыбинском водохранилище также позволили установить тенденцию роста встречаемости *L. intestinalis* в промысловых группировках плотвы, густеры и леща. Это закономерное следствие повышения среднегодовых значений температуры и частичного деэвтрофирования пелагиали водоёма, которое привело к увеличению доли в зоопланктоне веслоногих рачков – первых промежуточных хозяев цестод (Лазарева, 2007).

В 2006 – 2007 гг. впервые за все время существования водохранилища сохранялся близкий к максимальной проектной отметке уровень его заполнения, значительно улучшивший ситуацию по лигулезу. В этот период зарегистрировано снижение заражённости леща как основного промежуточного хозяина *L. intestinalis* до минимальных значений (3.2 – 4.9%) и отсутствие плероцеркоидов у других рыб-бентофагов (плотва, густера). Снижение уровня заражения *L. intestinalis* очевидно связано с сокращением количества заражённых процеркоидами рачков – первых промежуточных хозяев паразита – в местах питания рыб. Вместе с тем в 2005 г. впервые зарегистрирован высокий уровень встречаемости плероцеркоидов у чехони (13.3%, $n = 316$), которая долгое время, наряду с другим массовым пелагическим планктофагом – синцом, оставалась незаражённой и не фигурировала в Рыбинском водохранилище в качестве промежуточного хозяина *L. intestinalis*. В 2008 г. заражённость чехони выросла до 44.4%. Возможно, это объясняется разделением мест нагула и его сроков у леща и чехони, что, в свою очередь, связано с изменениями условий и спектра питания рыб вследствие повышения уровня режима водохранилища. Первые промежуточные хозяева *L. intestinalis* – планктонные ракообразные, составляющие кормовую базу рыб – вторых промежуточных хозяев, имеют низкий процент и локальность заражения в различных местах водоёма (Дубинина, 1966). Известно, что осуществлению жизненного цикла лигулид способствуют замедление проточности и появление больших площадей зарастаемых мелководий, на что значительное влияние оказывает гидрологический режим водоёма (Куперман и др., 1997). Зависимость распределения плероцеркоидов от качественного состава зоопланктона отмечается и другими авторами (Евланов, 1989). Возможно, что с изменением в будущем уровня режима водохранилища и соответственно условий питания, заражённость чехони уменьшится, а леща, напротив, возрастет.

Полученные данные по влиянию заражения плероцеркоидами *L. intestinalis* на активность пищеварительных ферментов кишечника чехони согласуются с анало-

гичными сведениями для зараженного и незараженного этим паразитом леща (Извекова, Кузьмина, 1996; Извекова, 1999). Однако на активности гидролаз чехони заражение сказывается сильнее: как показано выше, ПА зараженных рыб снижается на 42%, а АА – на 48%, в то время как у леща на 33% и 24% соответственно (Извекова, Кузьмина, 1996). Следует отметить, что работ, касающихся влияния заражения цестодами на пищеварительную активность хозяина, крайне мало и получить целостную картину этого влияния не представляется возможным. Тем не менее, исходя из имеющихся данных, можно сделать вывод, что полостной паразит в ряде случаев воздействует на пищеварительную активность хозяина сильнее, чем кишечный. Так, не обнаружено различий в активности трипсина, уровне общей протеолитической активности и скорости гидролиза углеводов у крыс, неинфицированных и инфицированных *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi, 1819) (Pappas, 1983). Отмечено лишь некоторое увеличение активности амилазы в кишечнике у зараженных *Bothriocephalus gowkongensis* Yea, 1955 годовиков карпа (Давыдов, Куровская, 1991). Активность протеаз при этом оставалась без изменений. Только в одном случае при исследовании сеголеток карпа показано достоверное снижение активности амилазы, протеазы и кислой фосфатазы в слизистой и химусе кишечника при заражении рыб цестодами *B. acheilognathi* Yamaguti, 1934, причем активность амилазы и протеазы, функционирующих в полости кишечника, изменяется в большей степени, чем активность ферментов, функционирующих в составе слизистой (Куровская, 1991). Большее влияние полостного паразита по сравнению с кишечным на физиологические характеристики хозяина и, в частности, на активность его пищеварительных ферментов может быть связана с различными жизненными стратегиями этих гельминтов. Так, для продолжения жизненного цикла цестодам, паразитирующим в кишечнике рыб, гибель хозяина не нужна, в то время как полостной паразит должен попасть в организм окончательного хозяина – рыбоядной птицы. Заражение плероцеркоидом и вызываемые им физиологические изменения делают рыбу более доступной добычей (Дубинина, 1966).

По типу питания чехонь относится к хищникам – факультативным планктофагам. Полученные для чехони значения коэффициента К/П меньше единицы соответствуют представлениям о соотношении активностей карбогидраз и протеаз у хищных рыб (Уголев, Кузьмина, 1993). Коэффициент К/П, вычисленный для ферментов зараженной и здоровой чехони, свидетельствует о незначительном влиянии заражения на соотношение исследованных ферментов, в отличие от влияния этого паразита на аналогичный коэффициент у леща: при инвазии лещей *L. intestinalis* коэффициент К/П существенно увеличивается (Извекова, Кузьмина, 1996). Незначительное влияние заражения на коэффициент К/П, т.е. на соотношение активности карбогидраз и протеаз у чехони, не противоречит существенному влиянию плероцеркоида на активность этих ферментов.

Полученные данные расширяют представления о границах воздействия плероцеркоидов на организм хозяина, так как демонстрируют значительное снижение активности ферментов, осуществляющих начальные этапы гидролиза основных питательных веществ – белков и углеводов, что влечет за собой снижение эффективности питания рыб. По всей вероятности, механическое раздражение и продук-

ЗАРАЖЁННОСТЬ И ОСОБЕННОСТИ ОТНОШЕНИЙ ПАРАЗИТ–ХОЗЯИН

ты жизнедеятельности паразита опосредованно воздействуют на активность пищеварительных ферментов хозяина. Установлено опосредованное влияние экскреторно-секреторных продуктов плероцеркоидов на гипофиз хозяина, что влечет за собой ингибирование развития гонад (Carter et al., 2005).

Скорость синтеза и распада гликогена в тканях животных находится под эндокринным контролем и изменяется при различных эндокринных нарушениях. Полученные данные, касающиеся содержания гликогена в тканях чехони, неоднозначны. С одной стороны, различия в содержании гликогена в тканях зараженной и здоровой чехони недостоверны, с другой – влияние заражения на ее углеводный обмен проявляется в изменении коэффициента Г/М (отношения содержания гликогена в гепатопанкреасе к его содержанию в мышцах). Коэффициент Г/М увеличивается при заражении, свидетельствуя о нарушении баланса гликогена в исследованных тканях и снижении относительного содержания гликогена в мышцах чехони. Большее снижение содержания гликогена в мышцах, чем в гепатопанкреасе при инвазии *L. intestinalis* показано и для леща. Для леща установлено, что заражение плероцеркоидами *L. intestinalis* вызывает 57%-ное понижение содержания гликогена в мышцах и 44%-ное – в гепатопанкреасе (Извекова, Кузьмина, 1996). Некоторые исследователи также отмечают снижение веса печени у зараженных плероцеркоидами рыб по сравнению со здоровыми особями (Agme, Owen, 1968). В то же время выявлена различная степень влияния заражения на разные виды рыб: заражение плероцеркоидами *L. intestinalis* у пескаря вызывает значительно меньше изменений, связанных с внутренними органами, чем аналогичное заражение красноперки, леща, голяна и ельца (Agme, Owen, 1968). Изменения в уровнях содержания гликогена в тканях могут свидетельствовать об участии в этих процессах гормона стресса – адреналина. Известно, что адреналин снижает концентрацию гликогена в печени и мышцах, а также активность α -амилазы в печени (Плисецкая, 1975). Одна из наиболее характерных реакций организма позвоночных животных на стресс – выделение адреналина. Заражение плероцеркоидом *L. intestinalis* рассматривается как стрессовый агент. Изменение поведения зараженных рыб приводит к изменению спектра их питания, а снижение упитанности рыбы обусловлено не только утратой части питательных компонентов, требующихся для поддержания жизнедеятельности самого паразита, но и необходимостью поддержания гомеостаза в ответ на стрессовое воздействие лигул на организм рыбы (Richards, Agme, 1981).

М. Н. Дубинина (1966) суммировала отрицательное воздействие ремнецов на рыб следующим образом: а) механическое воздействие на организм; б) непосредственное отнятие от хозяина части питательных веществ; в) резкое нарушение углеводно-жирового обмена; г) глубокие изменения в составе крови; д) недоразвитие половых желез или кастрация.

Все последующие работы по влиянию заражения плероцеркоидами на промежуточного хозяина, в том числе и наши, подтверждают, дополняют, расширяют и углубляют обозначенные М. Н. Дубининой направления воздействия паразита на организм хозяина. Задачей дальнейших исследований может стать выяснение механизмов, лежащих в основе изменений в организме хозяина, вызываемых паразитом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что встречаемость плероцеркоида *L. intestinalis* у ранее свободной от паразита чехони Рыбинского водохранилища за период с 2005 по 2008 г. значительно выросла. Наряду с этим отмечено уменьшение заражения других видов карповых рыб в данный период. Заражение вызывает снижение активности основных гидролитических ферментов кишечника чехони – протеаз и карбогидраз, что, очевидно, ухудшает эффективность питания рыб. Влияние *L. intestinalis* на углеводный обмен чехони выражается в изменении соотношения содержания гликогена в ее мышцах и гепатопанкреасе. Все обнаруженные изменения соответствуют существующим представлениям о влиянии плероцеркоида на организм промежуточного хозяина.

Авторы выражают признательность кандидату биологических наук В. И. Кияшко за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богданова Е. А., Никольская Н. П. Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока // Изв. ГосНИОРХ. 1965. Т. 60. С. 5 – 110.

Давыдов О. Н., Куровская Л. Я. Паразито-хозяйинные отношения при цестодозах рыб. Киев : Наук. думка, 1991. 169 с.

Дубинина М. Н. Ремнецы фауны СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1966. 262 с.

Евланов И. А. Изучение пространственной структуры и взаимоотношений между плероцеркоидами *Digamma interrupta* (Cestoda, Ligulidae) и лещом (*Abramis brama*) Куйбышевского водохранилища // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 4. С. 281 – 287.

Извекова Г. И. Особенности влияния плероцеркоидов *Ligula intestinalis* на пищеварительную активность леща разных возрастных групп // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 4. С. 330 – 333.

Извекова Г. И., Кузьмина В. В. Влияние заражения плероцеркоидами *Ligula intestinalis* на активность пищеварительных ферментов и содержание гликогена в тканях леща // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 1. С. 45 – 51.

Изюмова Н. А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. 284 с.

Исследование пищеварительного аппарата у человека (обзор современных методов). Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 260 с.

Куперман Б. И., Жохов А. Е., Извекова Г. И., Таликина М. Г. Динамика зараженности лигулидами лещей Волжских водохранилищ и паразитохозяйинные отношения при лигулезе // Биол. внутр. вод. 1997. № 2. С. 41 – 49.

Куровская Л. Я. Сопряженность процессов пищеварения в системе *Bothriocephalus acheilognathi* – карп // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 5. С. 441 – 449.

Лазарева В. И. Динамика структуры и обилия зоопланктона Рыбинского водохранилища как индикатор флуктуаций климата и антропогенного пресса в бассейне Верхней Волги // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем : сб. материалов Междунар. конф. СПб. : ЛЕМА, 2007. С. 240 – 244.

Плисецкая Э. М. Гормональная регуляция углеводного обмена у низших позвоночных. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. 215 с.

Уголев А. М., Кузьмина В. В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб. : Гидрометеиздат, 1993. 238 с.

ЗАРАЖЁННОСТЬ И ОСОБЕННОСТИ ОТНОШЕНИЙ ПАРАЗИТ–ХОЗЯИН

- Anson M.* The estimation of pepsin, tripsin, papain and cathepsin with hemoglobin // *J. Gener. Phys.* 1938. Vol. 22, № 1. P. 79 – 83.
- Arme C., Owen R. W.* Occurrence and pathology of *Ligula intestinalis* infections in British fishes // *J. Parasitol.* 1968. Vol. 54, № 2. P. 272 – 280.
- Barrett K. W.* Studies on beta-oxidation in the plerocercoids of *Ligula intestinalis* (Cestoda: Pseudophyllidea) // *Z. Parasitenk.* 1978. Bd. 57, № 3. S. 243 – 246.
- Carter V., Pierce R., Dufour S., Arme C., Hoole D.* The tapeworm *Ligula intestinalis* (Cestoda: Pseudophyllidea) inhibits LH expression and puberty in its teleost host, *Rutilus rutilus* // *Reproduction.* 2005. Vol. 130, № 6. P. 939 – 945.
- Li J., Liao X., Yang H.* Molecular characterization of a parasitic tapeworm (*Ligula*) based on DNA sequences from formalin-fixed specimens // *Biochemical Genetics.* 2000. Vol. 38, № 9/10. P. 309 – 322.
- Matskási I., Németh I.* *Ligula intestinalis* (Cestoda: Pseudophyllidae) : studies on the properties of proteolytic and protease inhibitor activities of plerocercoid larvae // *Inter. J. Parasitol.* 1979. Vol. 9, № 3. P. 221 – 227.
- Montgomery R.* Determination of glycogen // *Archs. Biochem. Biophys.* 1957. Vol. 67. P. 378 – 386.
- Orr T. S. C.* Distribution of the plerocercoid of *Ligula intestinalis* // *J. Zool., London.* 1967. Vol. 153. P. 91 – 97.
- Pappas P. W.* Host-parasite interface // *Biology of Eucestoda.* London : Academic Press, 1983. Vol. 2. P. 297 – 334.
- Richards K. S., Arme C.* The effect of the plerocercoid larva of the pseudophyllidean cestode *Ligula intestinalis* on the musculature of bream (*Abramis brama*) // *Z. Parasitenk.* 1981. Vol. 65, № 2. P. 207 – 215.
- Taylor M., Hoole D.* *Ligula intestinalis* (L.) (Cestoda: Pseudophyllidea): plerocercoid induced changes in the spleen and pronephros of roach, *Rutilus rutilus* (L.) and gudgeon, *Gobio gobio* (L.) // *J. Fish Biol.* 1989. Vol. 34, №4. P. 583 – 596.