

ISSN 0367-0597

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

# ЭКОЛОГИЯ

5

СЕНТЯБРЬ—ОКТЯБРЬ

1991

«Наука»



УДК 594.32:591.67

## АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СТРУКТУР БИТИНИИД В ОЧАГАХ ОПИСТОРХОЗА СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

*Д. Н. Пономарев, И. М. Хохуткин*

В очагах описторхоза на востоке Свердловской области в водоемах бассейна р. Тобол в 1987—1988 гг. произведены выборки из популяций *Codiella troscheli* (252 экз.) и *Bithynia tentaculata* (123 экз.). Методами факторного и многомерного дисперсионного анализа оценена размерно-возрастная структура популяций. Сделан вывод о том, что различия этой структуры у одного и того же вида в разных водоемах связаны в значительной степени с хронографическими колебаниями гидрорежима. Высказывается предположение о том, что репродуктивная группа популяций промежуточных хозяев является важнейшим звеном, благодаря которому функционирует вся система «гельминт — промежуточные — дополнительные — дефинитивные хозяева».

Проблема одного из наиболее тяжелых паразитарных заболеваний человека — описторхоза — является важной социально-экономической проблемой в Западно-Сибирском регионе, так как здесь расположена Обь-Иртышская гиперэндемичная территория. Большая часть Обь-Иртышского очага относится к антропическому типу, сформированному на основе природных очагов (Сидоров, 1983). Есть все основания полагать, что в восточной части Свердловской области существуют самостоятельные очаги заболевания (Пономарев, 1974). Сложность цикла передачи описторхоза и региональная специфика функционирования очагов требуют дальнейших многоплановых исследований.

Сейчас можно считать доказанным, что промежуточными хозяевами *Opistorchis felineus* (Riv.) в Западной Сибири и Казахстане являются *Codiella troscheli* (Paasch) и *C. inflata* (Hans.). Возможное отнесение к таковым *Bithynia tentaculata* (L.) (Федоров, 1979) недостаточно подтверждено. Цель настоящей работы — анализ изменчивости популяций двух видов битиниид — *B. tentaculata* и *C. troscheli* — из водоемов восточной части Свердловской области. Одновременно дан краткий обзор работ по биологии и экологии данной группы моллюсков, играющих важную роль в функционировании очагов описторхоза.

Подробные данные о характере местообитаний из районов сбора материала приведены в табл. 1. Все обследованные водоемы относятся к бассейну р. Тобол — притоку Иртыша. Материал собирали сачком, отчасти — вручную, как с берега, так и с лодки, особенно в случаях осеннего паводка с целью исследования русловой и постоянной частей водоемов, на глубине до 2,5 м. Численность учитывали как на промеренных площадках ( $1 \text{ м}^2$ ), при чистом дне и хорошей видимости, так и с учетом площади сачка. Моллюски располагались на грунте и на растительности, а также в слое ила и детрита. В табл. 1 показана средняя плотность для нескольких площадок. В выборке 4 приведена плотность обоих видов; *C. troscheli* составляет 1/3 часть. Кроме битиниид, в исследованных местообитаниях встречено в общей сложности еще 4

вида двустворчатых и 18 видов брюхоногих моллюсков с преобладанием в отдельных биотопах шаровок, живородок и прудовиков. Превалируют широкораспространенные виды, характерные для Иртышской провинции Европейско-Сибирской подобласти Палеарктики. Промеры раковин производили по стандартной схеме штангенциркулем с нониусом 0,05 мм; число осевых ребер и оборотов раковины подсчитывали под ручной лупой ( $7\times$ ). Вычисления производили на ЭВМ СМ-3 по программам факторного и многомерного дисперсионного анализа (FACA, MANOVA) в ВЦ Института экологии растений и животных УрО АН СССР<sup>1</sup>.

Таблица 1  
Характеристика материала и местообитаний популяций  
*Codiella troscheli* и *Bithynia tentaculata*

№ выборки	Район и пункт сбора	Кол-во животных в выборке, экз.	Плотность, экз./м <sup>2</sup>	Биотоп
1	Гаринский р-н, пос. Усть-Лозьва, 28.07.88 г.	60	15 *	Старица р. Туры. Заиленный глинистый грунт. Растительность: осока телорез
2	Тавдинский р-н, с. Белоярка, 15.07.88 г.	41	0,5 *	Старица р. Тавды. Сильно заиленный грунт. Элодея, рдест
3	Туринский р-н, с. Дубровино, 20.08.88 г.	49	8,5 *	Старица р. Туры. Грунт песчаный с мощным слоем детрита. «Ковер» растительности над дном: элодея, стрелолист; прибрежные заросли осоки и рогоза. Вместе с данным видом обитает <i>B. tentaculata</i> (58 экз., 7,2 экз./м <sup>2</sup> )
4	Артемовский р-н, пос. Сосновый бор, 20.08.87 г.	102	52,8 **	Проточная пруд на р. Ирбит, притоке р. Ницы. Песчаный и мелкогалечный грунт с наилком, местами с мощным слоем детрита. На отдельных участках заросли осоки, рогоз, элодея, урут, ряска. Вместе с данным видом обитает <i>B. tentaculata</i> , 66 экз.

\* *C. troscheli*.

\*\* Оба вида.

**Краткая характеристика экологии битиниид.** Имеются довольно подробные данные по характеристике условий обитания битиниид как в европейских, так и в азиатских водоемах СССР. Однако, как правило, эти данные относятся ко всем видам битиниид, обитающих в конкретном водоеме, что затрудняет проведение грани между требованиями того или иного из них к определенным факторам среды. В целом для битиниид характерна эвригалинность, но *B. tentaculata* чаще встречается в проточной воде. При равных гидрохимических характеристиках наибольшее число битиниид встречается на мелководных участках с илистым и богатым органикой грунтом. Подчеркивается влияние на их распределение основного комплекса факторов: растительности, глубины, содержания кислорода, сероводорода, нитритов, железа и кислотности почв (Горячев, 1952; Мирошниченко, 1954; Мясоедов, Никонов, 1964; Сосипатров, 1967; Заболоцкий, Пирогов, 1968;

<sup>1</sup> Авторы признательны О. А. Жигальскому и Л. М. Рождественской за консультации по математическим программам и выполнение расчетов.

Беэр, 1968, 1985; Шустов, 1975; Беэр и др., 1976; Сидоров, 1983). Битинииды способны переносить значительные колебания абиотических факторов (Виноградов, 1952; Лисицкая, 1957; Сидоров, 1983). Эта способность связана как с организменными реакциями отдельных животных, так и с реакцией популяционных структур. Так, у *B. tentaculata* отмечены значительные колебания жизненного цикла. Даже в близких популяциях он может составлять от одного до четырех лет и сильно зависит от температуры воды. Размерно-возрастная структура популяций этого вида в первую очередь связана с температурным режимом, характеристикой донного осадка и скоростью течения. Гидрохимия играет существенную роль в вариации высоты раковины взрослых особей, однако не влияет на возраст полового созревания. Нарушения возрастной структуры объясняются колебаниями пополнения молодью, связанными с периодическими аномалиями термического и гидрологического режимов (Young, 1975; Dussart, 1979).

Для того чтобы провести адекватно анализ материала из разных водоемов, нужно оперировать сравнимыми группами животных. У многолетних животных важно сравнивать между собой одинаковые возрастные группы. Однако определение возраста моллюсков связано со значительными трудностями. Конкретно для битиниид предложен признак «количество годовых колец на раковине», иначе — валиков, точнее — осевых ребер (Беэр и др., 1969). Авторы считают данный признак достаточно надежным для определения возраста битиниид. Если учесть, что после выхода из яйца также образуется ребро, отделяющее эмбриональные обороты от дефинитивных, и не принимать его во внимание, то последующие кольца можно было бы считать за годовые метки. Однако обычно эти кольца видны не так четко, как у отдельных экземпляров на фотографии в цитированной работе, зачастую вообще стерты. Мало помогает и анализ «годовых колец» на крышечке раковины. Как совершенно справедливо подчеркивается в работе Я. И. Старобогатова (1977), «годовые кольца» свидетельствуют лишь об остановке роста раковины, а остановка может быть не только во время зимовки, но и по другим причинам. При общей плохой видимости колец невозможно отличить друг от друга образовавшиеся в силу разных причин. Обзор литературных данных показывает, что для строгой оценки возраста применяются специальные методы, фактически трудно выполнимые вне лабораторных условий. Для решения многих экологических задач достаточно анализа размерно-возрастных группировок.

**Анализ популяционных структур битиниид.** В популяционной генетике существует понятие «численность репродуктивной группы (breeding size)» — число особей, являющихся фактическими предшественниками следующего поколения, т. е. особи, фактически вносящие вклад в генетический состав следующего поколения (Ли, 1978). В определенных случаях их количество с достаточной степенью точности определено в лабораторных опытах с использованием природного материала (Хохуткин, 1984). В других случаях дается характеристика более обширной группы особей — отложившей яйца. Из части этих яиц молодь, однако, не вылупляется. Показано, что она составляет не более 11% от числа животных, отложивших яйца. Эта доля вдвое меньше ошибки, с которой определяется численность репродуктивной группы. Поэтому в тех случаях, когда нет точной оценки размеров репродуктивной группы, за последнюю, с указанной погрешностью, можно принять всех животных, отложивших яйца. Задача облегчается тем, что животные со стерильными яйцами, как правило, имеют наименьшие размеры в рассматриваемой группе. Последнее можно выявить при графическом представлении материала.

Средние размеры репродуктивной группы *B. tentaculata* из одного озера в штате Нью-Йорк (США), где велись многолетние исследования (Mattice, 1972), составляют 9,5 мм по высоте раковины. За неимением других сведений по этому вопросу, примем их в нашем случае за средние размеры репродуктивной группы. Предварительный графический анализ нашего материала на примере выборки из Тавдинского района (40 экз.) показывает определенную компактность группировки от 8 до 11 мм по высоте раковины; мода приходится на размер 10 мм. Анализ по ширине раковины дает аналогичные результаты. Средний возраст животных репродуктивной группы из американской популяции — 17—18 мес.; расчет показывает, что наиболее старые животные могут достигать 5—6-летнего возраста. У ряда видов битиниид отмечен половой диморфизм в пропорциях раковины — у самок она относительно более низкая и широкая по сравнению с самцами. У *B. tentaculata* половой диморфизм по морфологическим признакам отсутствует, а *C. troscheli*, как выяснено (Логачев, Серебренникова, 1969), является протерандрическим гермафродитом. Поэтому анализ размеров животных производился как однородной группы. Минимальные размеры животных репродуктивной группы второго вида, выявленные графически, составляют по высоте раковины 7 мм.

Таблица 2  
Значения коэффициентов корреляции ( $r$ ) между парами признаков  
двух видов

При- знаки	<i>Bithynia tentaculata</i>					<i>Codiella troscheli</i>				
	Шр	By	Шу	P	$n_{об}$	Шр	By	Шу	P	$n_{об}$
Вр	0,87	0,90	0,76	0,77	0,63	0,75	0,65	0,69	0,55	0,69
	0,90	0,93	0,90	0,71	0,77	0,90	0,79	0,82	0,73	0,81
Шр	—	0,87	0,81	0,77	0,45	—	0,70	0,66	0,61	0,68
	—	0,93	0,88	0,62	0,69	—	0,72	0,80	0,68	0,86
By	—	—	0,72	0,71	0,60	—	—	0,68	0,54	0,51
	—	—	0,90	0,79	0,77	—	—	0,80	0,69	0,58
Шу	—	—	—	—	—	—	—	—	0,52	0,47
	—	—	—	0,73	0,74	—	—	—	0,61	0,58
Р	—	—	—	—	0,65	—	—	—	—	0,51
	—	—	—	—	0,65	—	—	—	—	0,67

Примечание: 1 — все размерно-возрастные группы; 2 — репродуктивная часть выборки; Вр, Шр, By, Шу, Р,  $n_{об}$  — соответственно высота и ширина раковины, высота и ширина устья, количество осевых ребер и оборотов раковины.

При расчетах сначала анализировалась вся размерно-возрастная структура выборки, затем — только репродуктивная группа животных. В различных выборках рассматривалось разное число признаков — от двух до шести. Суть преобразований исходной информации по программе FACA заключается в следующем. Первоначально мы имеем систему координат исходных признаков, одновременный анализ которых (при трех и более) затруднен. Применив факторный анализ, уменьшаем пространство признаков до одной-двух переменных, теряя при этом в среднем 15,5% исходной информации, что удовлетворяет поставленным целям анализа.

Статистически достоверно отличающиеся от нуля значения коэффициентов корреляции ( $r$ ) для изученных признаков приведены в табл. 2. Так как коэффициенты несущественно различались в разных выборках, они были объединены. Корреляция между признаками считалась тесной при  $r \geq 0,70$ . У всех возрастных групп *B. tentaculata* пары признаков имели  $r \geq 0,70$ , за исключением двух пар «ширина раковины — количество ребер» и «количество оборотов» и двух последних между собой. В репродуктивной группе  $r \geq 0,70$  лишь при сравнении

пар всех признаков с количеством оборотов. У *C. troscheli* при анализе первого варианта  $r \geq 0,70$  в случае связи высоты раковины со всеми остальными признаками; то же относится и к ширине раковины, за исключением связи с количеством ребер и пары «высота устья — ширина устья»; в остальных случаях величина  $r$  меньше обусловленной.

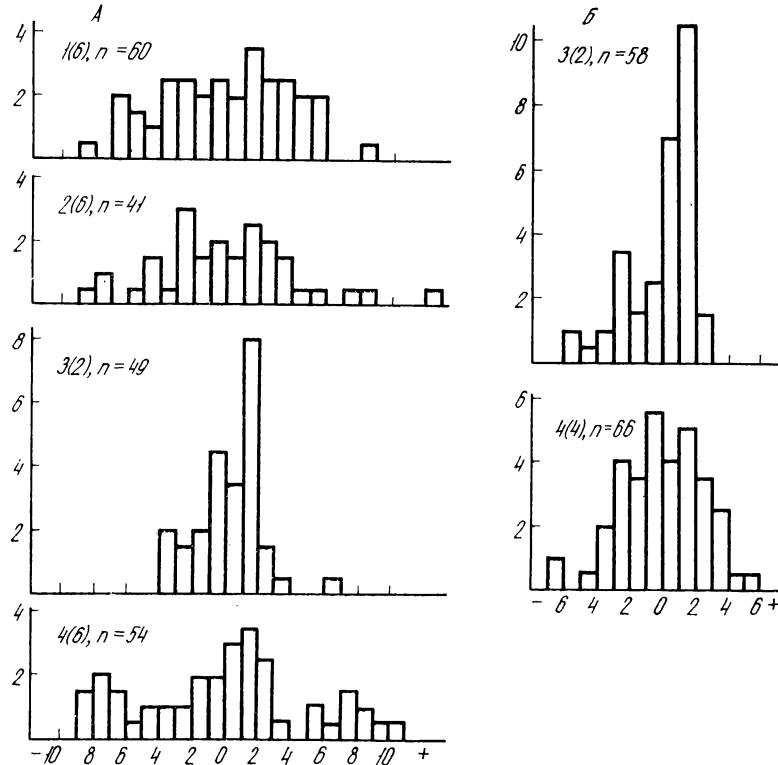
При рассмотрении репродуктивной части выборки лишь в парах «высота — ширина раковины» и «ширина раковины — высота устья»  $r \geq 0,70$ ; во всех других случаях отмечена средняя связь между признаками при  $r \geq 0,50$ , за одним исключением, где связь низка. У первого вида наиболее высокие значения  $r \geq 0,80$  отмечены при связях между собой большинства пластических признаков, особенно при рассмотрении выборки в целом. При связях пластических и меристических признаков значения  $r$  ниже — от 0,70 до 0,79. Высокие значения  $r$  у второго вида отмечены при связях некоторых пар признаков как внутри обеих групп, так и между ними при рассмотрении выборки в целом. В репродуктивной группе высоких значений  $r$  не отмечено.

Программа FACA позволяет также графически анализировать в пространстве одной или двух факторных осей расположение линейных комбинаций исходных признаков; группы признаков при этом формируются по принципу имманентной близости, что наиболее адекватно позволяет судить о биологических связях между ними. Иными словами, как показывает предварительный анализ, признаки, наиболее тесно коррелированные, располагаются относительно более компактными группами. По этой же программе оценивается вклад в изменчивость по каждой факторной (=канонической) оси каждого из исходных признаков. В первую каноническую ось, включающую 72,5% всей изменчивости, основной вклад вносят высота и ширина раковины; вторая ось включает 21,5% информации об изменчивости. Совершенно очевидно, что формирующие ее признаки менее информативны; к ним относятся количество ребер и оборотов. На матрице факторов соответствующие значения равны 0,90 для первых двух признаков, 0,83 — для высоты и ширины устья и 0,62 — для последних двух. Настоящие значения приведены для первой канонической оси. Два первых признака, рассмотренные отдельно, также дают самые высокие значения вклада. Здесь приведена одновременная оценка результатов как всей выборки, так и ее репродуктивной части; картина в каждом из этих случаев принципиально одна и та же.

Программа предусматривает распечатку координат объектов в факторном пространстве. В нашем случае под объектом понимаются признаки конкретного животного выборки. Дальнейший анализ размерно-возрастной структуры удобно вести, построив гистограмму распределения особей во вновь полученном факторном пространстве, сформированном из многомерного пространства исходных признаков (см. рисунок). При этом по оси абсцисс откладываются координаты объекта в факторном пространстве, по оси ординат — частота встреч объектов определенного класса. Следует оговориться, что в каждой выборке расположение объектов учитывается относительно своей факторной оси. Так как гистограммы строились или по одной оси, или, если их было две, по первой и, следовательно, включали в себя основным компонентом оценку изменчивости первых двух пластических признаков, то полученное распределение можно интерпретировать как взаимосвязанную изменчивость размерных показателей, в первую очередь высоты и ширины раковины. Поскольку, в свою очередь, размеры раковины увеличиваются с возрастом, то полученную структуру распределения особей мы интерпретируем как размерно-возрастную. Распределение в факторном пространстве в принципе не отличается от такого по любому из исходных признаков, но содержит значительно

большую информацию, учитывая взаимодействие признаков в тех или иных классах факторного пространства. Как уже указывалось, все эти операции формируют группы животных, имеющих наименее близкие по значениям  $r$  признаки, что дает довольно точную оценку морфологической системы выборки.

На рисунке представлены выборки с наибольшим количеством материала. В гаринской выборке, где преобладают животные более



Размерно-возрастная структура *Codiella troscheli* (A) и *Bithynia tentaculata* (B):

1, 2, 3, 4 — номера выборок в соответствии с табл. 1 (в скобках — количество проанализированных признаков),  $n$  — количество материала. По оси абсцисс — отклонения координат каждого объекта (=признаков особей) от нуля в факторном пространстве, по оси ординат — частота встреч обьектов определенного класса.

крупного размера, распределение особей в пространстве шести признаков довольно однородно, с небольшим пиком в более старших возрастных группах. Распределение животных в выборке из Тавдинского района имеет два пика, приходящиеся на более молодых и более взрослых животных; в выборке из Туриńskiego района большинство животных относится к репродуктивной группе, образуя довольно компактное единство с высоким пиком. И наконец, выборка из Артемовского района, характеризующаяся разнообразием животных разных возрастных групп, имеет явно выраженную многовершинность. Выборка второго вида из Туринского района также довольно компактна и имеет значительный пик среди более старших животных и более низкий среди молодых. Распределение животных в выборке из Артемовского района более слажено, но и там прослеживается как минимум две группы — молодых и взрослых особей.

Затем была изучена популяционная изменчивость обоих видов методом однофакторного дисперсионного анализа (MANOVA). Репродуктивная группа гаринской популяции *C. troscheli* по расстоянию Махалонобиса ( $D$ ) наиболее отстоит от таковых популяций из Тавдинско-

го и Артемовского районов; расхождения между последними несущественны (соответствующие значения  $D$  — от 2,64 до 4,32). Все выборки данного вида существенно отдалены (от 2,85 до 3,49) от выборки *B. tentaculata* из Артемовского района. Максимальные значения высоты раковины у *C. troscheli* составили: в Артемовском районе — 9,30 мм, в Тавдинском — от 8,15 до 9,30 мм, в Гаринском — 11,8 мм; у *B. tentaculata* в Артемовском районе — 13,4 мм, в Туринском — 11,4 мм.

Исследованные водоемы восточной части Свердловской области довольно однообразны по лимнологическим характеристикам. Изучение изменчивости вида — передатчика олистохоза и близкого ему вида показало, что эти виды битиниид — эвриойкийные формы, переносящие широкие колебания различных факторов среды. Вместе с тем в ряде случаев наблюдается и определенная ограниченность выбора тех или иных средовых характеристик, что полностью соответствует литературным данным. Нами проанализирована размерно-возрастная структура популяций *B. tentaculata* и *C. troscheli*. При этом особое внимание удалено изучению репродуктивных групп, так как есть основания полагать, что они являются основным звеном, стабилизирующими состояние всей популяционной системы.

Установлена тесная корреляция между парами практически всех пластических признаков при рассмотрении выборки в целом у *B. tentaculata*; у *C. troscheli* тесная связь выявлена между парами разных признаков с высотой и шириной раковины. При анализе репродуктивных групп у первого вида наблюдается тесная связь между всеми парами признаков, за исключением пар с признаком «количество оборотов». У второго вида в данной группе животных тесная связь отмечена лишь в парах «высота—ширина раковины», а также последнего признака и высоты устья. Основной вклад в изменчивость (более 70%) по первой канонической оси вносят признаки высоты и ширины раковины. Размерно-возрастная структура анализируемых выборок каждого вида из разных водоемов довольно сильно различается; в большей мере эти различия связаны с хронографическими, отчасти с сезонными, колебаниями, чем с характером биотопа.

Проведенный факторный анализ репродуктивных групп популяций показывает большую или меньшую степень их «компактности», что несомненно отражает различия возрастов и связанных с ними размеров животных. Многомерный дисперсионный анализ репродуктивных групп исследуемых видов позволяет заключить, что у *B. tentaculata* они отличаются от аналогичных в популяциях второго вида. Иными словами, размеры животных репродуктивных групп первого вида крупнее. Этот вывод согласуется с данными других авторов (Беэр, Макеева, 1973) и свидетельствует о более крупных размерах *B. tentaculata* по сравнению с другими видами битиниид из восточных районов ареала. Выявленные различия по репродуктивным группам популяций *C. troscheli* из разных водоемов требуют дальнейших исследований; не исключено также, что это — проявление хронографической изменчивости.

В чисто практическом плане можно рекомендовать при сборе и экспресс-обработке материала в полевых условиях измерять лишь один параметр — высоту раковины. Это — наиболее легко и быстро измеряемый признак; характеристика размерно-возрастной структуры по этому показателю вполне адекватно отражает действительность. Дальнейшие исследования, по-видимому, могут быть направлены на доказательство гипотезы о том, что репродуктивная группа популяции промежуточных хозяев является важнейшим звеном, благодаря которому функционирует вся система «гельминт—промежуточные—дополнительные—дефинитивные хозяева».

## ЛИТЕРАТУРА

- Беэр С. А. Генезис и структура ареала описторхоза. Сообщение II. Структура ареала *Bithynia leachi* (Shepp.) и факторы, ее обуславливающие. — Мед. паразитол. и паразитар. болезни, 1968, 52, № 6, с. 677—686.
- Беэр С. А. Описторхоз. — В кн.: Гельминтозы человека (эпидемиология и борьба). М., 1985, с. 102—119.
- Беэр С. А., Королева В. М., Лившиц А. В. Определение возраста *Bithynia leachi* (Mollusca, Gastropoda). — Зоол. журнал, 1969, 48, № 9, с. 1401—1404.
- Беэр С. А., Лившиц А. В., Маслова Л. К., Завойкин В. Д. Локальность распространения и экология *Bithynia inflata* на севере Томской области. Сообщение I. Влияние абиотических факторов на распространение битиний. — Мед. паразитол. и паразитар. болезни, 1976, 45, № 1, с. 74—81.
- Беэр С. А., Макеева В. М. Положение в системе и изменчивость битиний (Gastropoda) Западной Сибири. — Зоол. журнал, 1973, 52, № 5, с. 668—675.
- Виноградов Л. И. К биологии моллюска *Bithynia leachi* (Sheppard, 1823). — Зоол. журнал, 1962, 41, № 3, с. 464—465.
- Горячев П. П. Некоторые вопросы биологии промежуточного хозяина *Opistorchis felineus* моллюска *Bithynia leachi*. — Труды Омского мед. ин-та, 1952, № 18, с. 147—157.
- Заболоцкий В. И., Пирогов В. В. Биология *Bithynia leachi* Shep. и структура описторхозного очага в Астраханской области. — Паразитология, 1968, 2, вып. 6, с. 509—513.
- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. — М.: Мир, 1978. — 555 с.
- Лисицкая Л. С. Некоторые вопросы биологии промежуточного хозяина *Opistorchis felineus* моллюска *Bithynia leachi*. — Труды отчетной научной конф. Ростовского-на-Дону мед. ин-та за 1956 г., с. 833—835.
- Логачев Е. Д., Серебренникова Н. Г. О развитии половых клеток у битиний. — В кн.: Вопросы малакологии Сибири. Мат-лы межвузовской научно-методической конф. по изучению пресноводных моллюсков Сибири. Томск, 1969, с. 24—26.
- Мирошниченко М. П. Битинии Западной Сибири (исследование экологии моллюсков в связи с ролью в распространении описторхоза). — Автореф. дис.... канд. биол. наук. Томск, 1954. — 22 с.
- Мясоедов В. С., Никонов С. П. Биоценозы моллюска Битиния Лица в водоемах Тюменской области. — Мат-лы научной конф. по медицинской паразитологии. Тюмень, 1964, с. 99—103.
- Пономарев Д. Н. Нозогеография краевой инфекционной и паразитарной патологии Среднего Урала. — Свердловск: Средне-Уральское кн. изд-во, 1974. — 111 с.
- Сидоров Е. Г. Природная очаговость описторхоза. — Алма-Ата: Наука, 1983. — 240 с.
- Сосипатров Г. В. Некоторые наблюдения по биологии и экологии пресноводных моллюсков — промежуточных хозяев *Echinochasmus perfoliatus* (*B. leachi*). — Тематический сборник работ по гельминтологии сельскохозяйственных животных. М., 1967, т. 13, с. 127.
- Старобогатов Я. И. Класс брюхоногие моллюски Gastropoda. — В кн.: Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. Л., 1977, с. 151—174.
- Федоров К. П. Экология описторхид Новосибирской области. — В кн.: Экология и морфология гельминтов Западной Сибири. Новосибирск, 1979, вып. 38, с. 5—55.
- Хохуткин И. М. Организация и изменчивость полиморфной структуры видов наземных моллюсков. — Журнал общ. биол., 1984, № 5, с. 615—623.
- Шустов А. И. Особенности биологии моллюсков *Bithynia leachi* (Shep.) в водоемах Центрального Казахстана. — В кн.: Гельминты птиц и рыб Казахстана и их промежуточные хозяева. Алма-Ата: [Ин-т зоол. АН КазССР, Рукопись деп. в ВИНТИЙ, № 3131—75 Деп.], 1975, с. 131—141.
- Dussart G. B. J. Life cycles and distribution of the aquatic gastropod molluscs *Bithynia tentaculata* (L.), *Gyraulus albus* (Müller), *Planorbis planorbis* (L.) and *Lymnaea peregra* (Müller) in relation to water chemistry. — Hydrobiologia, 1979, 67, N 3, p. 223—239.
- Mattice J. S. Production of a natural population of *Bithynia tentaculata* L. (Gastropoda, Mollusca). — Ekol. pol., 1972, 20, N 39, s. 525—539.
- Young V. R. The life cycles of six species of fresh water molluscs in Worcester Birmingham Canal. — Proc. Malac. Soc. London, 1975, 41, N 6, p. 533—548.