

## Биологические науки

УДК 619:616:576.8

### **ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ПАЗАРИТО-ХОЗЯИИИИИИ СИСТЕМАХ**

**Н.Г. Горчакова**, Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия (Нижний Новгород, Россия), e-mail: nataly7416@rambler.ru.

**Аннотация.** В статье обсуждаются основы паразитизма, формирование и функционирование паразитарных систем и взаимодействие элементов, составляющих эти

болезнями, паразитозы и по настоящее время остаются мировой актуальной проблемой. Несмотря на то, что разработан огромный арсенал противопаразитарных препаратов, большинство паразитов продолжают активную жизнедеятельность. Это связано с тем, что паразитические организмы очень быстро адаптируются к изменившимся условиям, к факторам воздействия. При паразитизме форма сожительства взаимодействующих организмов является антагонистичной в отличие от других форм симбиоза. Антагонистичность при паразитизме выражается не только со стороны возбудителя-паразита по отношению к «хозяину», но и, наоборот, – со стороны хозяина. Антагонистичность хозяина проявляется в противодействии

неспецифической защите. Антагонистичность паразита складывается из способов подавления систем защиты хозяина или уклонения от ее воздействия. Паразиты совершенствуются в процессе эволюции, в результате выживают и оставляют потомство наиболее приспособленные особи. Поэтому процесс противостояния двух компонентов паразитарных систем – «паразита и хозяина» – продолжается, обеспечивая функционирование паразитарных систем, расширение (или сохранение) их границ. Кроме того, паразиты часто приспособляются к новым «хозяевам», расширяя тем самым и свой хозяйный состав и, соответственно, ареал своего существования.

**Ключевые слова:** виды паразитизма, паразитоценозы, паразитарные системы, взаимоотношения с хозяином, эндопаразиты, внутриклеточный паразитизм

## INTERACTIONS IN HOST-PARASITE SYSTEMS

**N.G. Gorchakova**, Nizhny Novgorod State Academy of agriculture (Nizhny Novgorod, Russia), e-mail: nataly7416@rambler.ru.

**Abstract.** The article discusses the basics of parasitism, the formation and operation of parasitic systems and the interaction of the elements that make up these systems at different levels. Despite centuries of human struggle against parasitic diseases, parasitosis currently remains an urgent problem of the world. Despite the fact that a huge arsenal of antiparasitic drugs is developed, the majority of the parasites continue active life. This is due to the fact that the parasitic organisms rapidly adapt to changing conditions, to the impact factors. When parasitism the form of cohabitation of interacting organisms is antagonistic unlike the other forms of symbiosis. When parasitism the antagonism is expressed not only by the parasite pathogen in relation to the "host", but vice versa - from the host. Antagonism of host appears in opposing the introduction and development of the parasite, which is carried out with the help of specific and nonspecific defense systems. Antagonism of parasite consists of ways to suppress host's defense systems or evade its effects. Parasites improve in the course of evolution, as a result the most adjusted ones survive and leave offspring. Therefore, the process of confrontation between the two components of parasitic systems - "host-parasite" - continues to ensure the functioning of parasitic systems, the expansion (or preservation) of their borders. Moreover, parasites often adapt to the new "owners", and thus expanding its host part and, accordingly, the area of its existence.

**Keywords:** types of parasitism, parasitocenoses, parasitic system, relationship with host, endoparasites, intracellular parasitism.

Огромный вклад в развитие теоретических основ науки о паразитизме внесли отечественные ученые К.И. Скрябин, Е.Н. Павловский, В.А. Догель, Р.С. Шульц. Разносторонняя их деятельность дала начало новой для нашей страны науки – паразитологии. В последующем учение о паразитизме было дополнено исследованиями В.Н. Беклемишева, В.Д. Белякова, С.А. Бэер и других известных деятелей.

Организмы существуют в природных биогеоценозах (экосистемах), имеющих разные размеры и различные количественные и качественные видовые показатели. Для проживания в сообществе, организмы должны постоянно вести борьбу за существование. Принято выделять три формы борьбы за существование: борьба за жизнь с абиотическими факторами (конституциональная борьба); с представителями других видов (межвидовая борьба); с представителями своего собственного вида (внутривидовая борьба) [5, 6].

Среды жизни и адаптации к ним организмов различны. На Земле известно около 1,5 млн. видов живых существ, 50 тысяч из которых ведут паразитический образ жизни [5]. Среда живого организма, как местообитание для всевозможных паразитов, является микроэкосистемой в сравнении с окружающей хозяина макроэкосистемой.

Паразитизм – форма взаимоотношений между организмами разных видов, когда один организм (паразит) использует другого (хозяина) в качестве среды обитания и источника питания, нанося ему вред. Эта форма сожительства организмов является антагонистичной в отличие от других форм симбиоза (мутуализма, комменсализма). Термин «симбиоз» (от греческого symbiosis – совместная жизнь) был предложен А. де Бари в 1879 г. Симбиоз охватывает

мутуализм (взаимодействие «+», «+»), комменсализм («+», «0»), паразитизм («+», «-»). Однако иногда понятие «симбиоз» применяется в более узком смысле – как синоним мутуализма, т.е. взаимовыгодное взаимодействие. Паразитизм не имеет четко очерченных границ и возможен переход одной формы симбиоза – в другую. В симбиотических системах один из партнеров (или оба) в определенной степени возлагают на другого задачу регуляции своих отношений с внешней средой. Взаимоотношения между паразитом и внешней средой всегда регулируются организмом хозяина [5, 11,14]. Внешняя среда является опасной для патогенных организмов-паразитов и в большинстве случаев является фактором передачи патогенного агента восприимчивому организму.

По Е.Н. Павловскому (1934) «нет резкой границы ни между свободным и паразитическим образом жизни, ни между симбиозом, паразитизмом и хищничеством, ни между патогенными и непатогенными паразитами» [12].

Если рассмотреть паразитизм с научной точки зрения, то его можно считать одной из форм совместного существования различных организмов. Проявление паразитизма выражается в сосуществовании двух или более разнородных организмов на протяжении длительного времени. При этом сосуществуют организмы, которые не связаны между собой генетически или филогенетически. Симбионты часто далеки друг от друга по систематическому положению и находятся в разных таксономических категориях.

Паразитарная система – это микроэкосистема, компоненты которой связаны между собой трофическими и иными связями, которая обладает способностью к самовоспроизведению и саморегуляции численности партнеров, имеет пространственно-временные границы [1, 2, 3]. А.А. Добровольский подчеркивает антагонистичность отношений между паразитом и хозяином в составе паразитарной системы [10].

Взаимодействие типа «жертва-эксплуататор», к которому относится и паразитизм, рассматривается как отрицательное взаимодействие. В этой симбиотической системе складываются антагонистические односторонне полезные взаимодействия. Антагонистичность при паразитизме выражается не только со стороны возбудителя-паразита по отношению к «хозяину», но и, наоборот, – со стороны хозяина. Антагонистичность хозяина проявляется в противодействии внедрению и развитию паразита, что осуществляется с помощью систем специфической и неспецифической защиты. Антагонистичность паразита складывается из способов подавления систем защиты хозяина или уклонения от ее воздействия. Например, в процессе эволюции внутриклеточные паразиты приспособились «прятаться» и даже размножаться в клетках

органов (концидия). Многие паразиты синтезируют ингибиторы систем иммунитета, а также вещества, блокирующие активные центры антител. В процессе эволюции поверхностные структуры микроорганизмов приобретают сходство со структурными элементами хозяина, приобретают свойство L-трансформации, реверсии (например, у бруцелл). У многоклеточных эндопаразитов (гельминтов) имеются иные приспособления для облегчения существования в агрессивной «живой» среде обитания: различные органы

гельминтов), которые противостоят действию пищеварительных ферментов. В результате действия естественного отбора происходит редукция отдельных органов паразитов (пищеварительной системы у ленточных червей), но развивается сильная репродуктивная система. Утрата отдельных органов или систем в данном случае является прогрессивной.

Взаимная антагонистичность в системе «паразит-хозяин» может закончиться гибелью одного из них. Однако в большинстве случаев паразиту не выгодна смерть хозяина, особенно на популяционном (видовом) уровне, т.к. это грозит гибели и самого паразита. Паразиту нужно не только остаться в живых, но и завершить свой жизненный цикл, не причиняя сильного вреда хозяину. Во взаимоотношениях «паразит-хозяин» обычно главное внимание уделяют вреду, наносимому паразитом хозяину. Более «сбалансированными» взаимоотношения складываются в тех случаях, когда местом локализации паразита является пищеварительный тракт. Однако и в данном варианте паразит не только отбирает у хозяина часть пищи, но и отравляет его продуктами метаболизма. Паразиты могут наносить и непосредственный вред хозяину: это повреждения, связанные с закупоркой и даже разрывом тканей, органов, различных каналов (при локализации паразитов в кишечнике, железах, лимфатических сосудах, капиллярах), вызывать кровотечения и эмболию. Паразиты могут травмировать органы и ткани, проходя сквозь них (например, при миграции личинок аскарид, трихинелл). Повреждение и разрушение больших участков тканей неизбежно приводит к серьезным нарушениям физиологических функций организма хозяина. Часто хозяин, ограждаясь от паразита, образует вокруг последнего капсулы (например, капсулы личинок трихинелл, финны цестод). При попытке восстановить разрушенный орган в пораженной области в организме хозяина повышается активность клеток, способных к делению. Этот процесс нередко приводит к образованию опухолей (часто наблюдается при паразитировании в печени *Opistorchis felinus*). Есть сведения, что образованию капсул и опухолей способствуют определенные вещества, выделяемые паразитом. Кроме физических повреждений паразиты выделяют токсины, вызывающие отравление организма хозяина. Токсическими свойствами обладают: продукты метаболизма паразита (азотсодержащие вещества); вещества, образующиеся при разложении самого паразита; непосредственно токсины (каждый паразит продуцирует свой токсин).

Однако, несмотря на взаимный антагонизм паразита и хозяина, в процессе коэволюции происходила адаптация паразита к хозяину, а в некоторых случаях даже взаимная. Ведущая роль в этом процессе принадлежит естественному отбору: выживали наиболее приспособленные к условиям паразитирования паразиты и наиболее жизнестойкие особи-хозяева. Совершенствование систем жизнеобеспечения свободноживущего организма происходило эволюционно в результате воздействия на него биотических (в т.ч. и воздействия паразита) и абиотических факторов и естественного отбора.

На организм эндопаразита непосредственно воздействовала только «среда обитания» - среда живого организма (биотический фактор), а внешняя среда (абиотические факторы) - опосредованно, только через органи

эндопаразиту приходилось бороться за существование не только с системами защиты хозяина, но и с другими паразитами и даже паразитоценозами.

Адаптация паразита к хозяину в некоторых случаях приобрела настолько узко специфичный характер, что некоторые виды паразитов могут жить и завершать жизненные циклы только в определенных видах организмов-хозяев. Например, разные виды аскарид могут полноценно существовать только в определенных видах животных (человеке): для каждого вида паразита – свой вид хозяина. Личинки аскарид не развиваются, попадая в несвойственный (не специфичный) для данного вида аскарид вид хозяина. Таким образом, аскариды являются специфически однохозяинными паразитами.

В отдельных случаях адаптация паразита и хозяина приобрела взаимный характер. Так, например антилопы приспособились к паразитированию в их организме трипаносом, оставаясь «практически здоровыми», хотя попадание трипаносом в организм других копытных вызывало смерть последних.

В процессе эволюции паразит меняется таким образом, чтобы использовать максимум ресурсов из организма хозяина, а хозяин развивается и совершенствует все новые и новые средства борьбы с паразитом. Возникает ситуация замкнутого круга, когда совершенствование паразита в противостоянии хозяину влечет за собой совершенствование способов защиты у хозяина [4, 10,12,14].

Паразиты по хозяинной принадлежности в зависимости от приспособленности к паразитированию, могут быть одно-, двух-, трех- и многохозяинными. В зависимости от стадии развития паразита различают следующие типы хозяев: окончательный (дефинитивный), у которого паразит (многоклеточный) достигает половой зрелости, или у которого паразит (одноклеточный) проходит стадии гаметогонии и полового размножения; промежуточный хозяин, в теле которого развивается личинка паразита или проходят стадии партеогенеза, или бесполого размножения (шизогонии); дополнительный хозяин, в теле которого формируется следующая личиночная стадия. В то же время каждый из этих типов хозяев может состоять из одного или нескольких видов животных. Например, *Opistorchis felineus* паразитирует в трех типах хозяев: дефинитивном (в печени рыбаобразных и всеядных млекопитающих, в том числе и человеке); промежуточном (в теле пресноводных моллюсков рода *Bitinia*); дополнительном (в мышцах рыб семейства карповых). В данном случае «три хозяина» означают не количественный показатель видов, а отражают лишь качественную характеристику типов хозяев. На самом деле, это пример многохозяинности (полигостальности) паразита, т.е. принадлежности разных видов животных к данной паразито-хозяинной системе. Причем, на разных стадиях развития паразита приспособленность его к хозяевам различна: она может быть облигатной и факультативной. Хозяева, к организму которых паразит менее адаптирован, являются факультативными, т.е. не обязательными. Так, например, во взрослой стадии трематода *Opistorchis felineus* имеет широкий круг хозяев: многие виды рыбаобразных и всеядных млекопитающих, в т.ч. человек. В личиночной стадии описторх проявляет узкоспецифичность адаптации к определенным видам пресноводных моллюсков – битиний,

снова используется широкий круг хозяев, – рыб семейства карповых, включающий многие виды. И опять же, из большого числа хозяев одни виды могут быть облигатными, а другие факультативными хозяевами данного паразита. Можно даже сказать, что облигатные хозяева – это «излюбленные» хозяева паразита [7, 8]. Избирательность по отношению к хозяевам отмечается у многих паразитов. Например, лентец широкий (*Diphilobotrium latum*) лучше всего адаптирован к паразитированию у дефинитивного хозяина – человека, у которого он достигает больших размеров (до 20 м) и живет длительное время (4 – 25 лет). А паразитируя в организме небольших животных (например, лисиц), он не достигает крупных размеров, и срок жизни не превышает двух месяцев.

Некоторые паразиты развиваются в двух типах хозяев – дефинитивном и промежуточном. Например, у трематоды *Fasciola hepatica* дефинитивными хозяевами являются травоядные и всеядные млекопитающие (большое количество видов животных). Промежуточным хозяином является пресноводный моллюск – малый прудовик (*Limnaea truncatula*), всего один вид. Здесь, на личиночной стадии своего развития, паразит проявляет узкоспецифичность адаптации к своему хозяину – моллюску *Limnaea truncatula*. В данном случае, приспособленность к одному виду промежуточного хозяина не сужает ареал паразита, в связи с широким распространением моллюска *L. truncatula*. На половозрелой стадии гельминт использует в качестве среды обитания большое количество видов животных, может поражать и человека.

Есть также паразиты, использующие для своего развития только одного (дефинитивного) хозяина, не нуждаясь в промежуточном. Например, как большинство круглых червей (гельминтов): аскариды, острицы, власоглавы и др. Но у этих паразитов (яйцекладущих) в жизненном цикле обязателен выход во внешнюю среду (на стадии яйца) для развития зародыша в аэробных условиях. В данном случае можно сказать, что это «моно-паразито-хозяинная система», которая функционирует, включая один вид паразита и один вид хозяина. Совершенно иной жизненный цикл у живородящих круглых червей: например, трихинелл, у которых весь цикл развития проходит в одном хозяине, не выходя во внешнюю среду. Интересно еще и то, что каждый хозяин последовательно является и дефинитивным и промежуточным хозяином, причем промежуточным он является более длительный период (локализация личинок в мышечной ткани хозяина). Несмотря на то, что полный цикл развития трихинелл проходит непосредственно в каждом хозяине, спектр патогенности этих нематод широк. В данном случае это уже не моно-, а поли-паразито-хозяинная система, т.к. спектр хозяев в ней составляют многие виды плотоядных и всеядных млекопитающих, в т.ч. и человек.

В связи с особенностями жизненного цикла черви-паразиты разделяются на биогельминтов и геогельминтов. Биогельминты развиваются с обязательным участием промежуточного хозяина, геогельминты не нуждаются в промежуточном хозяине, им для

при определенных условиях (влажность, температура) происходит созревание личинок в яйце.

Еще одна особенность эндопаразитизма – необыкновенная плодовитость паразитов

Это тоже одна из особенностей приспособленности паразитов, способ устойчивости в паразитарной системе. Попадая в организм хозяина (часто в небольшом количестве) паразит интенсивно размножается. У большинства одноклеточных паразитов (Protozoa) это и простое деление (как у амёб, жгутиконосцев), и множественное деление – шизогония (как у малярийного плазмодия, кокцидий). Многоклеточным паразитам (например, гельминтам) свойственен гермафродитизм (у плоских червей – трематод, цестод). В организме хозяина достаточно пребывания одного червя-гермафродита, чтобы обеспечить обсеменение окружающей среды многочисленным потомством (яйцами) паразита. Кроме того, трематодам в личиночной стадии свойственно партеногенетическое развитие, когда из одной личинки (редии) в процессе партеногенеза образуется большое количество личинок новой стадии. Таким образом, даже в личиночной стадии паразит «размножается», обеспечивая инвазию огромного количества хозяев.

Взаимодействующие организмы (паразит; хозяин) образуют систему взаимодействия – паразито-хозяинную систему (ПХС). Паразито-хозяинные системы бывают инфекционные и инвазионные. Инфекционная ПХС включает восприимчивый организм и паразита, которым в данном случае являются патогенные доклеточные (вирусы), доядерные (бактерии) и протисты. Чтобы вызвать заболевание, инфекционный агент должен обладать патогенностью и вирулентностью. Инфекционная ПХС изменчива во времени и в пространстве, т.к. оба ее компонента изменчивы и неоднородны. Так, например, известно, что бруцеллы, даже в пределах одного вида (*Br. abortus*) обладают разной вирулентностью. Также неоднородны по иммунному статусу и популяции хозяина (крупный рогатый скот). В связи с этим динамика ИПХС складывается следующим образом: эпизоотия → межэпизоотический период → эпизоотия. Таким образом, саморегуляция ИПХС основывается на постоянном взаимодействии составляющих ее компонентов. В момент эпизоотии популяция паразита значительно превосходит популяцию хозяина. Сочлены популяции хозяина с разной иммунной системой по-разному реагируют на внедрение чужеродного агента. В природных сообществах выживают самые сильные животные. А в случаях, где популяция хозяина формируется человеком – происходит изъятие из системы слабых животных. В результате под действием абиотических и биотических (антропогенных) факторов происходит уменьшение (и усиление) популяции хозяина. В дальнейшем в результате взаимодействия паразита с сильным хозяином происходит ослабление вирулентных свойств паразита. Наступает межэпизоотический период. Это период, когда популяция возбудителя переживает, персистирует в организме хозяина в латентной форме (характерно для инфекций, имеющих хроническую стадию заболевания) [9]. Для природно-очаговых инфекций характерно переживание возбудителя определенное время в организме факультативного хозяина. Выход из фазы резервации происходит при снижении резистентности популяции хозяина или при количественном увеличении восприимчивых животных. Особенно значительный скачок в сторону увеличения вирулентности возбудителя наблюдается при пополнении популяции хозяина неиммунными в отношении данного возбудителя-паразита животными. В данном случае

пассирования его через животное.

Взаимодействие популяции паразита с популяцией хозяина формирует приводит к его развитию или к затуханию. Однако на организменном уровне паразит сохраняется, что в дальнейшем может снова привести к расширению границ эпизоотического процесса. Процессы саморегуляции паразитарных систем рассматриваются в трудах В.Д. Белякова и соавторов [2, 3].

Похожая динамика эпизоотического процесса наблюдается и в инвазионной паразитарной системе, роль паразита в которой отводится одноклеточным эукариотам, входящим в подцарство Одноклеточные животные (Protozoa) (например, кокцидии, малярийный плазмодий и др.). Это сходство связано с тем, что у доядерных организмов (бактерий) и Protozoa период развития короткий, а интенсивность размножения высокая. В связи с чем, течению эпизоотического процесса свойственны подъемы и спады.

Таким образом, несмотря на многовековую борьбу человека с паразитарными болезнями, паразитозы и по настоящее время остаются мировой актуальной проблемой. Несмотря на то, что разработан огромный арсенал противопаразитарных препаратов, паразитические организмы быстро адаптируются к ним, совершенствуются в процессе эволюции. В результате выживают и оставляют потомство наиболее приспособленные особи. Поэтому противостояние двух компонентов паразитарных систем (ПС) – «паразита и хозяина» – продолжается, обеспечивая функционирование ПС, расширение (или сохранение) ее границ. Кроме того, паразиты часто приспосабливаются к новым «хозяевам», увеличивая тем самым и свой хозяйный состав и, соответственно, ареал своего существования.

### Литература:

1. Балашов Ю. С. Паразитизм и экологическая паразитология // Паразитология. 2011. Т. 45. №2. С. 81–93.
2. Беляков В.Д. Проблема саморегуляции паразитарных систем и механизм развития эпидемического процесса // Вестник АМН СССР. 1983. №5. С. 3–
3. Беляков В.Д., Голубев Д.Б., Камирский Г.Д. и др. Саморегуляция паразитарных систем. Л.: Медицина, 1987. 240 с.
4. Беэр С.А. Подходы к проблеме устойчивости паразитарных систем // Теоретические и прикладные проблемы гельминтологии. М.: ИНПА РАН, 1998. С. 97–107.
5. Биологический энциклопедический словарь // Гл. ред. М. С. Гиляров; Редкол.: А. А. Бабаев, Г. Г. Винберг, Г. А. Заварзин и др. 2-е изд., исправл. М.: Сов. Энциклопедия, 1986.
6. Большая советская энциклопедия. М.: Советская энциклопедия 1969—1978. 3-е изд. М., 2008. 672 с.
7. Горчакова Н.Г., Быков В.П., Усенков А.В. Функционирование открытых паразитарных систем на примере описторхоза. Н. Новгород: Издатель Ю.А. Николаев, 2003. –



8. Горчакова Н.Г. Эпизоотологический надзор при инфекционных и инвазионных болезнях на примере бруцеллеза и описторхоза (Функционирование паразитарных систем): Дис. ... д-ра биол. наук. Н. Новгород, 2003. 640 с.

9. Горчакова Н.Г., Соцнев В.В., Алиев А.А. Взаимоотношения «паразит-хозяин» в инфекционной паразитарной системе //Актуальные вопросы экологической безопасности сельского и лесного хозяйства: мат. научно-практич. конф. Н. Новгород 3-5 ноября 2003 г. Н. Новгород, 2004. С.300–

10. Добровольский А.А., Евланов И.А., Шульман С.С. Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющие их устойчивость // Экологическая паразитология. Петрозаводск: КНЦ РАН, 1994. С.5– 44.

11. Догель В.А. Общая паразитология, Л., 1962. 463 с.

12. Павловский Е.Н. Организм как среда обитания // Природа. 1934. №1. С. 80—91.

13. Павловский Е.Н. Природная очаговость трансмиссивных болезней в связи с ландшафтной эпидемиологией зооантропонозов. М.; Л., 1964. 211 с.

14. Скрыбин К.И. Симбиоз и паразитизм в природе. Петроград, 1923. 205 с.

## References:

1. Balashov Ju. S. Parazitizm i jekologicheskaja parazitologija // Parazitologija. 2011. Т. 45. №2. С. 81–93.

2. Beljakov V.D. Problema samoreguljacji parazitarnyh sistem i mehanizm razvitija jepidemicheskogo processa // Vestnik AMN SSSR. 1983. №5. С. 3–8.

3. Beljakov V.D., Golubev D.B., Kamirskij G.D. i dr. Samoreguljacija parazitarnyh sistem. L.: Medicina, 1987. 240 s.

4. Bejer S.A. Podhody k probleme ustojchivosti parazitarnyh sistem // Teoreticheskie i prikladnye problemy gel'mintologii. М.: INPA RAN, 1998. С. 97–107.

5. Biologicheskij jenciklopedicheskij slovar' // Gl. red. M. S. Giljarov; Redkol.: A. A. Babaev, G. G. Vinberg, G. A. Zavarzin i dr. 2-e izd., ispravl. М.: Sov. Jenciklopedija, 1986.

6. Bol'shaja sovetskaja jenciklopedija. М.: Sovetskaja jenciklopedija 1969—1978. 3-e izd. М., 2008. 672 s.

7. Gorchakova N.G., Bykov V.P., Usenkov A.V. Funkcionirovanie otkrytyh parazitarnyh sistem na primere opistorhoza. N. Novgorod: Izdatel' Ju.A. Nikolaev, 2003. – 174 s.

8. Gorchakova N.G. Jepizootologicheskij nadzor pri infekcionnyh i invazionnyh boleznyah na primere brucelleza i opistorhoza (Funkcionirovanie parazitarnyh sistem): Dis. ... d-ra biol. nauk. N. Novgorod, 2003. 640 с.

9. Gorchakova N.G., Sochnev V.V., Aliev A.A. Vzaimootnoshenija «parazit-hozjain» v infekcionnoj parazitarnoj sisteme //Aktual'nye voprosy jekologicheskoi bezopasnosti sel'skogo i lesnogo hozjajstva: mat. nauchno-praktich. konf. N. Novgorod 3-5 nojabrja 2003 g. N. Novgorod, 2004. С.300–

10. Dobrovol'skij A.A., Evlanov I.A., Shul'man S.S. Parazitarnye sistemy: analiz struktury i strategii, opredel'ajushhie ih ustojchivost' // Jekologicheskaja parazitologija. Petrozavodsk: KNC RAN, 1994. S.5– 44.
11. Dogel' V.A. Obshhaja parazitologija, L., 1962. 463 s.
12. Pavlovskij E.N. Organizm kak sreda obitanija // Priroda. 1934. №1. S. 80—91.
13. Pavlovskij E.N. Prirodnaja ochagovost' transmissivnyh boleznej v svjazi s landshaftnoj jepidemiologiej zooantroponozov. M.; L., 1964. 211 s.
14. Skrjabin K.I. Simbioz i parazitizm v prirode. Petrog