

**Міністерство освіти і науки України
Житомирський державний університет імені Івана Франка**

О. В. Павлюченко

**ASPIDOGASTER CONCHICOLA BAER, 1827
– ПАРАЗИТ ПЕРЛІВНИЦЕВИХ
(MOLLUSCA, BIVALVIA, UNIONIDAE)
УКРАЇНИ**

Житомир
Вид-во ЖДУ ім. І. Франка
2018

УДК 594.141:595.12:591.69

П 12

*Рекомендовано до друку рішенням вченої ради Житомирського державного університету імені Івана Франка
(протокол № від 2018 р.)*

Р е ц е н з е н т и:

Стадниченко А. П. – доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи Житомирського державного університету імені Івана Франка.

Поліщук Н. М. – кандидат педагогічних наук, старший викладач кафедри методики викладання навчальних предметів КЗ «Житомирського обласного інституту післядипломної педагогічної освіти» Житомирської обласної ради.

Пінкіна Т. В. – кандидат біологічних наук, доцент кафедри біоресурсів, аквакультури та природничих наук Житомирського національного агроекологічного університету.

Павлюченко О. В.

П 12 *Aspidogaster conchicola* Baer, 1827 – паразит перлівницевих (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) України: Моногр. – Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2018. – 124 с.

В монографії узагальнено результати багаторічних досліджень автора щодо особливостей паразитування гельмінта *Aspidogaster conchicola* у перлівницевих України.

Для зоологів, паразитологів, викладачів і студентів природничих факультетів вищих навчальних закладів, учителів біології.

УДК 594.141:595.12:591.69

© Павлюченко О. В., 2018

ЗМІСТ

Передмова.....	4
Розділ 1. Історія вивчення проблеми.....	6
Розділ 2. Матеріал та методика дослідження	22
Розділ 3. Аспідогастреї України: видовий склад, морфологія, хазяї.....	29
Розділ 4. Еколого-паразитологічна характеристика біологічної системи “ <i>Unionidae – Aspidogaster conchicola</i> ”	48
4.1. Видовий склад хазяїв і поширення <i>Aspidogaster conchicola</i>	49
4.2. Залежність екстенсивності і інтенсивності інвазії перлівницевих аспідогастреями від чинників середовища.....	60
4.3. Сезонна динаміка зараження перлівницевих гельмінтом <i>Aspidogaster conchicola</i>	66
Розділ 5. Вплив паразитування <i>Aspidogaster conchicola</i> на деякі морфометричні, морфологічні і фізіологічні характеристики перлівницевих.....	69
5.1. Локалізація <i>Aspidogaster conchicola</i> в організмі перлівницевих.....	70
5.2. Залежність основних морфометричних індексів від наявності <i>Aspidogaster conchicola</i>	72
5.3. Гістологічні зміни у будові перикарду молюсків під впливом <i>Aspidogaster conchicola</i>	75
5.4. Вплив <i>Aspidogaster conchicola</i> на ритм серцевих скорочень.....	84
Перелік умовних скорочень.....	87
Список використаних джерел.....	88
Додатки.....	114

ПЕРЕДМОВА

Перлівницеві (*Unionidae*) широко розповсюджені у водоймах України тварини, котрі відіграють значну роль у водних екосистемах. Завдяки високим фільтраційним властивостям вони беруть участь у процесах очищення природних вод від завислих у них часточок мінерального і органічного походження. Ці молюски адсорбують із навколишнього середовища різні хімічні сполуки, зокрема, йони важких металів, пестициди, мікроелементи, радіонукліди і накопичують їх у своєму тілі. Так, ^{90}Sr концентрується переважно у черепашці, особливо у її ростучих краях, ^{137}Cs – у зябрах, мантиї, нозі (Стадниченко та ін., 2002а; Киричук, 2003; Киричук, Стадниченко, 2004). Цим зумовлюється значення досліджуваних гідробіонтів як показників рівня забруднення водного середовища цими полютантами. Крім того, накопичуючи радіонукліди у своєму організмі, вони виключають їх із загального колообігу речовин у природі, сприяючи тим самим депонуванню їх у донних відкладеннях, оскільки черепашки відмерлих молюсків зберігаються, не розкладаючись, аж понад 20 років (Лукашов, 2001; Стадниченко та ін., 2002б; Stadnychenko et al., 2002а, 2002b). Перлівницеві є важливою складовою кормового раціону низки видів молюскоїдних риб, беручи тим самим участь у міграції хімічних елементів по трофічних рівнях. Водночас молюски родини *Unionidae* є проміжними хазяями деяких видів плоских червів, зокрема, трематод, марити яких паразитують у різних хребетних тварин, викликаючи захворювання їх на часом досить небезпечні гельмінтози (Маркевич, 1950; Гаєвська, 2004).

В останні десятиріччя в Україні відбувається прогресуюче зменшення абсолютної кількості популяцій перлівницевих, зниження чисельності і щільності їх населення, зменшення розмірів особин, що є наслідком зростаючого антропогенного пресінгу на гідробіонтів (Мельниченко, Янович, 2000; Васільєва та ін., 2014; Гарлінська та ін., 2014; Ермошина и др., 2014). Забруднення багатьох водойм неочищеними або недостатньо очищеними скидами призводить до погіршення їх екологічних умов. Це спричинює різні зрушення фізіологічного стану молюсків, які переважно призводять до зниження їхньої життєздатності і елімінації із складу популяції (Stadnychenko et al., 2003; Уваєва, Павлюченко, 2005б). Однак не виключено, що збідненню фауни перлівницевих сприяють у деякій мірі і такі біотичні чинники як паразити. Адже перлівницеві часто є хазяями різних *Plathelminthes*, у тому числі і представників родини *Aspidogastridae*. На теперішній час біологічна система “*Unionidae* – *Aspidogastridae*” України досліджена недостатньо.

У наш час дедалі більша увага приділяється різним методам біологічної індикації навколишнього середовища. Молюски родини *Unionidae* є досить перспективною групою у системі біологічного моніторингу (Киричук, Янович, 2003; Stadnychenko et al., 2002a). Проте наявність паразитів, особливо за високої екстенсивності і інтенсивності інвазії, може суттєво впливати на значення тест-функцій тварин і, відповідно, призводити до спотворення результатів екологічних досліджень.

Все вищезгадане свідчить про актуальність дослідження молюсків родини *Unionidae* як хазяїв *Aspidogastriidae*. Всебічне вивчення особливостей паразитування у них цих паразитів дозволить з'ясувати можливий вплив їх на чисельність і щільність популяцій перлівницевиx в Україні.

Частину роботи виконано у межах держбюджетної комплексної теми "Прісноводні молюски у системі біологічного моніторингу" (№ державної реєстрації – 0103U000134) на кафедрі зоології Житомирського державного університету імені Івана Франка.

Автор надзвичайно вдячний своєму науковому керівникові доктору біологічних наук професору Агнесі Полікарпівні Стадниченко за всебічну допомогу у роботі. За надання цінних порад, консультацій і зауважень, за методичну допомогу у роботі дякую Т. О. Тимофєєвій (ЗІН РАН, Санкт-Петербург), М. Г. Мартиновій (Інститут цитології РАН, Санкт-Петербург), В. В. Корнюшину, Н. В. Родіоновій, Е. М. Король (ІЗШК, Київ), О. В. Гарбару, Т. В. Єрмошиній, Г. Є. Киричук, Р. К. Мельниченко, О. І. Уваєвій, А. М. Янович (Житомирський державний університет імені Івана Франка).

РОЗДІЛ І

ІСТОРІЯ ВИВЧЕННЯ ПРОБЛЕМИ

Аспідогастри (*Aspidogastrea*) – досить своєрідна група паразитичних плоских червів. Їх вивчення започаткував російський академік К. М. Бер, який описав *Aspidogaster conchicola* Baer, 1827 як паразита перикардію і нирок молюсків роду *Anodonta* (Baer, 1827). Першоопис другого виду цієї групи, відомого з території України (*A. limacoides* Diesing, 1834), базується на матеріалі, отриманому з кишечника прісноводної риби роду *Leuciscus* (Diesing, 1834). Систематичне положення аспідогастрів неодноразово змінювалось. Р. Бурмейстер (Burmeister, 1856) вперше звернув увагу на особливості нового роду. Він запропонував класифікацію трематод, яка ґрунтувалась на відмінностях будови їх прикріплювальних апаратів. Цей дослідник поділив *Trematoda* на три групи: *Malacobotrii* з м'якими присосками, *Pectobotrii* з твердим прикріплювальним апаратом (сучасні *Monogenea*) і *Aspidobothrii* з багатогніздною вентральною присоскою, до якої він відніс єдиний рід *Aspidogaster*. На жаль, класифікація Р. Бурмейстера не була прийнята, тому більшість дослідників і надалі продовжували відносити цей рід до полістомід. Ф. Монтічеллі (Monticelli, 1892) з'ясував, що цикл розвитку аспідогастрів відрізняється від такого інших трематод і виділив його в особливий біологічний тип – *Metaptotica*, який, на думку цього дослідника, є четвертим типом біологічного циклу поряд з моногенетичним, дигенетичним і метастатичним (на сьогодні його зведено до останнього). Він узагальнив відомий на той час матеріал і поділив усіх трематод на 3 підряди: *Heterocotylea*, *Malacocotylea*, *Aspidocotylea*. До останнього було включено створену ним родину *Aspidobothrii* Monticelli, 1892 з п'ятьма родами (*Aspidogaster* Baer, 1827; *Masraspis* Olsson, 1868; *Cotylogaster* Monticelli, 1892; *Platyaspis* Monticelli, 1892; *Aspidocotyle* Diesing, 1839) і восьми видами. Пізніше назва родини була замінена на *Aspidogastridae* згідно правил міжнародної зоологічної номенклатури, за якими вона утворюється додаванням закінчення “-idae” до кореня назви типового роду [Poche, 1907]. Згодом було описано два нових представники цього роду: *A. ringens* і *A. ketostoma* (Linton, 1907). Т. Однер у своїх публікаціях доводить, що за морфологією аспідогастреї цілком схожі на дигенетичних сисунів (Odher, 1907). Згідно системи Х. Стенкерда до родини *Aspidogastridae* належить 6 родів (*Aspidogaster*, *Cotylogaster*, *Cotylaspis*, *Lophotaspis*, *Masraspis*, *Stichocotyle*) і 13 видів (Stunkard, 1917). Аспідогастрей цей

дослідник вважає дуже давньою і примітивною групою тварин, оскільки вони мають простий кишечник, прямий розвиток і очні плями (у дорослих особин). До того ж, окремі представники цієї родини є ектопаразитами. Ф. Екман обґрунтував новий рід *Lobatostoma* і відніс до нього *A. ringens* та *A. ketostoma* (Eckmann, 1932). Він також описав два нових види роду *Aspidogaster*: *A. decatis* і *A. enneatis*. У кишечнику ляща (*Abramis brama*) з басейну р. Дон у 1926 р. було знайдено *A. donicum* (Попов, 1926). Проте детальним вивчення міндивідуальної мінливості *A. limacoides* було доведено, що *A. donicum* є його синонімом (Быховская, Быховский, 1940). В цей же час було описано представників нового роду *Multicotyle* (Dawes, 1941).

Значний внесок у вдосконалення систематики аспідогастрів зробили Е. Фауст і С. Танг (Faust, Tang, 1936). З'ясовуючи систематичне положення цих червів, названі дослідники довели, що, вважаючи на морфологічні особливості *Aspidogastridae*, їх не слід відносити до *Monogenea*, оскільки у них відсутні задні присмоктувальні диски і хітинові гачки; видільні отвори розташовані ближче до задньої, ніж до передньої частини тіла, а кишковий тракт завжди раброцельного типу. Разом з тим у аспідогастрів відсутнє чергування поколінь, яке характерне для *Digenea*. У личинки, яка міститься у яйці, наявні основні ознаки дорослого організму, а саме: черевний присмоктувальний диск, видільна система з заднім отвором і кишечник у вигляді прямого сліпого мішка. Хоча деякі аспекти життєвого циклу аспідогастрів залишаються ще невідомими, дослідники припускають, що для більшості представників групи характерний прямий розвиток, тобто молоді черви безпосередньо перетворюються у дорослих. Завдяки вказаним морфологічним і біологічним відмінностям Е. Фауст і С. Танг у 1936 р. виділили цих тварин у окремий підклас *Aspidogastrea* Faust et Tang, 1936, який, на їх думку, займає проміжне положення між моногенетичними та дигенетичними трематодами.

Запропонована система аспідогастрей Е. Фауста і С. Танга була прийнята більшістю дослідників. Так, Р. Дольфус і С. Ямагуті у своїх монографіях підтверджують, що за особливостями циклу розвитку аспідогастри мають бути відокремлені як від *Monogenea*, так і від *Digenea* (Dollfus, 1956, 1958; Yamaguti, 1963). Усі відомі на той час види цієї групи вони відносять до підряду *Aspidogastrata* Faust, 1932, до якого належали 2 родини: *Aspidogastridae* Poche, 1907 і *Stichocotylidae* Faust et Tang, 1936. До першої з них було віднесено форми менші за 20 мм і з одним черевним присмоктувальним органом (диском Бера), на якому у кілька рядів розміщені присоски. Цикл розвитку цих тварин прямий, без

проміжного хазяїна. До другої було зараховано види з розмірами тіла до 100 мм та з відокремленими одна від одної присосками, розміщеними у один повздовжній ряд безпосередньо на черевній поверхні тіла. У їх циклі розвитку присутній проміжний хазяїн, проте у личинки не відбувається зміни генерацій.

У другій половині ХХ ст. у систематиці плоских червів відбулися суттєві зміни. Б. Е. Биховський запропонував систему, котра ґрунтувалася на філогенетичних відношеннях різних груп червів (Быховский, 1957). На думку цього дослідника, відмінностей у будові дигеней і моногеней, в першу чергу у найважливіших системах органів – нервовій і статевій, значно більше, ніж подібностей, тож об'єднувати цих тварин в один клас недоцільно. Такої ж точки зору притримуються і інші автори (Гинецинская и др., 1971). Зокрема, встановлено, що у трематод у жовтівниках відкладається тільки глікоген, в той час як у цестод і моногеней, окрім глікогену, у жовткових гранулах міститься і значна кількість жиру, котрий є у них головною запасною речовиною. Ці біохімічні відмінності вказують на більшу спорідненість моногенетичних червів із червами стьожковими, ніж із трематодами. Такої ж думки притримується і Є. А. Котикова (Котикова, 1967; 1971), котра здійснила порівняльно-морфологічний аналіз будови нервової системи різних груп плоских червів. Вона довела, що моногеней і цестоди, котрі мають добре розвинений підшкірний нервовий плексус, не можуть бути спільного з трематодами походження. Отже, моногенетичних червів виділено в окремий клас (Быховский, 1957). Натомість аспідогастрів було об'єднано в одному класі із трематодами у ранзі підкласу (Скрябин, 1952; Скрябин, Гушанская, 1962). Безумовно, за особливостями внутрішньої організації ці черви подібні до дигеней. Близькими є їхні філогенетичні зв'язки – обидві групи вірогідно виникли від прямокишкових турбеларій (Тимофеева, 1972б; Гоженко та ін., 2001). Хоча їх становлення і еволюція і пов'язані з молюсками, проте з самого початку вони відбувались різними шляхами (Тимофеева, 1975). Наявність специфічних ознак, зокрема, мультифункціонального диску Бера, і, головне, відмінності у розвитку та життєвому циклі не дозволяють зараховувати аспідогастрів до трематод. Тому їх і виділено у самостійний клас (Тимофеева, 1972б).

Сучасний вигляд систематики аспідогастрей:

Клас *Aspidogastrea* Faust et Tang, 1936

Ряд *Aspidogastrida* Faust, 1932

Родина *Aspidogastridae* Poche, 1907

Підродина *Aspidogastrinae* Chauhan, 1954

Рід *Aspidogaster* Baer, 1827

Рід *Cotylaspis* Leidy, 1857
Рід *Cotylogaster* Monticelli, 1892
Рід *Lophotaspis* Looss, 1901
Рід *Lobatostoma* Eckmann, 1932
Рід *Lissemysia* Sinha, 1935
Рід *Multicotyle* Dawes, 1941
Підродина *Macraspidinae* Dolfus, 1956
Рід *Macraspis* Olsson, 1868

Родина *Stichocotylidae* Faust et Tang, 1936
Рід *Stichocotyle* Cunningham, 1884

Представники родини *Aspidogastridae* паразитують у внутрішніх органах черевonoгих і двостулкових молюсків, а також у кишечнику прісноводних і морських риб і черепах. Зокрема, їх виявлено у *Archsargus probatocephalus*, *Mieropogonias undulatus*, *Menticirrhus americanus*, *Trachinotus carolinus*, *T. falcatus* (Hendrix, Overstreet, 1977), *Barbus bynni* (Saond, El-Naffar, Abdel-Uamid, 1974) *Pogonias cromis* (Simpson, Mc Graw, 1979) *Trachinotus blochii* (Machida, Araki, 1992). Знайдено аспідогастрів і у химер – *Hydrolagus ogibyi*, *Chimaera phantasma* (Полянский, 1987; Швецова, 1990). Один із видів цієї родини – *Cotylaspis Leidy* – веде ектопаразитичний спосіб життя, оселяючись у мантийній порожнині *Bivalvia* (Маркевич, 1950). Представників родини *Stichocotylidae* виявлено у жовчних протоках печінки скатів біля атлантичного узбережжя Норвегії і Північної Америки.

На сьогодні рід *Aspidogaster* Baer, 1827 об'єднує 6 видів. В Індії зареєстровано *A. indicum* і *A. piscicola* (у кишечнику *Barbus tor* і *Labeo rohita* відповідно), у коропових риб Сирії і Палестини – *A. decatis*, у Японії – *A. ijimai* (у *Cyprinus carpio*). У Європі, зокрема, в Україні зустрічаються лише два види цього роду: *A. limacoides* (syn: *A. donicum* (Poroff, 1926)) та *A. conchicola* (syn.: *A. antipai* (Lepsi, 1931); *A. amurensis* (Achmerov, 1956)) (Lepsi, 1931; Тимофеева, 1973).

Найповніше дослідження особливостей будови *A. limacoides* здійснене Т. О. Тимофеевою (1972а, 1972б). Це гельмінти білого кольору з золотистим або коричневим відтінком (залежно від ступеня зрілості). Форма тіла веретеноподібна, проте вона дуже мінлива і залежить від умов, в яких знаходиться паразит. На вентральній частині тіла знаходиться диск, який займає 2/3 його довжини (Тимофеева, 1972а). На ньому у чотири ряди розміщені комірочки. Рот оточений товстими кільцевими і поздовжніми м'язами. Кишечник великий, мішкоподібний, дещо розширений у напрямку заднього кінця тіла. Сім'яник один, розміщений позаду

овального яєчника. Жовтівники парні, розташовані збоку кишечника. На відміну від інших видів аспідогастрей, вони з'єднуються між собою у задній частині тіла.

Тривалий час *A. limacoides* вважали паразитом кишечника риб (Маркевич, 1951; Скрябин, 1952; Мовчан, Смірнов, 1981, 1983). Так, у водоймах України гельмінт часто зустрічається у ляща, плітки, вирезуба, плоскирки, головня, в'язя, краснопірки, білизни, бичків (Коваль, 1965; Коваль, Герус 1969; Найденова, 1969; Исков, 1987; Титар, 1989; Давидов та ін., 2005). У басейні Волги *A. limacoides* є звичайним паразитом 12 видів коропових риб (Жохов, 2000, 2001а, 2001б; Жохов, Пугачева, 2001), сома *Silurus glanis* і 5 видів бичків (Жохов, Пугачева, 1996). Проте згодом цю аспідогастрею було знайдено і у молюсків каспійської фауни *Cardium* sp., *Adacna* sp., у басейні Волги – у *Dreissena polymorpha* і молюсків роду *Sphaerium* (Нагибіна, Тимофеева, 1971а; Куперман, Жохов, Попова, 1994). Дослідники звернули увагу на те, що фізіологічний стан цих гельмінтів відрізнявся від такого червів, знайдених у рибах. Ці паразити характеризувались великою рухливістю і здатністю міцно присмоктуватись за допомогою диску до скла. На думку цих дослідників, знахідки статевозрілих гельмінтів у молюсків свідчать про те, що цикл розвитку *A. limacoides* може повністю проходити в одному хазяїні без участі хребетної тварини. Припускають, що паразити випадково потрапляють в організм риби з їжею, не накопичуються в ньому і незабаром гинуть (Тимофеева, 1972б). Низкою авторів риби розглядаються як постциклічні дефінітивні хазяї цього черва (Ройтман, Воейков, Сирин, 1981; Евланов, 1990). Проте це заперечують інші дослідники. Вони знаходили цих паразитів у риб на різних стадіях розвитку, в тому числі і статевозрілих. Гельмінти за допомогою диску Бера міцно прикріплювались до слизової оболонки кишечника риб (Жохов, 2001а). Окрім того, осінній рівень інвазії (вересень – жовтень) плітки, в'язя, ляща співпадає з весняним (квітень – травень). Це свідчить про те, що аспідогастри здатні зберігати життєздатність у кишечнику риби протягом принаймні 6–8 місяців. Висока інтенсивність інвазії (до 353 екз./особ.) є підтвердженням припущення щодо накопичення гельмінтів у організмі хазяїв (Жохов, Касьянов, 1994). В той же час молюски характеризуються значно нижчим порівняно з рибами рівнем зараження. Низька зустрічальність *A. limacoides* у дрейсен у порівнянні з високою зараженістю риб пояснюють тим, що молюски споживаються ними у великій кількості. Оскільки у весняних зборах у кишечнику хазяїв переважають статевозрілі особини з яйцями, припускають, що за цих умов паразити здатні досягати статевої зрілості і

розмножуватися. Риби у даному випадку відіграють велику роль у розповсюдженні *A. limacoides* (Жохов, 2001a).

На сьогодні перелік видів-хазяїв цього гельмінта все ще потребує уточнення. Насамперед це стосується знахідок паразита у молюсків, оскільки наявні у літературі щодо цього відомості досить суперечливі. Так, одні дослідники у *D. polymorpha* відмічають *A. limacoides* (як і у *D. bugensis*) (Юришинець, 1999; Попова, Биочино, 2001), інші ж вважають, що це не *A. limacoides*, а *A. conchicola* (Черногоренко, 1989; Toews, Beverley-Burton, Lawrimore, 1993). Натомість у літературі є чимало згадок про одночасне паразитування у цих молюсків обох видів аспідогастрей (Старобогатов, 1994; Molloy, Roitman, Shields, 1996; Molloy, 1997; Laruelle, Molloy, Roitman, 2002). Є єдине повідомлення про знаходження *A. limacoides* і у перлівницевих (*Unio tumidus falcatus* Drouët, 1881 і *U. pictorum ponderosum* Spitzzi in Rossmassler, 1844) у середній течії Сіверського Дінця (Шевченко, 1965). Однак, більшість дослідників вважають, що у цих видів молюсків паразитує інший представник роду – *A. conchicola*.

Гельмінт *A. conchicola* є звичайним паразитом перлівницевих. В історії його вивчення можна виділити кілька етапів. Спочатку досліджували переважно анатомічну будову гельмінта і з'ясовували коло його хазяїв. Згодом вивчали особливості життєвого циклу паразита, встановлювали окремі фази його розвитку. На наступному етапі зоологи акцентували увагу на еколого-паразитологічних дослідженнях: вивчали екстенсивність та інтенсивність інвазії молюсків цими червами, залежність їх від гідрологічних характеристик водойми. Подальші дослідження були присвячені проблемам ендоекології, зокрема, з'ясуванню особливостей впливу паразита на організм хазяїв.

Вивчення анатомії аспідогастреї було започатковане А. Вельцковим (Voeltzkow, 1888). Він детально з'ясував будову диска Бера у цього гельмінта і дослідив етапи його розвитку в онтогенезі. Досить точно описав особливості будови його травної та статеві системи, дещо помилився, характеризуючи органи виділення. Дослідження анатомічної будови *A. conchicola* продовжив Ж. Стеффорд (Stafford, 1896). Його працями з'ясовано будову кутикули, м'язів, диска Бера. Окрім того, він детально дослідив видільну систему гельмінта, вказавши на помилки, котрих при цьому припустився А. Вельцков. Особливості будови цього паразита найповніше охарактеризував Б. Дауес (Dawes, 1946).

Тіло *A. conchicola* веретеноподібне. Передня частина витягнута у довгу хоботоподібну трубку (шию), яка виступає за край диску. На її кінці розміщена чашеподібна ротова лійка, на

дні якої знаходиться ротовий отвір. Ця частина паразита дуже рухлива і здатна витягуватись, досягаючи майже довжини присоски. Задня частина тіла менш пластична.

Диск Бера є найбільш характерною ознакою аспідогастрів. Його виникнення пов'язане з необхідністю міцно утримуватись в організмі молюсків, де безперервно циркулюють рідини (гемолімфа, сеча). Ця надзвичайно потужна, складна присоска має овальну форму і хвилясті краї. На нижній її поверхні у чотири поздовжні ряди розміщені комірки, кожна з яких діє як самостійна присоска. Кількість комірок не є величиною постійною, описана значна індивідуальна мінливість (Burchowsky, Burchowsky, 1934). Диск відділений від паренхіми мембраною. Комірки лише зовні відділені одна від одної м'язевими гребнями, внутрішньої ж межі між тканинами сусідніх альвеол немає. Велика кількість присмоктувальних комірок у поєднанні зі складною інервацією їх дозволяє цим тваринам не лише міцно прикріплюватись до внутрішніх стінок перикардію і нирки, а й у разі потреби активно рухатись (Тимофеева, 1971а, 1976). З боків диск оточений численними грушоподібними утворами – маргінальними органами. Спочатку їх вважали за органи чуття. Згодом, однак, стало відомо, що вони накопичують слиз, який утворюється у залозистих клітинах диску Бера. Виділення слизу на поверхню прикріплювального диску сприяє пересуванню гелмінта і прикріпленню його до стінок внутрішніх органів їх хазяїв (Тимофеева, 1972а; Гинецинская, Добровольский, 1978). З'ясовано, що диск Бера бере участь у процесі позакишкового травлення (Trimble, Bailey, Nelson, 1971; Huehner, Hannan, Garvin, 1989). Тегумент комірок диску має характерну ультраструктуру і несе багаточисельні мікрроворсинки. У його товщі виявлено високу активність фосфатаз (тут відкриваються протоки одноклітинних білкових залоз). Під присмоктувальним шаром присоски знаходиться мембрана, яка відділяє диск від паренхіми. На ній розташовані ніжні м'язеві волокна, розміщені двома шарами – верхнім поперечним і нижнім горизонтальним (Bailey, Tompkin, 1971). Складний прикріплювальний апарат є пристосуванням *A. conchicola* до ендопаразитичного способу життя.

Тіло аспідогастрів вкрите еластичним цитоплазматичним тегументом, товщина якого у *A. conchicola* становить 7–8 мкм. Найтоншим є покрив (близько 1 мкм) комірок диску і всередині ротової лійки. Кінцеві відділи статевої та видільної систем, початок травного тракту і вивідні протоки маргінальних отворів вистелені тегументом, який є безпосереднім продовженням зовнішнього покриву тіла (Halton, Lyness, 1971; Hathaway, 1971). Тегумент пронизують протоки одноклітинних залоз, які виділяють

свій секрет на поверхню тіла (Khalil, Abou Shafee, 1998). Описано три типи залоз, найважливіші з яких розміщені у ротовій лійці та поблизу рота і представлені пляшкоподібними зернистими залозами. Під кутикулою розміщені кілька шарів м'язевих волоконцець. Перший шар утворений кільцевими м'язами, другий – поздовжніми, далі знаходяться два шари косих і один шар кільцевих м'язів. Під ними розміщуються тіла покривних клітин із ядрами, з'єднані із зовнішньою синцитіальною частиною тегумента цитоплазматичними тяжами. Простір між органами і стінкою тіла заповнений вакуолізованою паренхімою, котра несе опірну функцію (підтримує внутрішні органи).

Рот поперечно-овальний, продовжується у масивний, дещо витягнутий фаринкс. У початкову частину глотки відкриваються протоки одноклітинних залоз, які деякі автори вважають слинними. У місці переходу глотки у нерозгалужений мішкоподібний кишечник розміщений добре виражений сфінктер. Стінки кишечника складаються з епітеліального внутрішнього шару і тонкої м'язової оболонки. Епітелій кишки високий, циліндричний. Він значно відрізняється від епітеліальної вистилки глотки. Кожна клітина з'єднана із сусідньою септами. В них міститься багато мітохондрій, добре розвинений апарат Гольджі (Halton, 1972; Hathaway, 1972).

Центральна частина нервової системи *A. conchicola* розміщена у рухливій, видовженій передній частині тіла гельмінта. Два дорзо-латеральних гангліозних розширення з'єднуються комісурами і утворюють замкнуте навкологлоткове кільце. Від церебральних гангліїв до переднього кінця тіла відходять п'ять пар передніх нервів: дорзальні, дорзо-латеральні, педальні, латеральні і вентральні. Це тонкі нервові тяжі, які з'єднуються кількома кільцевими комісурами і утворюють між собою багаточисельні анастомози. Від навкологлоткового кільця назад відходять три пари нервових стовбурів: дорзальні, латеральні і вентральні задні нерви. Густі нервові сплетіння знаходяться і в диску Бера (Тимофеева, 1971б).

Органи виділення *A. conchicola* представлені системою розгалужених каналів, які починаються клітинами з миготливим полум'ям. В окремих ділянках крупніших каналів розміщені поодинокі або зібрані у пучки джгутики, які забезпечують рух рідини. Обидва екскреторних отвори розташовані поряд на задньому кінці тіла. Вони ведуть у невеличкі екскреторні пухирі, пов'язані між собою.

A. conchicola – гермафродит. Чоловіча статева система його складається з одного сім'яника, сім'япровода, сім'яного міхурця, цируса та його мішкоподібної бурси. Яєчник лежить попереду

сім'яника. Він має вигляд великого овального утвору, котрий поступово звужується і переходить у вузький яйцепровід. Він утворює оотип, з яким з'єднуються три протоки: жовточна, протока матки та Лаурерів канал. Жовтівники фолікулярної будови. В жовточних клітинах міститься достатньо велика кількість краплин жиру. У зрілих екземплярів матка заповнена багаточисельними жовтуватого-коричневими яйцями.

Наступним етапом у вивченні *A. conchicola* було з'ясування особливостей його життєвого циклу. Розвиток аспідогастрів відбувається без чергування поколінь (Aubert, 1855; Williams, 1942), тобто їхній життєвий цикл є первинним (Niewiadomska, Rojmańska, 2001). Ембріональний розвиток аспідогастрів завершується ще під час перебування їх у яйцях, які знаходяться у матці червів.

Виділяють 4 стадії розвитку лярвотреми. Личинка першої стадії не має війок і нагадує молодого черва (у неї вже можна розрізнити зачатки більшості органів). Вона не живиться, бо живе за рахунок запасів глікогену, котрі були у яйці. Розмір личинки першої стадії становить 0,130–0,150 x 0,050–0,055 мм. Тіло її овальне, витягнуте, поділене на 3 частини: передню, середню і задню, які не розділені стінками, а лише позначені зовнішніми жолобками. Личинка має передню термінальну і задню субтермінальну присоски. Вона досить рухлива, здатна повзати по субстрату, прикріплюючись до нього почергово своїми присосками. Передній її кінець здійснює ощупуючі рухи. Диск Бера має вигляд внутрішнього карману, який відкривається на вентральній поверхні тіла глибокою щілиною. Тривалість життя личинки невелика – в середньому 8–10 годин. При цьому спочатку ці личинки активні, енергійно здійснюють різноманітні рухи, згодом же нерухомо лежать на дні, перестають реагувати на дотик препарувальної голки і незабаром гинуть. Після проникнення до молюска вона перетворюється на личинку другої стадії, яка має розмір близько 0,4 мм, перетяжки на її тілі зникають. Починається поділ ще втягнутого диску на окремі комірки. Личинка наступної третьої стадії досягає розмірів 0,88 x 0,195 мм. Диск Бера збільшується у розмірі, поступово втрачає глибину, краї його розтягуються вперед і назад, заходячи на вентральну поверхню тіла. Личинки четвертої стадії формою і будовою майже не відрізняються від дорослих аспідогастрів. Диск нагадує присоску дорослого паразита за винятком того, що комірки ще не повністю сформовані (Скрябин, 1952; Шульц, Гвоздев, 1972).

Яйця паразитів через рено-перикардіальні отвори надходять із порожнини перикардію у нирки, а звідти – через видільні отвори потрапляють у зяброву порожнину молюска, з котрої разом

із водою виводяться назовні. Існують різні погляди щодо способу зараження молюсків аспідогастреями. Одні дослідники [Тимофеева, 1972б] вважають, що личинка пасивно потрапляє в організм хазяїна. Через ввідний (дихальний) сифон вона надходить у мантийну порожнину, мігрує по тілу хазяїна, доки не локалізується в нирках або у перикардії. Ймовірно, що шлях до цих органів триває принаймні кілька діб, оскільки наймолодші стадії *A. conchicola*, знайдені у беззубок, мають в 2–3 рази більші розміри, ніж личинки, які щойно вилупилися. Інші дослідники (Huehner, Etges, 1972) вважають, що личинка потрапляє в організм молюска через травний канал, а з нього – у інші органи. Весь період розвитку *A. conchicola* займає від 90 до 270 діб (за температури 18–20°C). Відомо, що у різних видів молюсків паразит стає статевозрілим за неоднаковий проміжок часу: у *Viviparus malleatus* – за 270, а у *Goniobasis livescens* – за 240 діб (Huehner, 1975; Huehner, Etges, 1972).

Д. Штейнберг (Steinberg, 1931) звернув увагу на те, що процеси дозрівання статевих продуктів у цього виду пов'язані з сезонами року. Вони починаються весною і досягають найвищої інтенсивності влітку. Восени процеси оогенезу і сперматогенезу поступово припиняються. Взимку у гонадах спостерігається дегенерація статевих клітин. Зовнішнім стимулом поновлення роботи статевих залоз навесні є, ймовірно, підвищення температури навколишнього середовища. Тривалість життя *A. conchicola* становить, за відомостями одних авторів (Steinberg, 1931) не менше року, а за відомостями других – кілька років (Dollfus, 1958).

Першими відомими хазяями *A. conchicola* були беззубки (Baer, 1827; Браун, 1887; Беркос, 1901). В кінці XIX ст. Х. Келлі виявив цих гельмінтів у 37 видів північноамериканських *Bivalvia* (Kelly, 1899). Подальші дослідження показали, що аспідогастреї мають голарктичний ареал і паразитують у багатьох видів молюсків. Усі ці відомості зведені у таблиці 1.1.

У басейні р. Міссурі *A. conchicola* зареєстровано у 23 видів перлівницевих, у р. Теннесі – у 14, у водоймах Західної Вірджинії – у 7, в оз. Кентуккі – у 9, у верхів'ї р. Міссісіпі – у 12 видів молюсків. Його знайдено також у басейнах річок Колумбія і Огайо (Pauley, Becker, 1968; Stromberg, 1970), у річках Флориди і Техасу (Gentner, Hopkins, 1966).

Отже, гельмінта відмічено у водоймах Північної Америки, Північної Африки, Західної та Східної Європи, Центральної Азії.

Хазяї і географічне поширення *Aspidogaster conchicola*

Автор	Рік	Хазяїн	Місце знаходження
1	2	3	4
Baer K.	1827	<i>Anodonta anatine</i> , <i>A. cellensis</i> , <i>A. ventricosa</i>	Німеччина
Dujardin F.	1845	<i>Unio littoralis</i> , <i>Anodonta cygnaea</i>	Європа
Leidy J.	1858	<i>Anodonta fluviatilis</i> , <i>A. lacustris</i>	Пенсільванія
Sonsino P.	1892	<i>Unio campanii</i> , <i>U. jickeli</i> , <i>Corbicula consobrina</i> , <i>Cleopatra bulimoides</i> , <i>Vivipara unicolor</i>	Каїр
Monticelli F.S.	1892	<i>Unio pictorum</i> , <i>Unio purpureus</i> , <i>U. nasutus</i> , <i>U. radiatus</i> , <i>U. cariosus</i> , <i>Anodonta anatine</i> , <i>A. cellensis</i> , <i>A. ventricosa</i> , <i>A. marginata</i> , <i>A. fluviatilis</i> , <i>A. lacustris</i>	Європа Північна Америка
Steinberg D.	1931	<i>Anodonta anatine</i>	Затока Неви
Скрябин К.И.	1952	<i>Unio purpureus</i> , <i>U. nasutus</i> , <i>U. radiatus</i> , <i>U. pictorum</i> , <i>U. cariosus</i> , <i>Anodonta anatina</i> , <i>A. cellensis</i> , <i>A. cygnaea</i> , <i>A. marginata</i> , <i>A. fluviatilis</i> , <i>A. lacustris</i> , <i>A. corpulenta</i> , <i>Quadrula undulata</i> , <i>Q. pustulosa</i>	Західна Європа, Північна Америка
Dollfus R.Ph.	1953	<i>Unio rhomboideus</i>	Марокко
Hendrix S.S., Short R.B.	1968	<i>Obovaria retusa</i> , <i>Plagiola lincolata</i> , <i>Plethobasus cypneus</i>	Пенсільванія (р.Теннесі)
Godeanu S.	1969	<i>Anodonta cygnaea</i> , <i>A. piscinalis</i> , <i>Pseudanodonta complanata</i>	Румунія
Bakker K., Davids C.	1973	<i>Unio pictorum</i> , <i>Anodonta anatina</i> , <i>A. cygnaea</i>	Нідерланди

1	2	3	4
Koubek P.	1977	<i>U. pictorum</i> , <i>Unio tumidus</i> , <i>Anodonta anatina</i> , <i>A. cygnaea</i>	Чехія
Huehner M. K.	1984 1987	<i>Anodonta marginata</i> , <i>A. grandis</i> , <i>Pleurobema sintoxia</i> , <i>Venustachoncha ellipsiformis</i> , <i>Lampsilis siliguoidea</i> , <i>L. ventricola</i> , <i>Lasmigona complanata</i> , <i>Quadrula quadrula</i> , <i>Ligumia subrostrata</i>	США (басейн р. Міссурі)
Danford D., Joy J.	1984	<i>Amblema plicata</i> , <i>Anodonta grandis</i> , <i>Lampsilis radiata</i> , <i>Pleurobema cordatum</i> , <i>Potamilus alatus</i> , <i>Quadrula pustulosa</i> , <i>Tritogonia verrucosa</i>	США (Західна Вірджинія)
Duobinis-Gray L. F.	1991	<i>Anodonta suborbiculata</i>	США (оз. Кентуккі)
Wasielewski L., Drozdowski A.	1995	<i>Anodonta cellensis</i>	Польща
Куприянова-Шахматова Р. А.	1957-1963	<i>Unio pictorum</i> , <i>U. tumidus</i> , <i>Anodonta cygnaea</i>	Річки Волга, Імза, Ока
Тимофеева Т. О.	1972	<i>Anodonta anatina</i>	Фінська затока
Жохов А. Е., Гачина О. А.	1997	<i>Unio pictorum</i> , <i>Crassiana crassa</i> , <i>Anodonta cygnaea</i>	Річки Сутка, Которосль (басейн Волги)

У водоймах України *A. conchicola* зареєстрований переважно у перлівницьких (табл. 1.2). Вперше наявність цього гелмінта у молюсків родини *Unionidae* відмічено у басейнах річок Прут і Сирет (Іванчик, 1976). Згодом аспідогастрів знайдено на Поліссі, в Кременчуцькому водосховищі і у пониззі Дніпра, у гирлі Десни та у верхній ділянці Канівського водосховища.

***Aspidogaster conchicola* у перлівницевиx України**

Автор	Рік	Молюск	Місце знаходження
ИВАНЦИВ В. В.	1979 1987	<i>Unio pictorum</i> , <i>Anodonta cygnaea</i> , <i>A. stagnalis</i> , <i>A. zellensis</i> , <i>Colletopterum minimum</i> , <i>C. ponderosum</i> , <i>C. piscinale</i> , <i>C. subcirculare</i>	Кременчуцьке вдсх., пониззя Дніпра
Стадниченко А. П.	1983 1984	<i>Unio pictorum</i> , <i>U. conus</i> , <i>U. rostratus</i> , <i>Colletopterum ponderosum</i> , <i>C. piscinale</i>	Житомирське Полісся
Юришинець В. І.	1999	<i>Unio pictorum</i> , <i>U. tumidus</i> , <i>Anodonta cygnaea</i> , <i>Colletopterum piscinale</i>	Гирло Десни, Канівське вдсх.
Мінюк М. Є.	2001	<i>Batavusiana nana</i> , <i>B. fuscula</i> , <i>Unio pictorum</i> , <i>U. tumidus</i> , <i>U. rostratus</i> , <i>U. conus</i> , <i>U. limosus</i> , <i>Colletopterum piscinale</i> , <i>Pseudanodonta complanata</i>	Житомирське Полісся

Є відомості про знаходження *A. conchicola* у *D. polymorpha* (Старобогатов, 1994; Laruelle, Molloy, Roitman, 2002). В Україні у цього молюска гельмінта зареєстровано у Дніпрі (Черногоренко, 1989).

Аналіз літературних відомостей свідчить, що хазяями аспідогастра можуть бути не лише двостулкові, а й черевоні молюски. Вперше паразитування *A. conchicola* у тварин класу *Gastropoda* було зареєстровано у басейні р. Янцзи у *Viviparus lapillorum* і *V. catayensis* (Faust, 1922). Згодом з'явилися повідомлення про знаходження його у *V. malleatus*, *V. japonicum*, *Elimia livescens* (Huehner, 1981, 1987; Huehner, Etges, 1971, 1977), у деяких видів на території Північної Америки та Азії (Дворядкин, 1976; Hendrix, Vidrine, Hartenstine, 1985).

У басейні Амура А. Х. Ахмеров (Ахмеров, 1953) знайшов аспідогастрів у кишечнику низки видів молюскоїдних риб, зокрема, у *Mylopharyngodon piceus*, *Stenopharyngodon idella*, *Cyprinus carpio haematopterus*. Щоправда, він вважав їх новим видом – *A. amurensis*, проте, згодом його було визнано за синонім *A. conchicola* (Тимофеева, 1973). Наявність аспідогастрів у кишковому тракті цих риб підтверджена і іншими дослідниками

(Стрелков, Шульман, 1971; Gao, Nie, Yao, 2003)]. Вважають, що *A. conchicola* може певний час зберігатися у кишечнику риб після перетравлення свого хазяїна – двостулкового молюска *Cristarcia plicata* (Евтушенко, Потрохов, Зиньковский, 1993). Зрідка зустрічається цей гельмінт і у черепах.

За експериментального зараження карасів і коропів аспідогастри зберігають життєздатність до 4-х діб. Відомо, що *A. conchicola* може жити у воді 5–6 діб, у фізіологічному розчині – 31–50, у рінгеровському – 21–40 діб. У гемолімфі молюска аспідогастри залишаються живими у середньому 48 діб (максимум 74). Тривалість життя *A. conchicola* поза організмом хазяїна залежить від стадії розвитку паразитів та температури середовища (Van Cleave, Williams, 1943; Тимофеева, 1972б).

У 70–80 рр. ХХ ст. екстенсивність інвазії *Unionidae* цим гельмінтом в Україні була незначною – 0,5–2% (Стадниченко, 1984). Проте з погіршенням екологічного стану водойм внаслідок зростання антропогенного пресінгу спостерігається різке її підвищення. Так, у наш час екстенсивність інвазії *Unio tumidus* становить часом 47–75, *U. conus* – 82,9–87% (Мінюк, 2001). Цей показник досить високий (25–60%) також для *U. limosus*, *Batavusiana nana*, проте, значно нижчий для *A. cygnaea*, *Colletopterum piscinale* – 2–6% (Юришинец, 1997). Інтенсивність інвазії різних видів хазяїв також неоднакова: максимальне її значення відмічене для *Batavusiana nana* (до 20 екз./особ.), в той час як для *U. pictorum*, *C. piscinale*, *P. complanata* вона зазвичай не перебільшує 1–3 екз./особ. Можливо це свідчить про вибірковість ураження молюсків аспідогастрами. Відомо, що екстенсивність та інтенсивність інвазії тварин змінюються протягом року. Серед беззубок заражених особин восени майже вдвічі більше, ніж навесні. Інтенсивність інвазії весною і у перші літні місяці становить 2–3, у вересні-жовтні вона досягає максимуму – 10 і більше екз./особ. (Тимофеева, 1972б). Виявлено також відмінності у цих показниках у перлівницевих із стоячих та проточних водойм – у перших із них екстенсивність та інтенсивність інвазії значно вища, ніж у других (Huehner, 1975; Мінюк, 2001). Це пов'язане з тим, що у стоячих водоймах личинки *A. conchicola* мають більше шансів відшукати молюска-хазяїна. У річках, особливо з швидкою течією, личинки паразитів виносяться за межі біотопів, населених уніонідами. Відомо, що зараження перлівницевих гельмінтом *A. conchicola* можливе вже на першому році життя молюсків, проте повторна інвазія відбувається у 2–3-річному віці, причому переважно шляхом екзогенної, а не ендогенної індукції (Юришинец, 2002).

Як правило, аспідогастрей локалізуються у навколосерцевій сумці і нирках перлівницевих. У черевоногих молюсків *A. conchicola* оселяється у нирках, статевій залозі і лімфатичних синусах (Жадин, 1933).

Є деякі відомості щодо впливу аспідогастрів на організм хазяїв, хоча не всі дослідники погоджуються з можливістю серйозного патогеного впливу цих паразитів на організм молюсків (Тимофеева, 1972б). З'ясовано, однак, що диск Бера завдає механічних ушкоджень вистилці навколосерцевої сумки. Крім того, її тканини руйнуються внаслідок часткового перетравлювання під дією секрету, що виділяється з маргінальних органів аспідогастрів (Huehner, Hannan, Garvin, 1989). До того ж, гельмінти живляться тканинами пошкоджених органів, а також гемолімфою хазяїна (Gentner, 1971; Стадниченко, 1992). Зараження впливає також на роботу серця *C. piscinale* і на життєздатність цих молюсків в умовах обсихання (Мінюк, 2002). З'ясовано, що інвазія молюсків гельмінтом *A. conchicola* викликає зміни маси шлуночка серця і серцевих індексів у *U. conus* (Мінюк, 1999, 2000). Польські дослідники (Wasielewski, Drozdowski, 1995) виявили аномалії епітеліальної тканини перикардіальної сумки у *Anodonta cellensis*, інвазованих *A. conchicola*, спричинених механічною дією паразита, а також впливом на хазяїв його секретів та екскретів. Припускається, що деякі з описаних порушень можуть бути проявами захисного механізму самого молюска проти впливу гельмінтів та їх антигенів. У рідкісних випадках аспідогастри локалізуються не у порожнині перикардію чи нирок, а в м'язах і сполучній тканині ноги. Тоді навколо гельмінтів утворюється тонка фіброзна оболонка, навколо і всередині якої розташовані скупчення гемоцитів (Pauley, Becker, 1968). Капсула ізолює *A. conchicola* і продукти його метаболізму від живих тканин тіла хазяїна. Інкапсуляція, як відомо, є типовою відповіддю молюска на чужерідне тіло і досить часто спостерігається при потраплянні в їх організм паразитів. Оскільки капсули містять переважно мертвих *A. conchicola*, припускають, що цей тип реакції організму молюсків спричиняє загибель гельмінтів (Huehner, Etges, 1981). Цікаво, що у одного і того ж молюска одночасно з мертвими інкапсульованими паразитами у перикардії і нирках знаходять цілком нормальних живих аспідогастрей. За високої інтенсивності інвазії в уражених нирках спостерігається метаплазія епітелію (Pauley, Becker, 1968). Нормальний високий циліндричний епітелій редукується до кубічного чи плоского, позбавленого війок. Напевне метаплазія виникає внаслідок механічного подразнення гельмінтами тканин нирок. Отруєння хазяїв метаболітами *A. conchicola* швидше всього

не відбувається, що пов'язане з локалізацією гельмінтів у нирках і навколосерцевій сумці. Екскрети цих паразитів видаляються з організму хазяїв одночасно з їх власними метаболітами (Стадниченко, 1992).

Проведений інформаційний пошук, результати якого викладені вище, показує, що кількість робіт, присвячених біологічній системі "*Unionidae – Aspidogastriidae*" України дуже мала. У переважній більшості наявні в них відомості носять фрагментарний характер.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Матеріал. Матеріалом для даної роботи слугували власні збори автора за період 2003–2017 рр.. Перлівницевих зібрано у водоймах і водотоках із басейнів Західного Бугу, Дунаю, Дністра, Південного Бугу, Дніпра, Сіверського Донця, річок північного Приазов'я, Салгиру (в межах усіх адміністративних областей України і АР Крим) (рис. 2.1).

Для вивчення морфологічних особливостей аспідогастрей виготовлено 255 екз. (тотальні препарати) *A. conchicola*, знайдених у перлівницевих із басейнів Західного Бугу, Дністра, Південного Бугу, Дніпра, Сіверського Донця. Окрім цього, опрацьовано 75 екз. (тотальні препарати) *A. limacoides* із колекції М. П. Іскова, яка зберігається у відділі паразитології Інституту зоології НАН України (Київ) (табл. 2.1).

Таблиця 2. 1

Загальні відомості про досліджених *A. limacoides* (із колекції М. П Іскова)

Риби-хазяї	n	Водойма	Місце збору
Густера	16	Кременчуцьке вдсх.	м. Світловодськ (Кр.)
Жерех	3 2	р. Дніпро Канівське вдсх.	с. Хрещатик (Чк.) с. Трипілля (К.)
В'язь	8 23	р. Дніпро Канівське вдсх.	с. Хрещатик (Чк.) с. Трипілля (К.)
Плітка	15 3 5	Кременчуцьке вдсх. Кременчуцьке вдсх. р. Дніпро	м. Світловодськ (Кр.) с. Жовніне (Чк.) с. Хрещатик (Чк.)

Морфометричні індекси (серцеві, ниркові, печінкові, зяброві, мантийні) визначено у 840 екз. перлівницевих. Виготовлено 615 гістологічних зрізів перикардію *Unionidae*. Ритм серцевих скорочень досліджено у 501 екз. неінвазованих і 209 екз. інвазованих аспідогастрями молюсків.

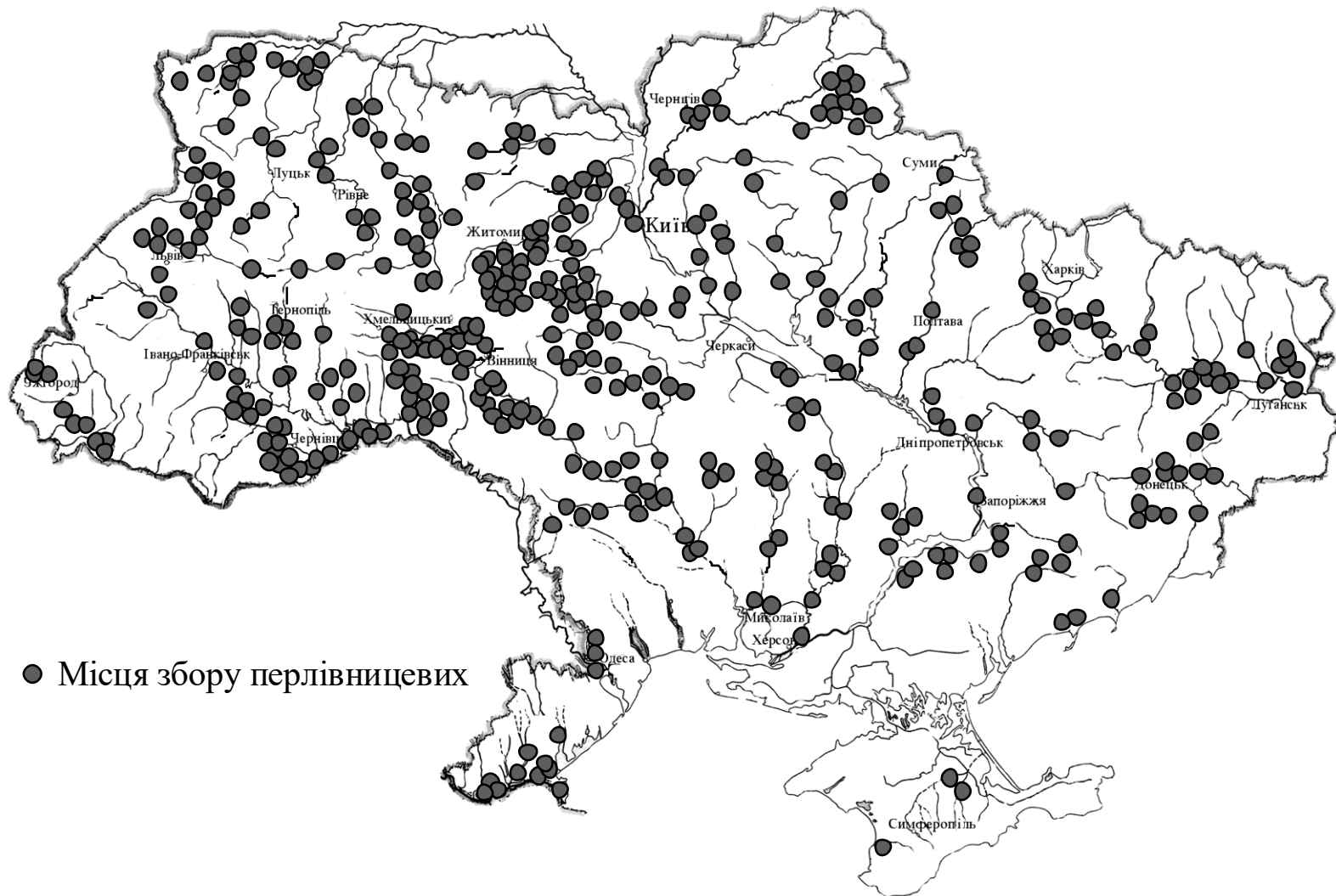


Рис. 2.1. Пункти збору молюсків родини *Unionidae* (власні дані).

Методика збору молюсків. Перлівницевих найзручніше збирати, використовуючи загальноприйняті гідробіологічні методи (Жадин, 1956, 1960; Стадниченко, 1984; 1999). Молюсків, зосереджених у прибережній мілководній зоні водойм, у теплі пори року збирають безпосередньо вручну, у холодні – за допомогою сачка-шкребачки з довгою штангою (2 м). На глибоководних ділянках матеріал збирають з човна, використовуючи для цього невеличку закидну драгу (мішок її виготовлений із міцної сітяної делі).

У місцях збору перлівницевих визначають щільність поселення тварин методом площадок (Жадин, 1952), виявляють характер донних відкладень, швидкість течії, глибину місця перебування молюсків. Градацію абіотичних чинників водного середовища прийнято за В. І. Жадіним (Жадин, 1938).

Методика визначення молюсків. При ідентифікації молюсків співставляють їх зовнішні конхіологічні ознаки (положення верхівки, характер верхівкової скульптури, особливості будови замка, колір і форма черепашки, її довжина, висота, опуклість, тощо) з описаними у літературі (Старобогатов, 1977; Стадниченко, 1984; Старобогатов и др., 2004). При визначенні видової належності молюсків враховано також вживану у Західній Європі класифікацію молюсків (Glöer, Meier-Brook, 1998; Корнюшин, 2002).

Методика визначення щільності поселення перлівницевих. Щільність населення популяцій молюсків визначають як середню кількість тварин на 1 м² біотопу. Для цього збірну металеву раму (1x1 м) кладуть на дно і вручну вибирають і підраховують молюсків, які знаходяться на обмеженій рамкою площі.

Методика визначення зустрічальності видів. Зустрічальність молюсків визначають як виражене у відсотках відношення кількості проб, де виявлено даний вид, до загальної кількості досліджених проб.

Методика транспортування молюсків.

Перлівницевих транспортують у вологих полотняних мішечках, уміщених у пластмасові відра. При тривалих перевезеннях (до 2-х діб) тварин перекладають зволоженим фільтрувальним папером, водяною рослинністю, мокрим ганчір'ям. Під час транспортування матеріалу слідкують за тим аби на дні тари не накопичувалася вода. На невеликі віддалі зібраних тварин

перевозять у будь-якій тарі, але обов'язково без води (Стадниченко, 1986; Стадниченко та ін., 1992).

Методика аклімації тварин до лабораторних умов.

Перлівницевих можна утримувати у скляних ємностях місткістю 180 – 240 л, слідкуючи за тим, щоби кількість тварин відповідала об'єму акваріуму. На їх дно насипають крупний, добре промитий річковий пісок шаром 5–6 см. Посуд заповнюють водою з водогінної мережі (рН – 7,2–7,5; вміст O_2 – 8,6–8,9 мг/л; температура – 18–23°C), дехлорованою відстоюванням (1 доба) або нагріванням до 60–80°C з подальшим охолодженням. Для забезпечення тварин достатньою кількістю кисню використовують компресори. При цьому розпилювачі бажано регулювати так, щоби розмір пухирців повітря був якнайменшим, а їх кількість максимальною. Акваріуми освітлюють за допомогою люмінесцентних ламп протягом 12–14 год на добу. При тривалому утриманні молюсків в акваріумах їх підгодовують розтертим сухим кормом для риб (Стадниченко, 1986; Стадниченко та ін., 1999; Уваєва, Павлюченко, 2005а).

Методика визначення віку. Вік перлівницевих визначають, рахуючи кількість темних річних кілець призупинення росту черепашки (Жадин, 1938; Стадниченко, 1984). Останні мають вигляд коричневих дуг, які добре виділяються на значно світлішому загальному фоні стулок. В окремих випадках, коли річні кільця призупинення росту чітко не виділяються на темному фоні стулок, за допомогою лупи визначають кількість шаруватих ліній на поверхні відбитку переднього м'яза-замикача та обраховують вік тварин за формулою:

$$N=n + 2,$$

де N – вік молюска, n – кількість ліній призупинення росту.

Методика визначення статі. Стать перлівницевих традиційно визначають двома методами (у залежності від періоду збору уніонід) (Жадин, 1938; Стадниченко, 1984). У молюсків, зібраних у період розмноження, гострим скальпелем перерізають передній і задній м'язи-замикачі з однієї сторони тіла, підіймають мантийну складку й оглядають півзябри на предмет наявності або відсутності “зябрової вагітності”.

За відсутності “зябрової вагітності” розрізають стінку вісцерального мішка над гонадою (вище ноги) і вирізають шматочок (0,5 x 0,5 см) статевої залози. З нього виготовляють тимчасовий гістологічний препарат, який вивчають під мікроскопом (МЗ).

Використання цієї методики дозволяє ідентифікувати тварин як самок, тобто таких, що продукують яйцеклітини, і як самців, які їх не продукують. Більш детальні гістологічні дослідження дозволяють виявити випадки гермафродитизму (Васільєва, 2011, Янович, 2013).

Методика виявлення паразитів. При розтині перлівницевих перш за все візуально оцінюють стан внутрішніх органів тварин, звертаючи увагу на їх розмір, щільність тканин, забарвлення. Адже відомо, що об'єм інвазованих трематодами органів збільшується, щільність тканин зменшується, а колір часто відрізняється від нормального (Здун, 1961а; 1961б; Стадниченко, 1992; Стадниченко та ін., 1999). Для встановлення ураженості гельмінтом *A. conchicola* відокремлюють тіло молюсків від черепашки. Відпрепаровують навколосерцеву сумку і нирки та ретельно оглядають їх, реєструючи при цьому кількість паразитів, стадії їх розвитку і особливості локалізації гельмінтів у органах хазяїв.

У молодих перлівницевих паразитів виявляють компресорним методом. Для цього їх розміщують поміж двох скляних пластин і роздушують натисканням на верхню з них, після чого досліджують під мікроскопом (МЗ). Знайдених паразитів витягують із тканин препарувальною голкою і розміщають в окремому посуді для подальшого вивчення (Шкорбатов, Старобогатов, 1990).

Для характеристики особливостей інвазії молюсків використовують такі кількісні показники:

Екстенсивність інвазії. Її визначають за формулою, запропонованою Г. К. Петрушевським (Петрушевский, Петрушевская, 1960) для характеристики паразитофауни риб:

$Q \pm m$, де Q – екстенсивність інвазії,

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}; \sigma = \pm \sqrt{Q \cdot (100 - Q)}.$$

Інтенсивність інвазії – середня кількість знайдених паразитів в одному зараженому екземплярі молюска-хазяїна (Беклемишев, 1970).

Індекс рясноти – середню кількість знайдених паразитів в одному дослідженому екземплярі молюска-хазяїна [(Беклемишев, 1970).

Зустрічальність гельмінтів – виражене у відсотках відношення кількості проб, у котрих виявлено аспідогастрів, до загальної кількості досліджених проб молюсків.

Методика виготовлення тотальних препаратів

A. conchicola. Гельмінтів, знайдених під час розтину перлівницевих, перед фіксацією дещо сплющують. Для цього їх розміщують у краплині води на предметному скельці і накривають зверху скельцем покривним. За допомогою фільтрувального паперу рідину відсмоктують і додають 70°-ний спирт. Матеріал фарбують ацетокарміном протягом 15 хв. Після диференціювання солянокислим спиртом гельмінтів ретельно промивають у воді (протягом 2 год), далі проводять їх через ряд етилових спиртів (етанол) зростаючих концентрацій (70°, 80°, 90°, 96°) і абсолютний спирт (0,5–1,5 год). Аспідогастрів просвітлюють гвоздичним або кедровим маслом і заливають в канадський бальзам (Иванов, Полянский, Стрелков, 1985).

Методика визначення маси тіла та органів молюсків.

Загальну масу тіла, м'якого тіла, нирки, печінки, мантиї, зябер перлівницевих визначають на електронних терезах з точністю до 0,01 г. Оскільки серце молюсків розміщене перінтестинально, спочатку відпрепаровують задню кишку і лише після цього зважують його на торзійних терезах з точністю до 1 мг. Оскільки передсердя перлівницевих дуже тонкі і їх маса у порівнянні зі шлуночком вкрай незначна, у подальших розрахунках використовують лише масу шлуночка серця.

Методика визначення морфометричних індексів.

Як показники фізіологічного стану організму перлівницевих доцільно використовувати різні морфометричні індекси, які дозволяють оцінити вплив різних чинників як зовнішнього, так і внутрішнього середовища на організм молюсків за сукупністю непрямих ознак, зокрема, за відносною масою серця, нирок, печінки та інших органів (Коштоянц, 1950; Giese, Hart, Smith, 1967; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968).

Серцеві, ниркові, печінкові, зяброві, мантийні індекси розраховують як відношення маси органу до загальної маси тіла (C_1, H_1, P_1, Z_1, M_1) і до маси м'якого тіла (C_2, H_2, P_2, Z_2, M_2). Через те, що значення маси серця дуже мале порівняно з масою нирок, зябер, мантиї та печінки, морфометричні індекси виражають різними одиницями виміру ($C - y \text{ ‰}, H, Z, M, P - y \%$) (Алякринская, 1989).

Методика гістологічних досліджень. Матеріал (перикардій) фіксують нейтральним 10%-вим формаліном (Ромейс, 1953; Роскин, Левинсон, 1957). Серійні зрізи товщиною 5 мкм виготовляють за загальноприйнятою методикою (Захваткін, 1961).

Зневоджують зрізи, проводячи їх спочатку через ряд етилових спиртів (етанол) зростаючих концентрацій (50°, 60°, 70°, 80°, 90°, 96°), потім – через перший і другий абсолютний спирт. Шматочки, взяті з другого абсолютного спирту, занурюють на 12 год у віск-парафін, а після того наклеюють їх на дерев'яні кубики і підсушують під скляною кришкою ексикатора протягом години. Зрізи виготовляють на санному мікротомі. Їх фарбують гематоксилін-еозином або гематоксиліном із дофарбовуванням пікрофуксином (за Ван-Гізоном). Зрізи просвітлюють гвоздичним маслом і заливають в канадський бальзам (Роскин, Левинсон, 1957; Захваткін, 1961; Пирс, 1962).

Методика виготовлення зрізів для електронної мікроскопії. Для вивчення ультраструктури клітин ізолюють перикардій і шлуночок серця та фіксують їх протягом 5 год при 4°C в 2,5%-вому розчині глютаральдегіду на какоділатному буфері (pH 7,4) з 10%-вою сахарозою. Далі матеріал постфіксують 1%-вим розчином Os₃O₄ на какоділатному буфері з 5%-вою сахарозою протягом 1 год (Горальський, Хомич, Кононський, 2005). Ретельно промивають його дистильованою водою, після чого зневоджують на холоді у етанолі зростаючих концентрацій (50°, 60°, 70°, 80°, 90°, 96°), а пізніше – в абсолютному спирті і в ацетоні. Матеріал заливають у смолу (Епон з Аралдітом), витримують добу у термостаті при температурі 36° і добу – при 56°C. Тонкі зрізи отримують на ультратомі LKB-III. Контрастують у блоках ураніацетатом під час проводки, а потім на зрізах цитратом свинцю. Зрізи вивчено з використанням електронного мікроскопу JEM-7A при 80 кВ. Цю частину роботи виконано у лабораторії морфології клітини Інституту цитології РАН (Санкт-Петербург).

Методика дослідження ритму серцевих скорочень. У перлівницевих в одній із стулок черепашки за допомогою ножівки випилюють отвір площею 1,5 x 1,5 см (Жадин, 1926). Фістульних молюсків розміщують на 0,5 год у неглибокій ємності, заповненій водою. Опісля через мантию (вона прозора) фіксують частоту серцевих скорочень (уд./хв). У кожного молюска заміри проводять тричі, після чого з отриманих результатів виводять середнє значення цього показника (Веселов, 1959).

Статистична обробка даних. Кількісні результати експериментів опрацьовано методами базової статистики (Лакин, 1974). Для їх інтерпретації використано пакет комп'ютерних програм STATISTICA V5.5A (C) STATSOFT.

РОЗДІЛ 3

АСПІДОГАСТРЕЇ УКРАЇНИ: ВИДОВИЙ СКЛАД, МОРФОЛОГІЯ, ХАЗЯЇ

Переважна більшість дослідників вважають, що види родини *Unionidae* є звичайними хазяями *Aspidogaster conchicola* – єдиного, на їх думку, представника роду *Aspidogaster*, що паразитує у перлівницевих (Скрябин, 1952; Тимофеева, 1972б). Є й такі автори, котрі стверджують, що у цих молюсків (зокрема, у *Unio tumidus* і *U. pictorum*) паразитує, крім *A. conchicola*, й *A. limacoides* (Шевченко, 1965). Такі розбіжності у поглядах на видовий склад аспідогастрей – паразитів *Unionidae* – можуть бути зумовлені, як ми гадаємо, неточностями у визначенні паразитологічного матеріалу через обмеженість кількості відомих на сьогодні надійних критеріїв, за якими здійснюється встановлення видової належності цих тварин. Це спонукало нас почати дослідження аспідогастрей із детального з'ясування морфологічних і морфометричних показників обох зареєстрованих в Україні видів – *A. conchicola* і *A. limacoides*.

Порівняльна морфологічна характеристика видів роду *Aspidogaster*

У водоймах України зустрічаються два представники класу *Aspidogastrea* – *Aspidogaster limacoides* Diesing, 1834 і *A. conchicola* Baer, 1827. Для виявлення додаткових ознак, придатних для надійного їх диференціювання, досліджено морфологічні характеристики червів із 12 українських популяцій (10 – *A. conchicola*, 2 – *A. limacoides*).

Встановлено, що для розмежування *A. limacoides* і *A. conchicola* можна успішно використовувати деякі якісні ознаки цих гельмінтів у поєднанні з окремими параметрами морфометричних співвідношень. Насамперед це особливості будови прикріплювального апарату аспідогастрей – багатокомірчастого м'язевого органа (диск Бера). У *A. limacoides* він широкоовальний: співвідношення його довжини і ширини (LD/WD) становить 1,23, у той час як у *A. conchicola* він видовжено-овальний (LD/WD=4,2). За однакової довжини тіла обох гельмінтів довжина прикріплювального диска у них буде майже однакова, але ширина його у *A. conchicola* майже у 4 рази менша, ніж у *A. limacoides*. Окрім того, ширина тіла *A. conchicola* завжди більша за ширину прикріплювального диска (WD/WC=0,43), у той час як у *A. limacoides* вона менша (WD/WC=1,33).

Кількість і форма присмоктувальних комірок у диску Бера також можуть слугувати як діагностичні ознаки для розмежування *A. conchicola* і *A. limacoides*. Так, у *A. limacoides* у кожному з двох середніх рядів прикріплювального диску нараховується 12 – 18 комірок, а їх загальна кількість становить не більше 74. Натомість у *A. conchicola* кожний середній ряд містить аж до 27 комірок, а їх загальна кількість не перевищує 110. Окрім того, у *A. limacoides* комірки двох крайніх рядів майже овальні, у середніх же рядах вони мають форму витягнутого упоперек тіла прямокутника. Натомість у *A. conchicola* комірки диску менші за розмірами (оскільки їх значно більше) і у всіх рядах вони прямокутної форми. Використовуючи кількість комірок у диску як діагностичну видову ознаку, слід мати, однак, на увазі, що вона часом підлягає значній індивідуальній мінливості. Вперше це було з'ясовано на прикладі *A. limacoides* (Bychowsky, Bychowsky, 1934), а пізніше було встановлено і для інших родів класу *Aspidogastrea* (Michelson, 1970). Втім у досліджених нами екземплярів не виявлено значущих індивідуальних відмінностей за цим показником ні у *A. conchicola*, ні у *A. limacoides*. А через це, на нашу думку, його можна використовувати у комплексі з іншими ознаками для визначення виду у цих гельмінтів.

Натомість у аспідогастрей спостерігається яскраво виражена вікова мінливість, котра проявляється у будові їх прикріплювального апарату. У личинок I – II стадії диск Бера має вигляд внутрішнього карману і не поділений на комірки. Поступово карман втрачає свою глибину, а його відносні розміри збільшуються. У личинок III стадії починається евагінація диску Бера – він розтягується вперед і назад і займає вентральну частину тіла гельмінта. На цьому етапі відбувається формування його комірок. Прикріплювальний диск у личинки IV стадії набуває розмірів, притаманних дорослій особині. Він уже чітко поділений на комірки, котрі, однак, ще не повністю сформовані. Хоча розмір прикріплювального диску і зростає зі збільшенням розміру тіла гельмінтів, проте кількість комірок у особини залишається сталою (Bychowsky, Bychowsky, 1934).

Допоміжними критеріями при з'ясуванні видової належності цих аспідогастрей можуть слугувати особливості будови деяких їх внутрішніх органів. У першу чергу це стосується органів їхньої статеві системи. Так, сім'яник у *A. limacoides* завжди бобовидний, у той час як у *A. conchicola* він здебільшого неправильної форми. Яєчник у першого з цих гельмінтів ретортоподібний, тоді як у другого він переважно овальний або серцеподібний. У обох досліджуваних видів жовтківники парні, починаються вище яєчника. У *A. conchicola* жовточні фолікули крупніші, розташовані у

вигляді гроноподібних скупчень, які утворюють переривчасті бокові ряди. У *A. limacoides*, натомість, жовтівники сформовані із дрібних фолікулів, що утворюють суцільні тяжі. Слід зауважити, що деякі дослідники стверджують, що у цього виду правий і лівий жовтівники з'єднуються між собою позаду кишечника (Скрябин, 1952). У досліджених нами гельмінтів таке з'єднання виявити не вдалося.

Для з'ясування можливості застосування кількісних характеристик аспідогастрей для їх диференціювання досліджено морфологічні характеристики червів (дорослі особини) із 12 популяцій (табл. 3.1).

Таблиця 3.1

Загальні відомості про досліджений матеріал

Популяції гельмінтів	Хазяї	Водойми	Місце збору
1	2	3	4
<i>A. conchicola</i> 1	<i>U. tumidus</i>	р. Тетерів	м. Житомир
<i>A. conchicola</i> 2	<i>U. tumidus</i>	р. Південний Буг	м. Хмільник (Вн.)
<i>A. conchicola</i> 3	<i>U. crassus</i>	р. Південний Буг	м. Хмільник (Вн.)
<i>A. conchicola</i> 4	<i>A. anatina</i>	р. Південний Буг	м. Хмільник (Вн.)
<i>A. conchicola</i> 5	<i>A. cygnea</i>	р. Литнянка	с. Меденичі (Лв.)
<i>A. conchicola</i> 6	<i>A. anatina</i>	р. Тетерів	м. Житомир
<i>A. conchicola</i> 7	<i>A. cygnea</i>	оз. Скоропадське	м. Глухів (С.)
<i>A. conchicola</i> 8	<i>U. crassus</i>	р. Сіверський Донець	с. Привілля (Л.)
<i>A. conchicola</i> 9	<i>P. complanata</i>	р. Таранчук	с. Троїцьке (Од.)
<i>A. conchicola</i> 10	<i>P. complanata</i>	р. Сіверський Донець	с. Ч. Вишкін (Х.)
<i>A. limacoides</i> 1	<i>Rutilus rutilus</i>	Кременчуцьке вдсх.	м. Світловодськ (Кр.)
<i>A. limacoides</i> 2	<i>Blicca bjoerkna</i>	Кременчуцьке вдсх.	м. Світловодськ (Кр.)

Для особин належних до кожної з цих популяцій визначено по 15 морфометричних ознак (розміри тіла, диску, ротової лійки,

глотки, яєчника, сім'яника, бурси цируса, яєць). Ці відомості наведено у таблиці 3.2.

Як видно з таблиці, довжина тіла у *A. conchicola* становить 1,8–3,5, ширина – 0,72–1,4 мм. Довжина диску варіює від 1,45 до 2,5, ширина – від 0,33 до 0,56 мм. Довжина ротової лійки у цього гельмінта становить 0,18–0,37, довжина і ширина глотки – 0,08–0,14 мм. Розміри яєчника становлять 0,14–0,44 х 0,06–0,26, сім'яника – 0,16–0,44 х 0,08–0,33 мм. Довжина бурси у *A. conchicola* варіює від 0,17 до 0,45, її ширина – від 0,1 до 0,22 мм. Розміри яйця становлять 0,08–0,09 х 0,035–0,046 мм.

У *A. limacoides* довжина тіла становить 1,96–3,63, його ширина – 0,96–1,82 мм. Довжина диску у цього паразита варіює від 1,55 до 2,8, ширина – від 1,24 до 2,6 мм. Довжина ротової лійки становить 0,35–0,79. Довжина глотки варіює від 0,22 до 0,48, ширина – від 0,23 до 0,5 мм. Розміри яєчника у *A. limacoides* становлять 0,22–0,6 х 0,13–0,44, сім'яника – 0,35–0,72 х 0,16–0,46 мм. Довжина бурси у *A. conchicola* варіює від 0,29 до 0,54, її ширина – від 0,16 до 0,3 мм. Розміри яйця у цього гельмінта становлять 0,07–0,08 х 0,035–0,047 мм.

Результати дослідження морфометричних ознак аспідогастрей засвідчують те, що більшість із них характеризуються низькою варіабельністю. Найменш мінливими є абсолютні розміри яєць гельмінтів. Висока варіабельність характерна для органів статевієї системи цих паразитів. Сезонна мінливість розмірів яєчника і сім'яника цілком закономірна з огляду на функції, які вони виконують. Адже гельмінти, котрі були у нашому розпорядженні, знаходились на різних стадіях статевої зрілості, оскільки досліджуваний матеріал було зібрано не в стислі строки, а протягом усіх сезонів року. Між метричними параметрами, як видно з таблиці 3.3, спостерігається здебільшого позитивна кореляція.

Таблиця 3.2

**Лінійні морфометричні характеристики видів роду *Aspidogaster* (на основі промірів 20
тотальних препаратів з кожної популяції)**

Ознаки	Статистич- ні показники	<i>A. conchicola</i> 1	<i>A. conchicola</i> 2	<i>A. conchicola</i> 3	<i>A. conchicola</i> 4	<i>A. conchicola</i> 5	<i>A. conchicola</i> 6
1	2	3	4	5	6	7	8
LC	$\bar{x} \pm m_x$ V	2,445±0,086 15,73	2,935±0,058 8,79	2,22±0,061 12,19	3,055±0,053 7,77	3,005±0,055 8,19	2,495±0,082 14,86
WC	$\bar{x} \pm m_x$ V	0,975±0,046 21,04	1,174±0,026 9,98	0,844±0,018 9,36	1,168±0,023 8,92	1,173±0,022 8,47	0,99±0,042 19,09
LD	$\bar{x} \pm m_x$ V	1,82±0,062 15,19	2,002±0,037 8,22	1,64±0,035 9,52	2,072±0,032 6,81	1,973±0,044 10,02	1,79±0,057 14,29
WD	$\bar{x} \pm m_x$ V	0,424±0,013 13,77	0,476±0,09 8,78	0,388±0,007 7,96	0,495±0,008 17,2	0,462±0,01 9,97	0,42±0,012 12,76
LR	$\bar{x} \pm m_x$ V	0,237±0,007 14,10	0,292±0,008 11,53	0,22±0,005 9,21	0,302±0,008 11,85	0,295±0,009 14,49	0,232±0,004 8,20
LPh	$\bar{x} \pm m_x$ V	0,115±0,003 12,46	0,127±0,003 8,99	0,116±0,002 7,61	0,132±0,002 6,66	0,128±0,002 8,63	0,117±0,003 10,76
WPh	$\bar{x} \pm m_x$ V	0,106±0,003 13,57	0,116±0,004 13,61	0,104±0,003 11,42	0,124±0,002 8,42	0,118±0,003 11,20	0,108±0,003 11,64
LO	$\bar{x} \pm m_x$ V	0,261±0,017 28,79	0,284±0,016 25,62	0,208±0,008 17,27	0,304±0,014 20,43	0,282±0,013 20,24	0,251±0,013 24,07
WO	$\bar{x} \pm m_x$ V	0,117±0,011 40,96	0,115±0,007 27,28	0,084±0,004 21,64	0,13±0,009 31,94	0,128±0,006 20,18	0,119±0,008 28,71
LT	$\bar{x} \pm m_x$ V	0,248±0,011 19,08	0,318±0,013 17,67	0,226±0,008 15,82	0,321±0,012 17,41	0,296±0,01 14,92	0,248±0,008 14,78
WT	$\bar{x} \pm m_x$ V	0,118±0,005 18,9	0,171±0,012 32,36	0,104±0,003 14,76	0,168±0,008 22,41	0,157±0,008 22,83	0,118±0,004 14,44

Продовження табл. 3.2

1	2	3	4	5	6	7	8
LB	$x \pm m_x$ V	0,273 \pm 0,012 19,63	0,339 \pm 0,01 13,43	0,24 \pm 0,007 13,31	0,326 \pm 0,011 14,71	0,326 \pm 0,011 15,30	0,267 \pm 0,009 14,54
WB	$x \pm m_x$ V	0,134 \pm 0,005 17,57	0,142 \pm 0,006 17,34	0,124 \pm 0,003 9,21	0,14 \pm 0,006 19,10	0,137 \pm 0,04 13,29	0,132 \pm 0,004 12,89
LOv	$x \pm m_x$ V	0,089 \pm 0,001 4,14	0,089 \pm 0,001 4,14	0,089 \pm 0,001 4,14	0,089 \pm 0,001 4,14	0,089 \pm 0,001 3,46	0,089 \pm 0,001 4,14
WOv	$x \pm m_x$ V	0,036 \pm 0,001 9,38	0,036 \pm 0,001 9,38	0,037 \pm 0,001 11,0	0,037 \pm 0,001 11,0	0,036 \pm 0,001 9,38	0,037 \pm 0,001 11,0
Ознаки	Статистичні показники	<i>A. conchicola</i> 7	<i>A. conchicola</i> 8	<i>A. conchicola</i> 9	<i>A. conchicola</i> 10	<i>A. limacoides</i> 1	<i>A. limacoides</i> 2
LC	$x \pm m_x$ V	3,02 \pm 0,049 7,25	2,16 \pm 0,05 10,34	2,175 \pm 0,053 10,85	2,18 \pm 0,044 9,00	2,43 \pm 0,07 11,63	3,15 \pm 0,09 11,31
WC	$x \pm m_x$ V	1,161 \pm 0,022 8,38	0,821 \pm 0,01 7,85	0,829 \pm 0,014 7,79	0,823 \pm 0,011 6,33	1,17 \pm 0,04 13,72	1,55 \pm 0,06 14,61
LD	$x \pm m_x$ V	1,96 \pm 0,043 9,81	1,612 \pm 0,033 9,07	1,614 \pm 0,031 8,60	1,596 \pm 0,022 6,08	1,94 \pm 0,08 15,69	2,42 \pm 0,06 9,45
WD	$x \pm m_x$ V	0,461 \pm 0,01 9,93	0,381 \pm 0,006 7,12	0,381 \pm 0,007 7,97	0,382 \pm 0,006 6,72	1,62 \pm 0,09 22,87	2,0 \pm 0,05 9,76
LR	$x \pm m_x$ V	0,294 \pm 0,009 13,09	0,222 \pm 0,004 7,95	0,219 \pm 0,005 9,59	0,219 \pm 0,004 8,94	0,41 \pm 0,01 8,77	0,59 \pm 0,03 17,35

Продовження табл. 3.2

1	2	3	4	5	6	7	8
LPh	$x \pm m_x$ V	0,129±0,002 7,26	0,115±0,002 6,63	0,114±0,002 7,16	0,112±0,001 5,27	0,29±0,01 13,78	0,35±0,02 17,21
WPh	$x \pm m_x$ V	0,120±0,002 8,79	0,102±0,002 9,33	0,103±0,002 9,43	0,103±0,002 7,68	0,28±0,01 11,35	0,36±0,02 22,72
LO	$x \pm m_x$ V	0,287±0,01 15,30	0,207±0,004 9,80	0,208±0,005 9,94	0,210±0,004 8,41	0,28±0,01 16,02	0,36±0,03 27,86
WO	$x \pm m_x$ V	0,129±0,004 15,28	0,088±0,004 19,22	0,084±0,004 19,14	0,085±0,003 16,51	0,21±0,02 35,69	0,19±0,01 15,02
LT	$x \pm m_x$ V	0,291±0,01 14,28	0,218±0,006 12,82	0,224±0,006 12,76	0,219±0,006 12,12	0,51±0,02 18,4	0,62±0,02 9,78
WT	$x \pm m_x$ V	0,155±0,007 21,05	0,104±0,003 11,42	0,102±0,003 13,72	0,102±0,003 12,08	0,27±0,01 16,0	0,37±0,02 16,49
LB	$x \pm m_x$ V	0,331±0,01 13,15	0,237±0,006 11,78	0,242±0,007 13,18	0,238±0,006 11,04	0,39±0,02 17,19	0,429±0,02 16,39
WB	$x \pm m_x$ V	0,137±0,004 12,99	0,122±0,003 10,09	0,121±0,003 10,93	0,12±0,003 9,75	0,20±0,01 8,88	0,234±0,01 13,23
LOv	$x \pm m_x$ V	0,089±0,001 3,46	0,089±0,001 3,46	0,089±0,001 3,46	0,089±0,001 3,46	0,08±0,002 8,2	0,08±0,002 8,14
WOv	$x \pm m_x$ V	0,036±0,001 9,38	0,036±0,001 9,38	0,036±0,001 9,38	0,036±0,001 9,38	0,041±0,002 15,26	0,041±0,002 14,63

Примітка: LC – довжина тіла, WC – ширина тіла, LD – довжина диску, WD – ширина диску, LPh – довжина глотки, WPh – ширина глотки, LR – довжина ротової лійки, LO – довжина яєчника, WO – ширина яєчника, LT – довжина сім'яника, WT – ширина сім'яника, LB – довжина бурси, WB – ширина бурси, LOv – довжина яйця, WOv – ширина яйця.

Таблиця 3.3

Кореляції основних морфометричних ознак *A. limacoides* і *A. conchicola* ($p>0,05$)

Вид	LC/WC	LC/LPh	LC/LO	LC/LT	LC/LB
<i>A. conchicola</i>	0,17	0,21	0,22	0,31	0,24
<i>A. limacoides</i>	0,98	0,86	0,92	0,75	0,83
Вид	LD/WD	LC/LD	WC/WD	LT/WT	LB/WB
<i>A. conchicola</i>	0,26	–	–	0,23	0,17
<i>A. limacoides</i>	0,76	0,79	0,94	0,69	0,61
Вид	LO/WO	LT/LB	WT/WB	WO/WT	LOv/WOv
<i>A. conchicola</i>	–	0,18	0,14	0,22	0,72
<i>A. limacoides</i>	0,68	0,62	0,56	0,61	0,89

З'ясовано, що характер розподілу більшості лінійних промірів є нормальним. Проте такі ознаки як ширина диску (WD), довжина глотки (LPh), довжина сім'яника (LT), ширина яєчника (WO), довжина і ширина яєць (LOv, WOv) не задовольняють умові нормальності (рис. 3.4).

У цих випадках на діаграмі виявляється значна неоднорідність: за вищенаведеними параметрами у межах досліджуваної вибірки утворюються дві досить чітко відмежовані одна від одної групи. З метою визначення ступеня вірогідності виявлених відмінностей проведено дисперсійний аналіз (LSD Test). За першими двома показниками (ширина диску і довжина глотки) обидві популяції *A. limacoides* достовірно відрізняються від усіх, без виключення, популяцій *A. conchicola*. Проте за цими ж параметрами *A. conchicola* 4 чітко відокремлюється від трьох інших популяцій цього ж виду (*A. conchicola* 8, 9, 10). Більш надійними характеристиками для розмежування цих видів аспідогастрей є лінійні розміри яєць (довжина (LOv) і ширина (WOv)). За ними *A. limacoides* і *A. conchicola* достовірно відрізняються між собою.

Дискримінантний аналіз сукупності морфометричних ознак гелмінтів вказує на чітку відмежованість популяцій *A. limacoides* і *A. conchicola* (рис. 3.5, табл. 3.4) (узгодженість між передбачуваною та фактичною класифікацією > 80%).

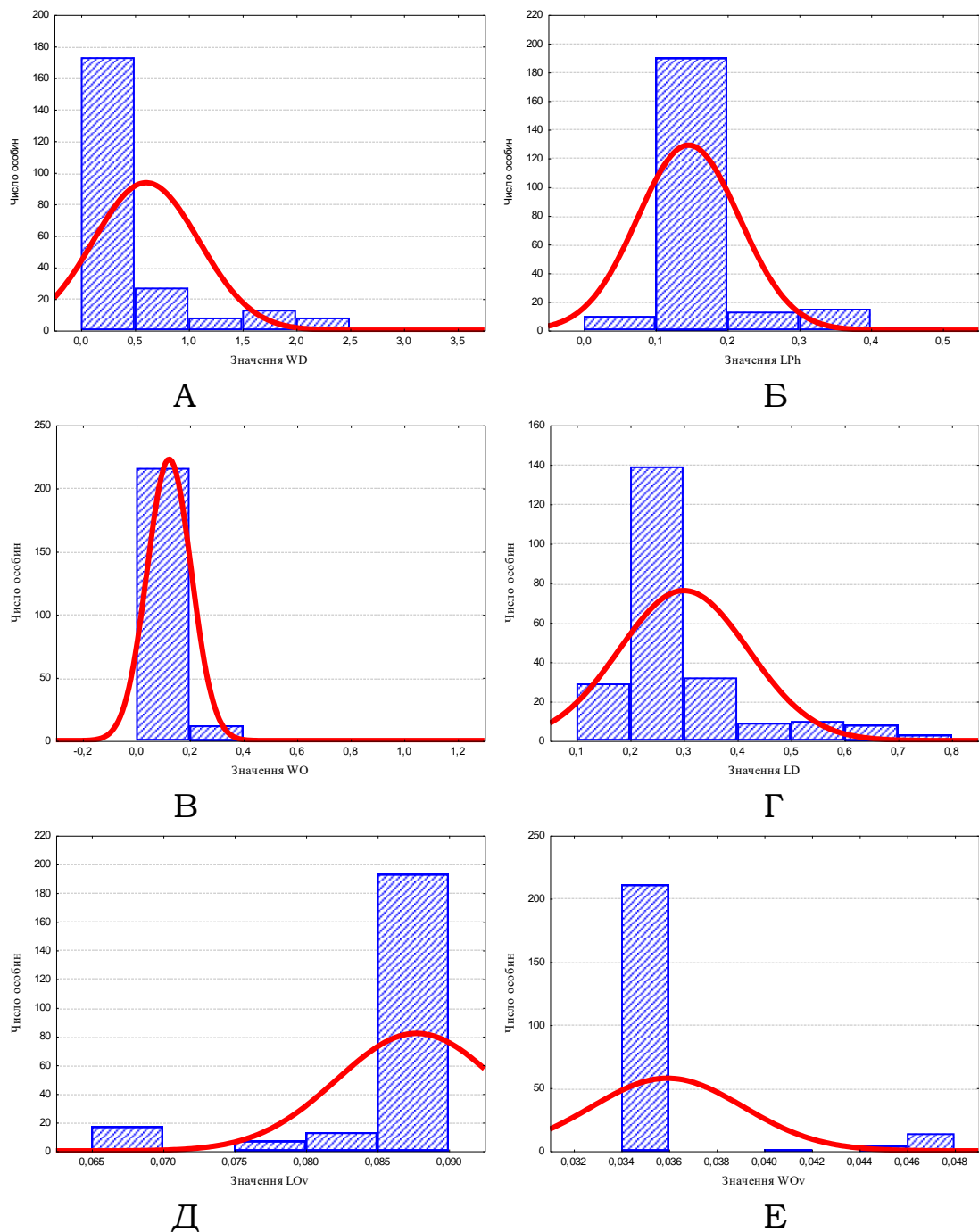


Рис. 3.4. Розподіл досліджених екземплярів роду *Aspidogaster* за співвідношеннями морфометричних ознак:
 А – за шириною диску (WD); Б – за довжиною глотки (LPh); В – за шириною яєчника (WO); Г – за довжиною сім'яника (LT); Д – за довжиною яйця (LOv); Е – за шириною яйця (WOv).

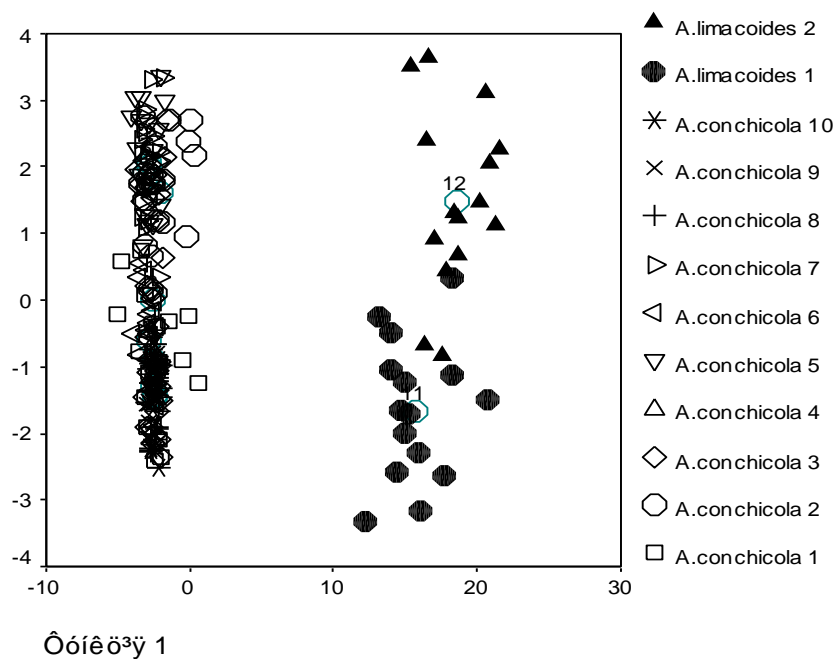


Рис. 3.5. Розподіл досліджених екземплярів видів роду *Aspidogaster* (Discriminant analysis; linear discriminant function) за морфометричними ознаками.

Деяка відокремленість популяцій *A. limacoides* між собою (рис. 3.5) може спричинятися низкою чинників, зокрема, розмірами хазяїв різних видів. Натомість популяції *A. conchicola* утворюють абсолютно однорідну групу. Найвищі значення кореляції з першою дискримінантною функцією відмічено для ширини диску (WD) і довжини глотки (LPh). А відтак саме ці ознаки тут відіграють найбільшу роль при розмежуванні досліджуваних видів аспідогастрей. Слід наголосити на тому, що перша дискримінантна функція має вирішальне значення, оскільки вона пояснює 93,6% мінливості. Надійним критерієм для розмежування видів є співвідношення довжини і ширини яєць (їхні цифрові значення наведено у таблиці 3.4). У матці *A. limacoides* знаходиться близько 100 яєць, у *A. conchicola* їх дещо більше (до 150).

Подібні результати отримано і методом головних компонент (рис. 3.6).

Таблиця 3.4.

Матриця класифікації за морфометричними ознаками видів роду *Aspidogaster* (Discriminant analysis; linear discriminant function) (ряди: класифікації, що спостерігаються; колонки: передбачені класифікації)

Вид	№	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Коректність класифікації, %
<i>A. conchicola</i> – 1	I	9	2	6	0	3	0	0	0	0	0	0	0	45,0
<i>A. conchicola</i> – 2	II	2	6	4	4	0	1	2	1	0	0	0	0	30,0
<i>A. conchicola</i> – 3	III	6	1	6	1	2	1	0	3	0	0	0	0	30,0
<i>A. conchicola</i> – 4	IV	1	2	2	8	0	1	4	2	0	0	0	0	40,0
<i>A. conchicola</i> – 5	V	1	1	2	1	7	1	5	2	0	0	0	0	35,0
<i>A. conchicola</i> – 6	VI	1	1	4	2	1	7	2	2	0	0	0	0	35,0
<i>A. conchicola</i> – 7	VII	0	1	2	1	3	3	9	1	0	0	0	0	45,0
<i>A. conchicola</i> – 8	VIII	0	0	3	1	1	2	1	5	2	5	0	0	25,0
<i>A. conchicola</i> – 9	IX	0	0	0	0	0	0	0	0	18	2	0	0	90,0
<i>A. conchicola</i> – 10	X	1	0	0	2	1	2	0	1	8	5	0	0	25,0
<i>A. limacoides</i> – 1	XI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	100,0
<i>A. limacoides</i> – 2	XII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	12	80,0
Кількість, екз.		21	14	29	20	18	18	23	17	28	12	18	12	46,52

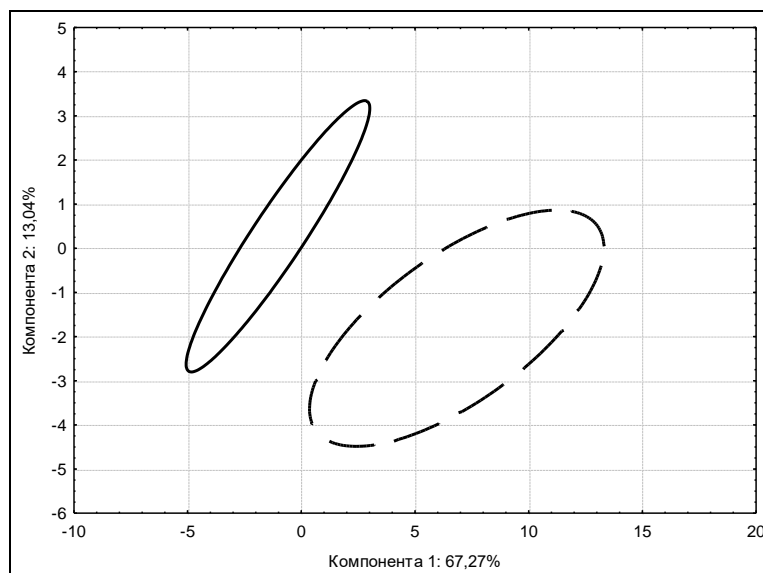


Рис. 3.6. Хмари розсіяння двох видів роду *Aspidogaster* у просторі головних компонент, побудованих на основі лінійних параметрів (*A. conchicola* – суцільна лінія, *A. limacoides* – пунктирна лінія).

Як видно з малюнка 3.6, хмари розсіяння досліджуваних видів аспідогастрей зовсім не перекриваються, що свідчить про принципові відмінності між ними за лінійними параметрами та характером їх мінливості.

Кластерний аналіз сукупності усіх узятих разом кількісних і якісних ознак обох досліджуваних видів аспідогастрей також показав, що *A. conchicola* і *A. limacoides* утворюють два різко відмежованих один від одного кластери (рис. 3.7), що є ще одним доказом їх видової самостійності.

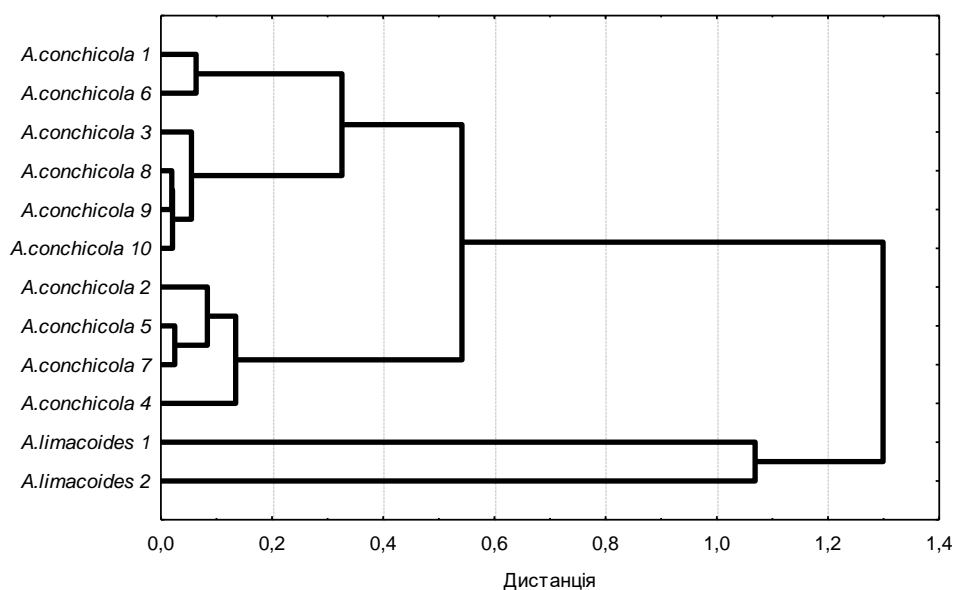


Рис. 3.7. Дендрограма подібності (Cluster analysis; hierarchical tree plot), побудована на основі сукупності усіх метричних характеристик гельмінтів роду *Aspidogaster*.

Отже, у фауні України наявні два види аспідогастрей (Павлюченко, 2007б). Наводимо переописи цих гельмінтів, складені з урахуванням як літературних відомостей, так і нових, отриманих нами даних.

***Aspidogaster conchicola* Baer, 1827**

(syn.: *A. antipai* Lepsi, 1931; *A. amurensis* Achmerov, 1956)

(рис. 3.1; 3.2)

Морфологічні особливості. Крупні веретеноподібні черви білого кольору з тілом рожевуватого або жовтуватого відтінку (у залежності від ступеня зрілості). Довжина тіла становить 1,8–3,5, ширина – 0,72–1,4 мм. Диск Бера має розмір 1,45–2,5 x 0,33–0,56 мм. Комірки його розташовані у 4 повздовжні ряди. Їх загальна кількість не перевищує 110. Рот знаходиться на дні ротової лійки. Розміри глотки становлять 0,08–0,14 x 0,08–0,14 мм. Кишечник довгий, мішкоподібний, простягається майже до кінця тіла. Яєчник переважно овальної або серцеподібної форми, розмірами 0,14–0,44 x 0,06–0,26 мм. Сім'яник неправильної форми, звичайно дещо видовжений (0,16–0,44 x 0,08–0,33 мм), розташований безпосередньо за яєчником. Бурса цируса розвинена добре, відносно велика, грушоподібної форми (0,17–0,45 x 0,1–0,22 мм). Жовтільники парні, починаються спереду від рівня яєчника, фолікули у вигляді гроноподібних скупчень утворюють бокові переривчасті ряди. Яйця овальні (0,08–0,09 x 0,035–0,045 мм), коричневого кольору. Кількість їх у матці може сягати 150 екз.

Хазяї:

облігатні – *Unionidae*: *Crassiana crassa* (Жохов, Гачина, 1997), *Unio pictorum* (Скрябин, 1952; Куприянова-Шахматова, 1963; Bakker, Davids, 1973; Koubek, 1977; Жохов, Гачина, 1997), *U. purpureus*, *U. nasutus*, *U. radiatus*, *U. cariosus* (Monticelli, 1892; Скрябин, 1952), *U. rhomboideus* (Dollfus, 1953), *U. tumidus* (Куприянова-Шахматова, 1960; 1963; Koubek, 1977), *U. littoralis* (Dujardin, 1845), *U. campanii*, *U. jickeli* (Sonsino, 1892), *Anodonta anatine* (Baer, 1827; Monticelli, 1892; Steinberg, 1931; Скрябин, 1952; Тимофеева, 1972б; Bakker, Davids, 1973; Koubek, 1977), *A. cellensis* (Baer, 1827; Monticelli, 1892; Скрябин, 1952; Wasielewski, Drozdowski, 1995), *A. ventricosa* (Baer, 1827; Monticelli, 1892; Скрябин, 1952), *A. cygnaea* (Dujardin, 1845; Скрябин, 1952; Куприянова-Шахматова, 1960; 1963; Godeanu, 1969; Bakker, Davids, 1973; Koubek, 1977), *A. fluviatilis*, *A. lacustris* (Leidy, 1858; Monticelli, 1892; Скрябин, 1952), *A. marginata* (Monticelli, 1892; Скрябин, 1952), *A. corpulenta* (Скрябин, 1952; Huehner, 1984;

1987), *A. piscinalis* (Godeanu, 1969), *A. grandis* (Danford, Joy, 1984; Huehner, 1984; 1987), *A. suborbiculata* (Dollfus, 1958), *Pseudanodonta complanata* (Gentner, 1971), *Cristaria plicata* (Дворядкин, 1976; Евтушенко, Потрохов, Зиньковский, 1993), **Amblemidae**: *Amblema plicata* *Tritogonia verrucosa* (Danford, Joy, 1984), *Quadrula undulate* (Срябин, 1952), *Q. pustulosa* (Dawes, 1941; Срябин, 1952), *Quadrula quadrula* (Hendrix, Short, 1965; Hendrix, Vidrine, Hartenstine, 1985), **Corbiculidae**: *Corbicula consobrina*, **Paludomidae**: *Cleopatra bulimoides* (Sonsino, 1892), **Lampsilidae**: *Lampsilis radiata* (Danford, Joy, 1984), *L. siliguoidea*, *L. ventricosa*, *Ligumia subrostrata*, *Lasmigona complanata*, *Actinonaias carinata*, *Pleurobema sintoxia* (Huehner, 1984; 1987), *Leptodea fragilis*, *Plethobasus cyphius* (Hendrix, Short, 1965; Hendrix, 1968), *P. coccineum* *P. cordatum*, **Bithyniidae**: *Bithynia tentaculata* (Жохов, Гачина, 1997), **Viviparidae**: *Viviparus lapillorum*, *V. unicolor*, *V. catayensis* (Eckmann, 1932), *V. malleatus*, *V. japonicum*, *V. livescens* (Huehner, Etges, 1971; Huehner, 1984; 1987);

факультативні: Dreissenidae – *Dreissena polymorpha* (Toews, Beverley-Burton, Lawrimore, 1993; Старобогатов, 1994; Molloy, 1997; Laruelle, Molloy, Roitman, 2002); **риби** – *Mylopharyngodon piceus*, *Ctenopharyngodon idella*, *Cyprinus carpio*, *Leuciscus apheriops*; **черепахи** – *Amyda sinensis* (Скрябин, 1952; Yamaguti, 1963; Дворядкин, 1976; Евтушенко, Потрохов, Зиньковский, 1993).

У водоймах України:

облігатні хазяї – Unionidae: *Batavusiana nana carnea*, *B. fuscula fuscula*, *B. musiva gontieri*, *B. irenjensis* (Минюк, 2001, Павлюченко, 2004а; 2006б; 2007а; Мельниченко, Павлюченко, 2005; Уваєва, Павлюченко, 2005в; Stadnychenko, Melnychenko, Pavluchenko, 2006);

Unio pictorum ponderosum, *U. rostratus rostratus*, *U. limosus graniger*, *U. conus borysthenticus*, *U. tumidus falcatus* (Иванцев, 1979; Стадниченко, 1983; 1984; Юришинец, 1997; Юришинець, 1999; Минюк, 2001; Минюк, 2001; Павлюченко, 2004в; 2004г; 2005а; 2005б; 2005ж; 2006а; 2006б; Уваєва, Павлюченко, 2005; Єрмошина, Павлюченко, 2009; 2010; 2012);

Anodonta cygnaea, *A. stagnalis*, *A. zellensis micheli* (Иванцев, 1979; Юришинець, 1999; Павлюченко, 2005а; Єрмошина, Павлюченко, 2009; 2010; 2012);

Colletopterum minimum, *C. ponderosum rumanicum*, *C. piscinale falcatus*, *C. subcirculare plattenicum* (Иванцев, 1979; 1987; Стадниченко, 1983; Юришинець, 1999; Павлюченко, 2004а; 2004в; 2004г; 2005а; 2005б; 2006б);

Pseudanodonta complanata complanata, *P. kletti*; *P. elongata tanousi*; *Sinanodonta woodiana* (Стадниченко, 1983; Юришинець, 1999; Павлюченко, 2004а; 2004г; 2005а; 2006; Мельниченко, Павлюченко, Гураль, 2005; Павлюченко, Мельниченко, Гарбар, 2007; Єрмошина, Павлюченко, 2016; Yuryshynets, Krasutska, 2009; Stadnychenko et al., 2005).

факультативні – **Dreissenidae**: *Dreissena polymorpha* (Черногоренко, 1989).

Локалізація: у молюсків – перикардій, нирки, мантийна порожнина, у риб і черепах його знаходять у кишечнику.

Поширення: в Україні поширений скрізь, окрім гірських зон Криму і Карпат. Загальне поширення – Європа, Азія, Північна Америка, Африка.

***Aspidogaster limacoides* Diesing, 1834**

(syn.: *A. donicum* Popoff, 1926)

(рис. 3.1; 3.3)

Морфологічні особливості. М'язисті товсті черви білого кольору з рожевим, жовтуватим або коричнюватим відтінком. Тіло широкоовальне, звужене до кінців. Довжина його становить 2,0–3,6, ширина – 1,0–1,8 мм. Прикріплювальний диск займає всю вентральну сторону тіла (1,6–2,8 x 1,3–2,6 мм). Комірки його розташовані у 4 повздовжні ряди. Їх загальна кількість не перевищує 74. Рот знаходиться на дні ротової лійки. Розміри глотки становлять 0,22–0,47 x 0,23–0,5 мм. Кишечник простий, мішкоподібний, простягається майже до кінця тіла. Яєчник розмірами 0,22–0,6 x 0,13–0,44 має вигляд реторти, вузька частина якої розміщена позаду (0,32 x 0,2 мм). Великий бобовидний сім'яник (0,35–0,72 x 0,16–0,46 мм) лежить одразу за яєчником. Бурса цируса розвинена добре, відносно велика, грушоподібної форми (0,29–0,54 x 0,16–0,3 мм). Жовтівники парні, починаються спереду від рівня яєчника, дрібні фолікули утворюють суцільні тяжі. Лаурерів канал впадає в один із каналів видільної системи. Яйця коричневі (0,07–0,08 x 0,036–0,047 мм). У матці одночасно перебуває до 100 яєць.

Хазяї:

облігатні – **Cyprinidae**: *Rutilus rutilus*, *R. frissi* (Скрябин, 1952; Грезе, 1975; Мовчан, Смірнов, 1981; Исков, 1987; Жохов, Касьянов, 1994; Жохов, 2000); *Abramis brama*, *A. sapa*, *A. ballerus* (Попов, 1926; Скрябин, 1952; Шаова, 1969; Мовчан, Смірнов, 1981; Давидов и др., 2005); *Leuciscus idus*, *L. cephalus*, *L. leuciscus*, *L. dobula* (Скрябин, 1952; Мовчан, Смірнов, 1981; Титар, 1989; Жохов, 2000); *Blicca bjoerkna* (Yamaguti, 1963; Грезе, 1975; Исков,

1987; Титар, 1989; Жохов, 2000); *Vimba vimba* (Yamaguti, 1963; Шаова, 1969; Мовчан, Смірнов, 1981); *Aspius aspius* (Yamaguti, 1963; Коваль, 1965; Грезе, 1975; Мовчан, Смірнов, 1981); *Cyprinus carpio* (Yamaguti, 1963; Грезе, 1975); *Scardinius erythrophthalmus* (Yamaguti, 1963; Мовчан, Смірнов, 1981); *Chondrostoma nasus* (Мовчан, Смірнов, 1981); *Barbus brachicephalus* (Dollfus, 1956); **Siluridae**: *Silurus glanis* (Маркевич, 1951; Быховский, 1962); **Gobiidae**: *Gobio gobio* (Скрябин, 1952); *Gobius fluviatilis*, *N. melanostomus* (Маркевич, 1951; Грезе, 1975).

факультативні – Dreissenidae: *D. polymorpha* (Нагибина, Тимофеева, 1971; Тимофеева, 1972б; Старобогатов, 1977; Куперман, Жохов, Попова, 1994; Юришинець, 1999); *D. bugensis* (Юришинець, 1999; Попова, Биочино, 2001); **Cardiidae**: *Cardium* sp., *Adacna* sp., **Pisidiidae**: *Sphaerium* (Нагибина, Тимофеева, 1971).

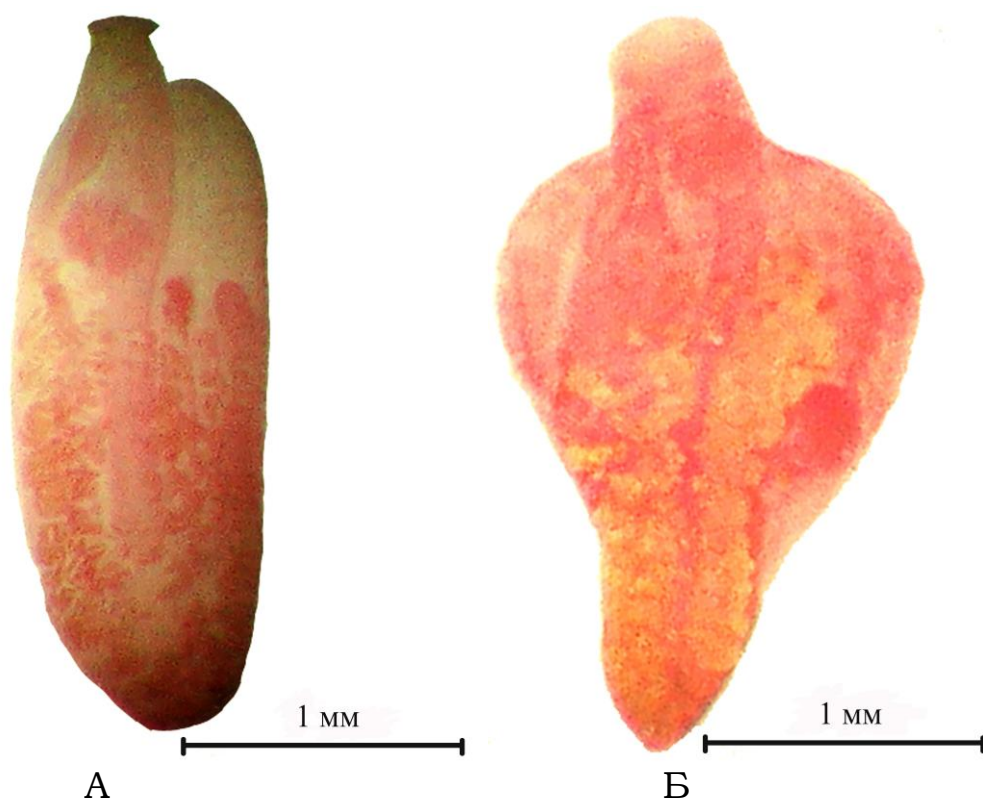
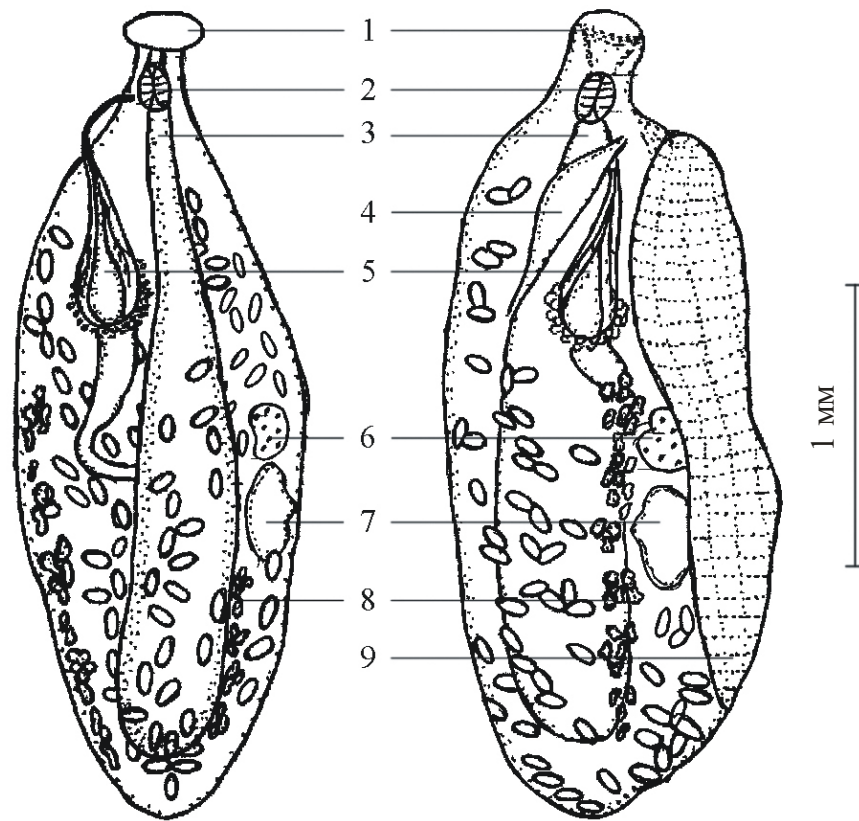
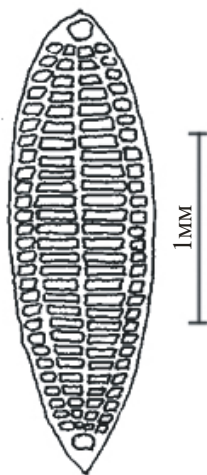


Рис. 3.1. Аспідогастреї України: А – *Aspidogaster conchicola* (із навколосерцевої сумки *U. tumidus*, р. Південний Буг, м. Хмільник (Вн.)); Б – *Aspidogaster limacoides* (із кишечника *Rutilus rutilus*, Кременчуцьке вдсх., м. Світловодськ (Кр.)). Фото. Оригінал.



A

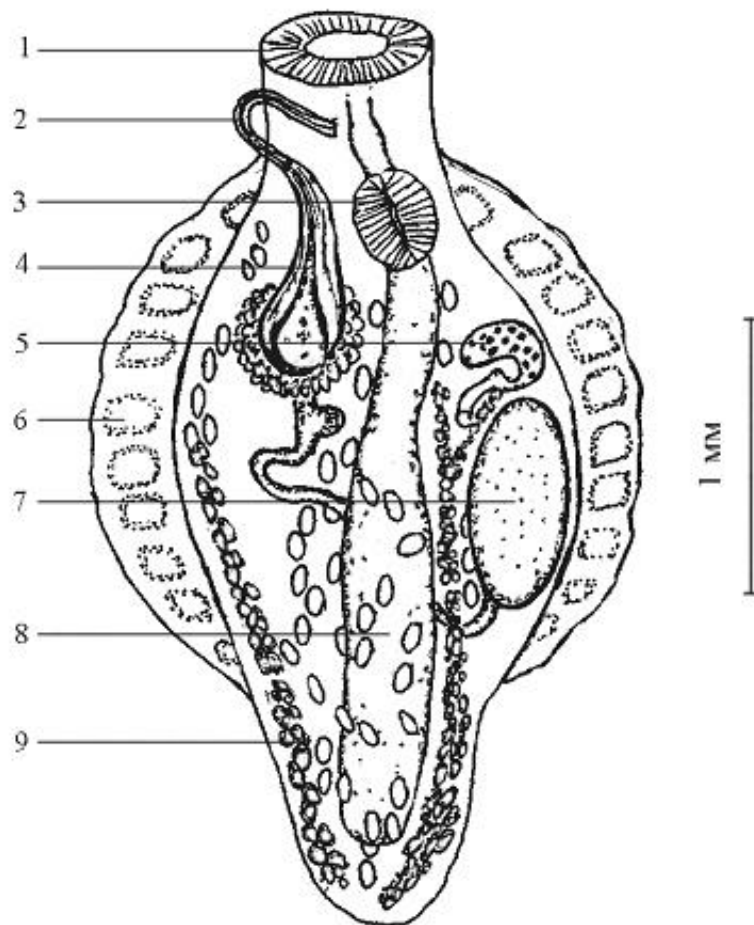


Б

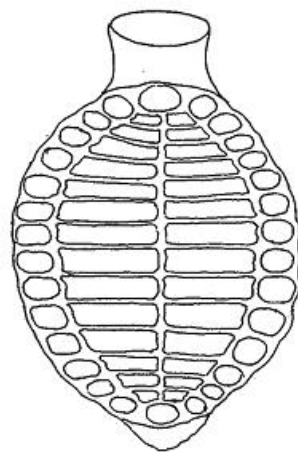


В

Рис. 3.2. *Aspidogaster conchicola* (із навколосерцевої сумки *U. tumidus*, р. Південний Буг, м. Хмільник (Вн.)): А – загальна будова тіла (1 – ротова лійка, 2 – глотка, 3 – кишечник, 4 – метратерм, 5 – сумка цируса, 6 – яєчник, 7 – сім'яник, 8 – жовтківники, 9 – прикріплювальний диск); Б – схема розташування комірок у диску Бера; В – яйце. Оригінал.



А



Б



В

Рис. 3.3. *Aspidogaster limacoides* (із кишечника *Rutilus rutilus*, Кременчуцьке вдсх., м. Світловодськ (Кр.)):
 А – загальна будова тіла (1– ротова лійка, 2 – цирус, 3 – глотка, 4 – сумка цируса, 5 – яєчник, 6 – диск Бера, 7 – сім'яник, 8 – кишечник, 9 – жовтівники);
 Б – схема розташування комірок у диску Бера;
 В – яйце. Оригінал.

Локалізація: у риб – кишечник, у молюсків – мантийна і перикардiальна порожнини.

Поширення: в Україні річки і водосховища басейнів Чорного та Азовського морів, за її межами – у водоймах Каспійського і Аральського басейнів.

Критеріями, за якими *A. conchicola* і *A. limacoides* вірогідно розрізняються між собою (Павлюченко, 2007б), є співвідношення довжини і ширини диску (LD/WD), ширини диску і тіла (WD/WC), довжини і ширини яєць (LOv/WOv) та низка якісних ознак (табл. 3.4).

Таблиця 3.4

Діагностичні ознаки видової належності гельмінтів роду *Aspidogaster* фауни України

Ознаки	<i>A. limacoides</i>	<i>A. conchicola</i>
Кількісні: LD/WD WD/WC LOv/WOv Кількість комірок диску Бера	1,23±0,026 1,331±0,034 1,863±0,027 до 74	4,236±0,011 0,434±0,003 2,552±0,008 до 110
Якісні: Форма диску Бера Форма комірок диску Форма сім'яника Форма яєчника	Широкоовальний. Комірки двох крайніх рядів майже овальні, у середніх рядах вони прямокутні. Бобовидний. Ретортоподібний.	Видовжено-овальний. У всіх рядах майже однакові, прямокутні. Неправильної форми. Овальний, серцеподібний

РОЗДІЛ 4

ЕКОЛОГО-ПАЗАЗИТОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА БІОЛОГІЧНОЇ СИСТЕМИ “*UNIONIDAE – ASPIDOGASTER CONCHICOLA*”

У 30-ті рр. ХХ ст. виник особливий напрям біологічної науки – екологічна паразитологія, яка розглядає проблему взаємовідношень паразита, хазяїна і навколишнього середовища (Кеннеди, 1978). Її основні теоретичні положення, котрі зазвичай називають “правилами”, були сформульовані В. О. Догелем для хребетних тварин (Догель, 1938; 1962).

Т. О. Гінецинська і Г. А. Штейн вперше застосували правила екологічної паразитології до характеристики паразитофауни безхребетних, зокрема, молюсків (Гинецинская, Штейн, 1961). Ці дослідники довели, що паразитофауна цих тварин залежить як від фізіологічного стану організму хазяїна (середовище першого порядку), так і від безпосередньої або опосередкованої дії абіотичних чинників (середовище другого порядку). Водночас вона у порівнянні з такою хребетних тварин характеризується низкою особливостей. Як правило, зараженість безхребетних тварин невисока, особливо якщо це стосується першого проміжного хазяїна (Гинецинская, 1959; 1983). Крім того, вона характеризується локальністю (мозаїчністю). Це знайшло своє підтвердження при дослідженні паразитофауни регіональних фаун (Черногоренко-Бідуліна, 1958; Куприянова-Шахматова, 1960; Стадниченко, 1982). Однак наявні у літературі відомості у переважній більшості стосуються лише однієї групи паразитів молюсків – трематод. Натомість дані щодо зараженості цих тварин аспідогастреями вкрай обмежені і фрагментарні.

Вперше паразитування *Aspidogaster conchicola* у перлівницевиx України було зареєстровано Г. С. Іванчиком у басейнах річок Прут та Сирет (Іванчик, 1976). Пізніше його було відмічено В.В. Іванцивим у Кременчуцькому водосховищі і у пониззі Дніпра у трьох (Іванцив, 1987), а у гирлі Десни і у верхній ділянці Канівського водосховища – В. І. Юришинцем у чотирьох видів перлівницевиx (Юришинець, 1999). У водоймах Житомирського Полісся видовий склад хазяїв цієї аспідогастреї досліджений детальніше, ніж будь де в Україні. Тут *A. conchicola* до наших досліджень відмічено у 10 видів молюсків родини *Unionidae* (*Batavusiana* – 2, *Colletopterum* – 2, *Unio* – 5, *Pseudanodonta* – 1) (Стадниченко, 1984; Мінюк, 2001; Минюк, 2001). Дані щодо поширення аспідогастрів у інших регіонах України взагалі були

відсутні, тож коло молюсків-хазяїв цього гельмінта в регіоні залишалося до останнього часу не з'ясованим. Не відома була екстенсивність та інтенсивність інвазії більшості видів перлівницевих, залишалися не висвітленими їх залежність від абіотичних, біотичних і антропогенних чинників, не були з'ясовані особливості сезонної динаміки зараження молюсків цим паразитом. З'ясуванню кола означених питань присвячено цей розділ.

4.1. Видовий склад хазяїв і поширення *Aspidogaster conchicola*

Аспідогастрів зареєстровано у всіх 7 видів перлівницевих (додаток А), відомих для території України. За нашими даними, цей гельмінт поширений по всій її території, окрім гірських зон Криму і Карпат (рис. 4.1) (Мельниченко, Павлюченко, 2005; Павлюченко, 2005а; 2005б; 2005ж; 2006б; 2007а; Уваєва, Павлюченко, 2005б; 2005в; 2005г; 2006).

Зустрічальність *Aspidogaster conchicola* у басейнах найголовніших річок України неоднакова. Найнижчі значення цього показника відмічено для басейну Тиси. Найвищу зустрічальність аспідогастрей відзначено у пониззі Дністра, у верхів'ї і пониззі Дніпра (рис. 4.2).

У водоймах різних природно-географічних зон також відмічено досить нерівномірну зустрічальність аспідогастрей. Про це переконливо свідчить графік, представлений на рисунку 4.3. Найвищу зустрічальність відмічено у річках Криму, оскільки у пересихаючих водоймах спостерігається концентрація інвазійного матеріалу.

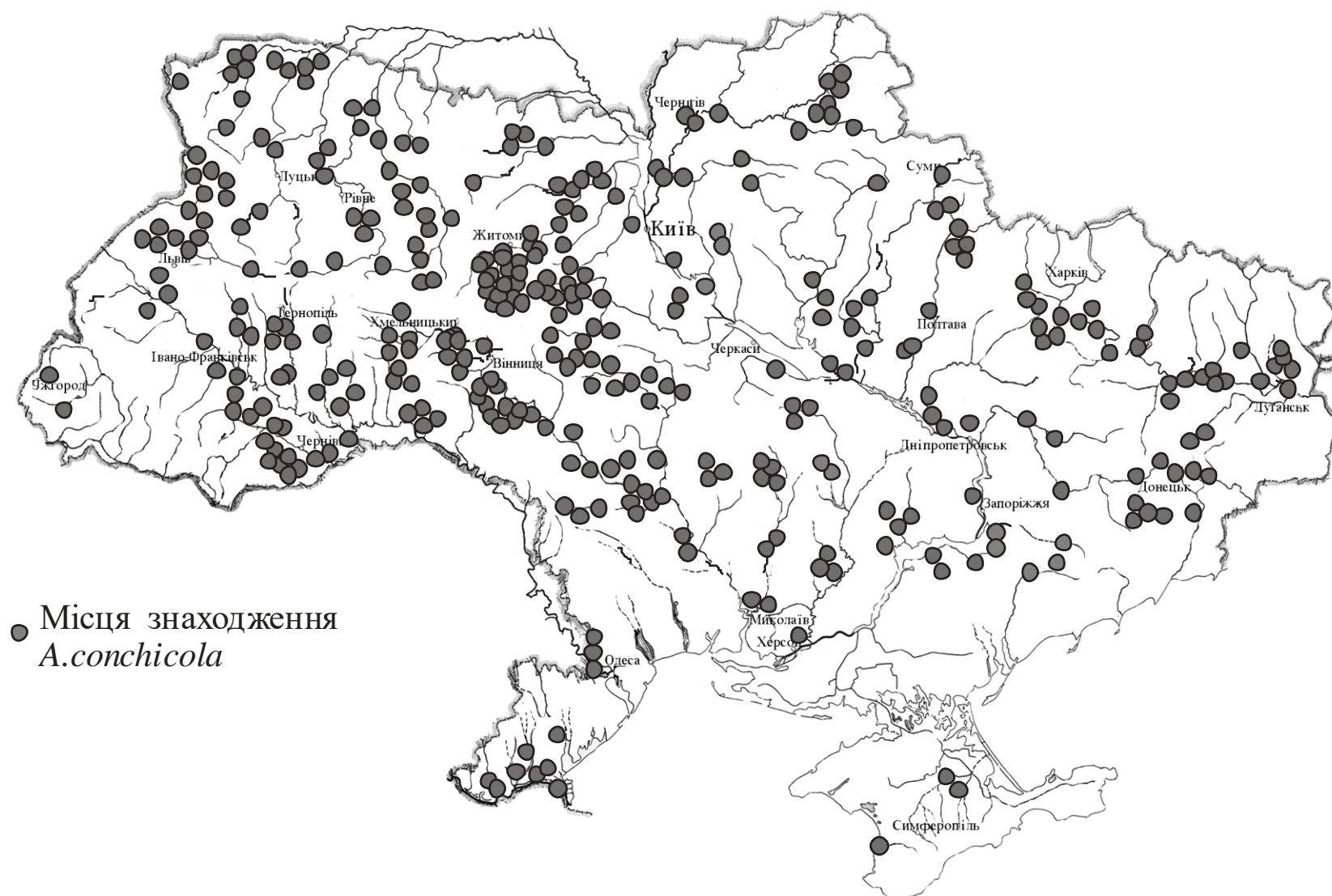


Рис. 4.1. Поширення *Aspidogaster conchicola* у водоймах України.

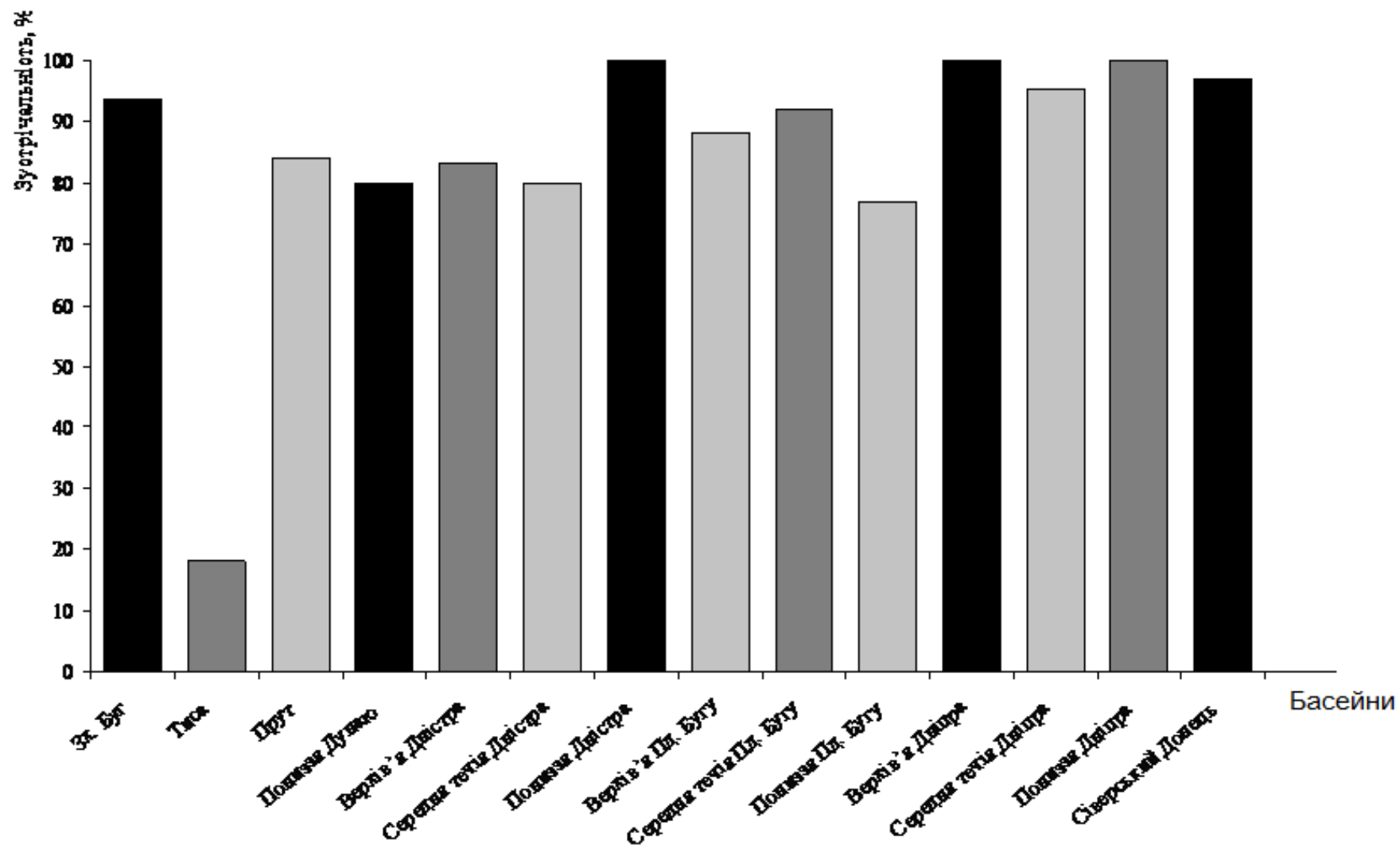


Рис. 4.2. Зустрічальність *Aspidogaster conchicola* у басейнах найголовніших річок України.

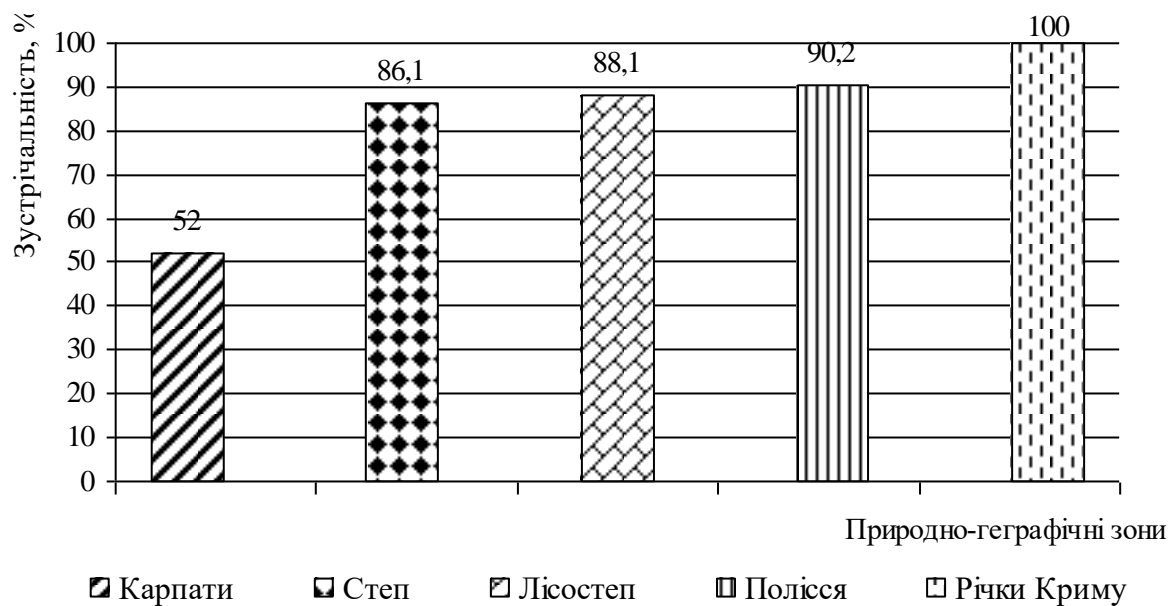


Рис. 4.3. Зустрічальність *Aspidogaster conchicola* у різних природно-географічних зонах України.

Перелік перлівницевих, котрі є хазяями гельмінта *A. conchicola* наведено у таблиці 4.1.

Таблиця 4.1

Перелік перлівницевих-хазяїв *Aspidogaster conchicola* в Україні

Молюск	Басейни					
	Західний Буг	Дунай	Дністер	Південний Буг	Дніпро	Сіверський Донець
<i>U. crassus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>U. pictorum</i>	+	+	+	+	+	+
<i>U. tumidus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>A. cygnea</i>	*	+	+	+	+	+
<i>A. anatina</i>	+	+	+	+	+	+
<i>P. complanata</i>	*	*	+	+	+	+
<i>S. woodiana</i>	*	+	*	*	*	*

Примітка: * – молюски даного виду у зборах відсутні,
+ – молюски заражені аспідогастрями.

Результати дослідження свідчать про те, що *A. conchicola* може паразитувати у всіх видів перлівницевих, незалежно від географічного розташування і гідрологічних особливостей водойм.

Отже, гельмінт *A. conchicola* характеризується широкою гостальною специфічністю. У водоймах України він трапляється у представників 4 родів родини *Unionidae*: *Unio*, *Anodonta*, *Pseudanodonta*, *Sinanodonta* (Павлюченко, 2005в; 2006а; 2006б; Melnychenko, Pavlyuchenko, Stadnychenko, 2005).

У інших регіонах свого ареалу *A. conchicola* зареєстрований у молюсків різних родин і навіть класів. Наприклад, у Північній Америці його відзначено у 9 родів двостулкових молюсків, котрі належать до двох американських родин *Bivalvia* (Hendrix, Vidrine, Hartenstine, 1985). До того ж, цього черва відмічено у різних видів черевоногих молюсків, переважно гребінчастозябрових (*Viviparus unicolor*, *V. lapillorum*, *V. catayensis*, *V. malleatus*, *V. japonicum*, *V. livescens*, рід *Cipangopaludina*), у кишечнику риб і черепах (*Mylopharyngodon piceus*, *Ctenopharyngodon idella*, *Cyprinus carpio*, *Leuciscus aephiops*, *Amyda sinensis*) (Faust, Tang, 1936; Ахмеров, 1956; Yamaguti, 1963; Дворядкин, 1976; Huehner, 1984; 1987; Евтушенко, Потрохов, Зиньковский, 1993).

Як відомо, гостальна специфічність обумовлюється не тільки особливостями самого паразита, а й особливостями хазяїна (Маркевич, 1950). Вона визначається морфологічними характеристиками паразитів і їх хазяїв, їх біохімічними і біологічними особливостями, фізіологічним станом та умовами навколишнього середовища. Так, зрідка у випадках відсутності у біотопі молюсків, котрі є специфічними хазяями паразита, можливе пристосування його до перебування у новому хазяїні (як правило, близько спорідненому) (Гинецинская, 1983).

Найбільшу роль у формуванні широкої гостальної специфічності аспідогастрей відіграли, на нашу думку, як і на думку деяких дослідників (Тимофеева, 1972б), два чинники. По-перше, це середовище існування цих червів, яке є дуже мінливим. Адже перикардій і нирки, в яких зазвичай локалізується *A. conchicola*, мають тісний зв'язок із мантийною порожниною. Рідина, котра знаходиться у цих органах, ізотонічна їхній гемолімфі, однак, містить дещо менше органічних речовин, особливо білкової природи. Гемолімфа, вміст навколосерцевої сумки і нирок, а також мантийна рідина знаходяться у тісному взаємозв'язку завдяки безперервній їх циркуляції. Як відомо, прісноводні молюски дуже чутливі до змін у складі навколишнього середовища і реагують на них відповідними змінами у концентрації солей, рН і інших властивостях гемолімфи. У зв'язку з цим фізико-хімічні показники їх внутрішнього середовища

можуть варіювати у ширших межах, ніж, наприклад, у хребетних тварин. Через це аспідогастреї у організмі молюсків знаходяться під значним впливом середовища другого порядку. Крім цього, саме середовище існування аспідогастрей (середовище першого порядку) надзвичайно близьке за хімічним складом до навколишнього середовища (середовище другого порядку). По-друге, поліспецифічності *A. conchicola* сприяє і пасивне зараження тварин цими гельмінтами. Роль випадковості у цьому випадку досить велика, отож висока ступінь специфічності до певного виду хазяїв значно зменшувала би вірогідність зараження молюсків цими паразитами. Отже відносна непостійність середовища існування аспідогастрей і пасивний спосіб зараження ними молюсків перешкоджають виробленню у аспідогастрей вузької специфічності щодо їх хазяїв. Саме тому *A. conchicola* притаманна здатність паразитувати у дуже широкому колі хазяїв.

Встановлено, що різні види перлівницевих відзначаються неоднаковим рівнем зараженості їх цим гельмінтом.

Для *U. crassus* притаманні невисокі значення екстенсивності інвазії аспідогаestreями та індексу рясоти. До того ж молюски цього виду здебільшого поширені на заході і півночі України, а в інших її регіонах трапляються переважно лише їх поодинокі екземпляри (Мельниченко, Янович, Корнюшин, 2004; Уваєва, Павлюченко, 2005б; 2006; Павлюченко, 2006б; Stadnychenko, Melnychenko, Pavluchenko, 2006). Саме тому зустрічальність *A. conchicola* в *U. crassus* низька і лише в басейні Західного Бугу дещо вища, ніж в інших регіонах України (рис. 4.4). Нерідко за низької щільності поселення вид виявляється зовсім вільним від інвазії (рис. 4.5)

Екстенсивність інвазії *P. complanata* відносно невисока, проте у цього виду відзначено високі показники інтенсивності інвазії і індексу рясоти (рис. 4.6). Однак несправжні беззубки характеризуються мозаїчним поширенням і зазвичай трапляються досить рідко (Мельниченко, Янович, Корнюшин, 2004; Мельниченко, Павлюченко Гураль, 2005; Stadnychenko et al., 2005). Щільність поселення цих молюсків, як правило, низька. Так, найменші значення цього показника характерні для річок басейну Тетерів і становлять 0,2–0,3 екз./м². Найбільша щільність населення реєструється в річках басейну Дністер. Для водойм інших річкових басейнів характерні середні значення цього показника (Єрмошина, Павлюченко, 2016).

Тому у водоймах України молюски *U. crassus* і *P. complanata*, на нашу думку, не відіграють значної ролі у підтриманні абсолютної чисельності популяцій *A. conchicola*.

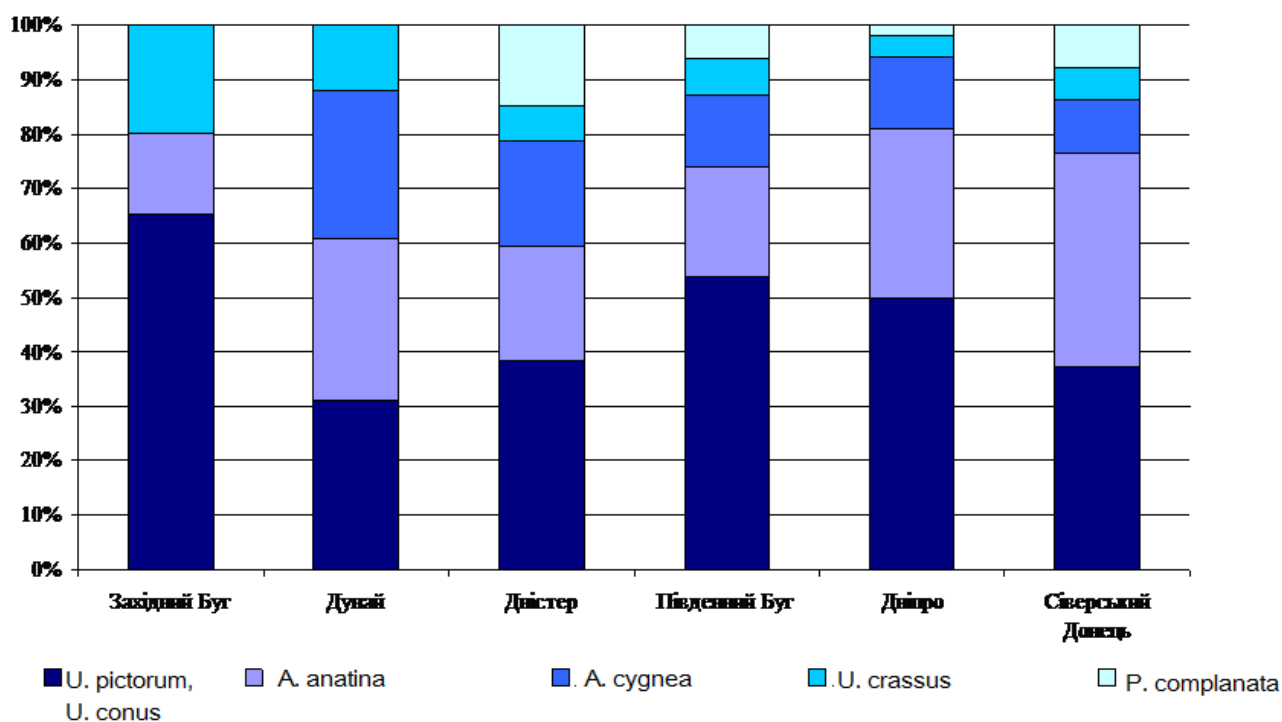


Рис. 4.4. Розподіл (%) *Aspidogaster conchicola* у перлівницевих різних родів за зустрічальністю.

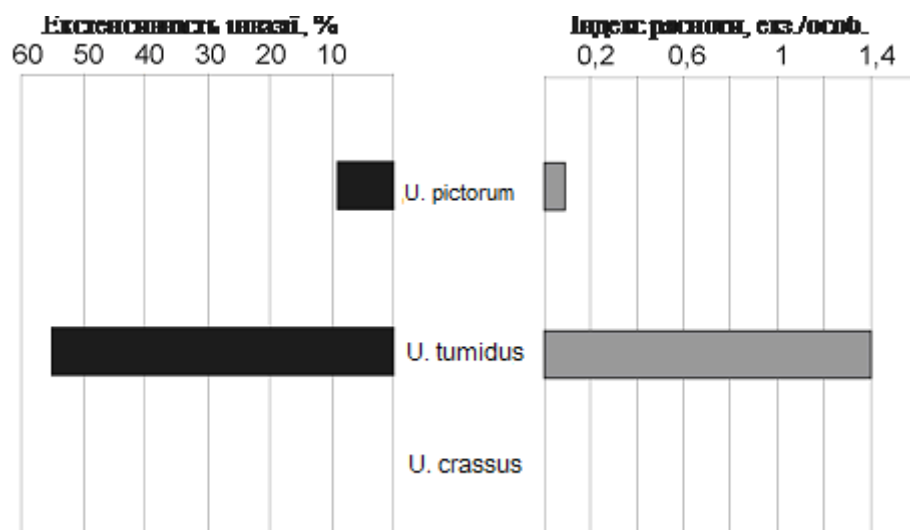


Рис. 4.5. Зараженість перлівницевих гельмінтом *Aspidogaster conchicola* (р. Недільщина, с. В. Дорошів (Лв.)).

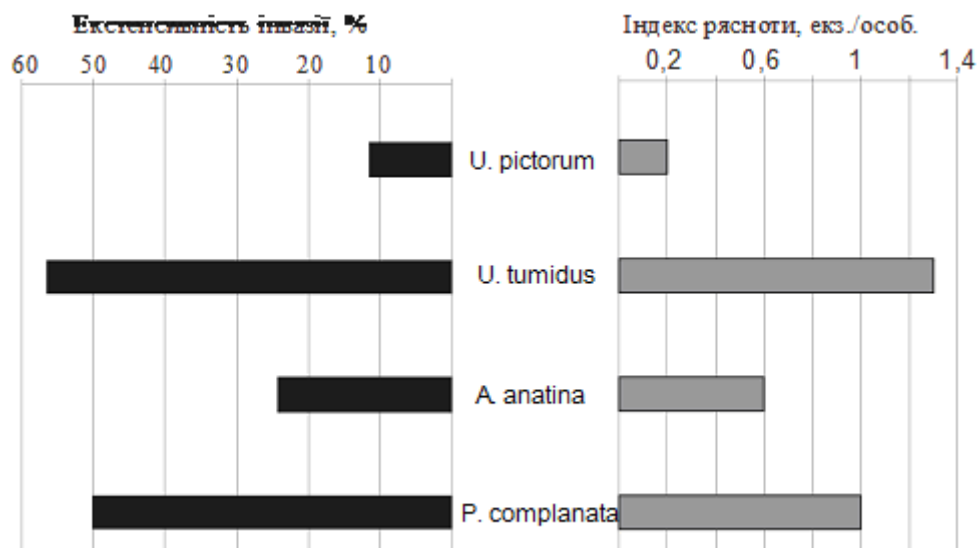


Рис. 4.6. Зараженість перлівницевих гельмінтом *Aspidogaster conchicola* (р. Південний Буг, м. Хмільник (Вн.)).

У більшості річкових басейнів України (окрім Західного Бугу) найвищі значення зустрічальності аспідогастрів зареєстровано у *U. tumidus* і *A. anatina* (рис. 4.4), так само як і у цих тварин із більшості ландшафтно-кліматичних зон, окрім Карпатської та Кримської. До того ж ці види характеризуються досить високою екстенсивністю інвазії *A. conchicola*, котра подекуди досягає навіть 100%.

З родини перлівницевих найбільш поширеними в Україні є *U. pictorum*, *U. tumidus*, *A. anatina* (Стадниченко, 1984; Янович, 2013). Однак, як показали наші дослідження, нерідко головний хазяїн *A. conchicola* – це не той вид перлівницевих, котрий домінує у біотопі.

Було проаналізовано видовий склад і структури (за щільністю поселення) угруповань перлівницевих кількох біотопів із різними природними умовами та розподіл аспідогастрів за видами хазяїв.

Залежно від того, яка частка популяції аспідогастрів зосереджена в особинах певного виду молюсків, розрізняємо такі категорії хазяїв:

1. Головний хазяїн – такий вид *Unionidae*, в якому перебуває 30% і більше особин аспідогастрів, знайдених у певному біотопі.
2. Другорядні хазяї – ті перлівницеві, в яких знайдено 20-29% особин аспідогастрів.
3. Допоміжні хазяї – такі види молюсків, у яких знайдено 10-19% особин аспідогастрів.

4. Рідкісні хазяї – це ті, у яких знайдено менше 10% особин аспідогастрів.

Перше, що спадає на око, це те, що, з одного боку, у кожному угрупованні домінує один вид молюсків, а з другого те, що в кожному випадку виділяється один вид перлівницевих, у якому зосереджено найбільше особин аспідогастрів, іноді досить значна їх частка (до 80%).

Так, у Південному Бузі (м. Хмільник Вінницької обл.) домінує *U. tumidus* (37%), він же є і головним хазяїном, у якому зосереджена більша частка аспідогастрів (рис. 4.7). Другорядним хазяїном аспідогастрей є *A. anatina* (23%), частка якого в угрупованні молюсків становить 26%. Роль допоміжного хазяїна виконує *U. pictorum* (11%), хоча частка цього виду у малакоценозі досить значна – 32%. Рідкісним видом у вибірці з Південного Бугу є *P. complanata* (частка його – 5%). Цей молюск є також і рідкісним хазяїном аспідогастрів (8%).

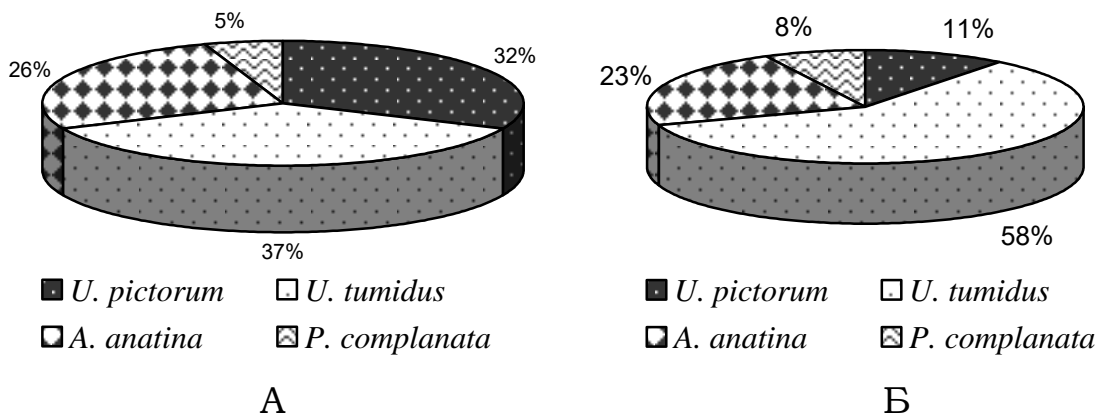


Рис. 4.7. Структура малакоценозу (р. Південний Буг, м. Хмільник (Вн.)) за щільністю поселення перлівницевих (А) і за розподілом у ньому *Aspidogaster conchicola* (Б).

Подібне спостерігаємо і у р. Репіді (с. Матроска Одеської обл.) (рис. 4.8). У цьому біотопі в угрупованні перлівницевих також домінує *U. tumidus* (48%), котрий є тут головним хазяїном аспідогастрів (64%), а *U. pictorum* виконує роль допоміжного хазяїна (12%), хоча частка останнього у малакоценозі досягає 40%. У той же час другорядним хазяїном, як і у Південному Бузі, є *A. anatina* (23% аспідогастрів), хоча частка цього виду серед інших молюсків становить лише 8%. Досить рідкісний у водоймах південно-західного Причорномор'я вселенець із Далекого Сходу *S. woodiana* (Юришинец, Корнюшин, 2001; Янович, Пампура, 2011; 2012), який становить у цьому біотопі 4% від уніонід, що є

тут, і відповідно, виступає у ролі рідкісного хазяїна аспідогастрів (2%).

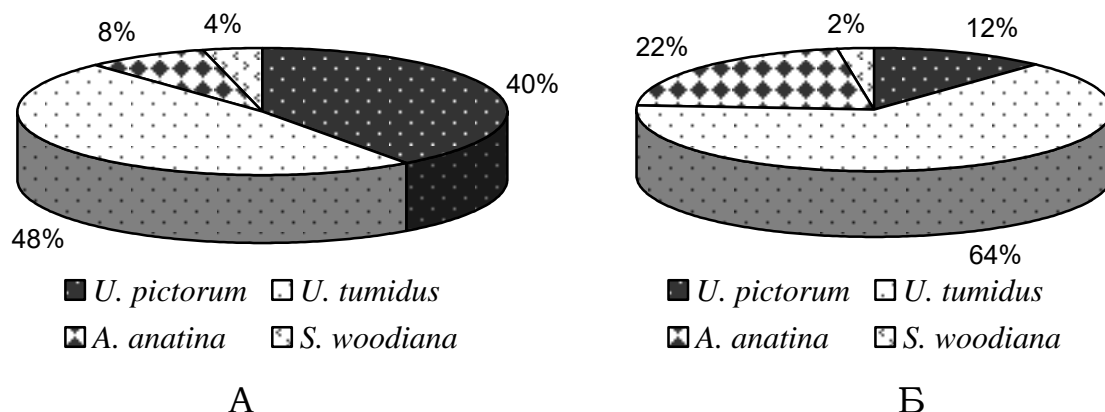


Рис. 4.8. Структура малакоценозу (р. Репіда, с. Матроска (Од.)) за щільністю поселення перлівницевих (А) і за розподілом у ньому *Aspidogaster conchicola* (Б).

Нарешті, у р. Вовк (смт. Летичів Хмельницької обл.) у поселенні перлівницевих домінує *A. cygnea* (53%), який проте виконує тут роль другорядного хазяїна аспідогастрів (29%) (рис. 4.9). Головним же хазяїном є *U. tumidus* (41%), хоча його частка серед молюсків становить лише 20%. Допоміжних і рідкісних хазяїв аспідогастрів серед перлівницевих у цьому біотопі немає.

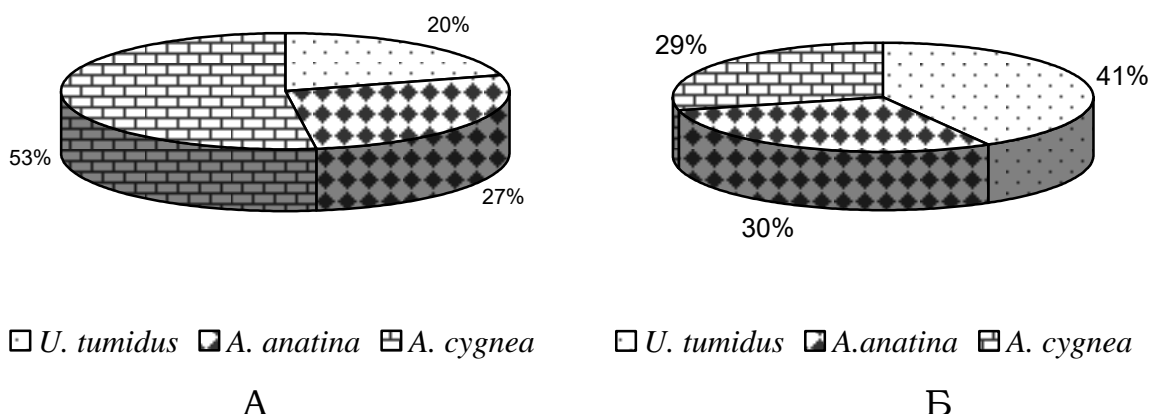


Рис. 4.9. Структура малакоценозу (р. Вовк, смт. Летичів (Хм.)) за щільністю поселення перлівницевих (А) і за розподілом в ньому *Aspidogaster conchicola* (Б).

У структурі угруповання молюсків р. Збруч (м. Скала Подільська Тернопільської обл.) відсутній *U. tumidus*, який зазвичай є, за нашими спостереженнями, головним хазяїном

аспідогастрів (рис. 4.10). У таких умовах роль головного хазяїна виконує *A. anatina*, у якій зосереджено 80% популяції аспідогастрів, хоча частка цього виду серед уніонід становить лише 26%. *U. pictorum*, як і у інших аналізованих вище біотопах, є тут лише допоміжним хазяїном (13%), *U. crassus* – рідкісним хазяїном аспідогастрів.

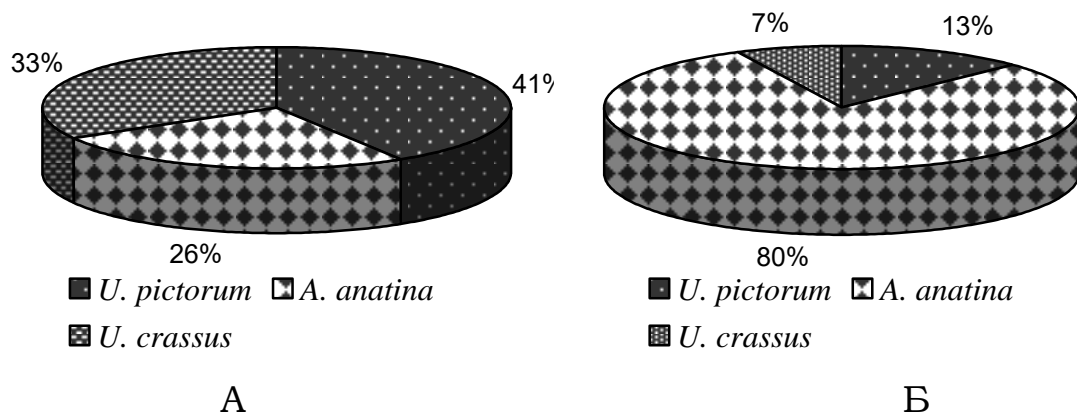


Рис. 4.10. Структура малакоценозу (р. Збруч, м. Скала Подільська (Т.)) за щільністю поселення перлівницевих (А) і за розподілом в ньому *Aspidogaster conchicola* (Б).

Отже, досить часто головним хазяїном аспідогастрів є *U. tumidus*, який одночасно є домінуючим серед перлівницевих, що мешкають у досліджуваних біотопах. Однак *A. cygnea*, яка домінує в одному з біотопів, виконує роль лише другорядного хазяїна аспідогастрів, а головним хазяїном тут є *U. tumidus*, досить рідкісний у цьому малакоценозі. Врешті за відсутності в угрупованні *U. tumidus* головним хазяїном аспідогастрів є *A. anatina*, хоча за щільністю поселення вона займає тут лише третє місце серед перлівницевих. В інших біотопах, у яких наявний цей вид, він є переважно другорядним хазяїном аспідогастрів.

Отже, зараженість аспідогастрами молюсків різних видів у багатовидових угрупованнях перлівницевих суттєво відрізняється. Наведені вище результати аналізів різних таких угруповань свідчать про те, що немає прямої залежності між чисельністю (щільністю поселення) того чи іншого виду молюсків у біотопі і його зараженістю аспідогастрами. Вид, домінуючий у певному угрупованні перлівницевих, не завжди є головним хазяїном локальної популяції аспідогастрів. Із цього випливає, що умови внутрішнього середовища різних видів уніонід не є однаково сприятливим для розвитку *A. conchicola*. Хоча всі досліджені нами види перлівницевих України можуть бути заражені

аспідогастреями (Павлюченко, 2006б), серед них очевидно є більш та менш сприятливі для оселення, розвитку та розмноження цих паразитів хазяї.

Результати аналізу зараженості аспідогастрами окремих видів молюсків, які утворюють угруповання перлівницевих у кожному конкретному біотопі, свідчать про те, що: по-перше, роль окремих видів хазяїв у підтриманні існування місцевої популяції аспідогастрів може суттєво відрізнятися. У певному угрупованні уніонід звичайно вирізняються головні, другорядні, допоміжні, рідкісні хазяї цих паразитів, окремі види молюсків можуть бути зовсім незараженими.

По-друге, чинниками, що визначають місце, значення того чи іншого виду перлівницевих серед хазяїв місцевої популяції аспідогастрів є, з одного боку, відносна чисельність даного виду (щільність поселення), його місце у структурі угруповання уніонід, з другого боку – більша чи менша сприятливість цього виду для оселення, розвитку та розмноження у ньому аспідогастрів, яка визначається комплексом умов внутрішнього середовища тіла хазяїна.

У той же час видовий склад угруповання перлівницевих і відносна чисельність окремих видів молюсків визначається комплексом умов зовнішнього середовища (абіотичних і біотичних), середовища у якому перебувають хазяї аспідогастрів, тобто конкретної водойми чи її певної ділянки.

4.2. Залежність екстенсивності і інтенсивності інвазії перлівницевих аспідогастреями від чинників середовища

Екстенсивність і інтенсивність інвазії перлівницевих гельмінтом *A. conchicola* залежать від природних (біотичних і абіотичних) та антропогенних чинників.

Вплив біотичних чинників. Відомо, що екстенсивність інвазії молюсків різними видами *Plathelminthes*, як правило, зростає із віком хазяїв (Гинецинская, 1968; Стадниченко, 1982). Нами встановлено, що зараженість молодих (до 2-х років) перлівницевих гельмінтом *A. conchicola* зазвичай не перевищує 4,7%. Гадаємо, що це пов'язане з надто коротким терміном перебування таких молюсків у водоймі і через це з низькою ймовірністю зустрічі їх з інвазійними стадіями паразитів. Подібне має місце і стосовно інших плоских червів, зокрема, трематод (Гинецинская, Штейн, 1961). До того ж, слід зважати і на те, що молоді молюски відзначаються невеликими розмірами тіла, що теж може бути перепорою для нормального розвитку в них паразитів. Зараженість усіх досліджених нами видів

перлівницевих збільшується з віком тварин, досягаючи свого максимуму переважно у 7–8-річних особин (рис. 4.11). Це може бути наслідком накопичення гельмінтів у організмі хазяїна, оскільки тривалість життя *A. conchicola* становить, за відомостями одних авторів (Yamaguti, 1963) не менше року, а за відомостями других – кілька років (Dollfus, 1958). Не виключеним є також постійне додаткове зараження за умови великої щільності як популяцій аспідогастрей, так і їх хазяїв у біотопі. Зниження екстенсивності інвазії у молюсків старших вікових груп (7 і більше років), на наш погляд, пов'язане з елімінацією із складу популяції інтенсивно заражених тварин внаслідок патогенного впливу на них паразитів (Павлюченко, 2006а).

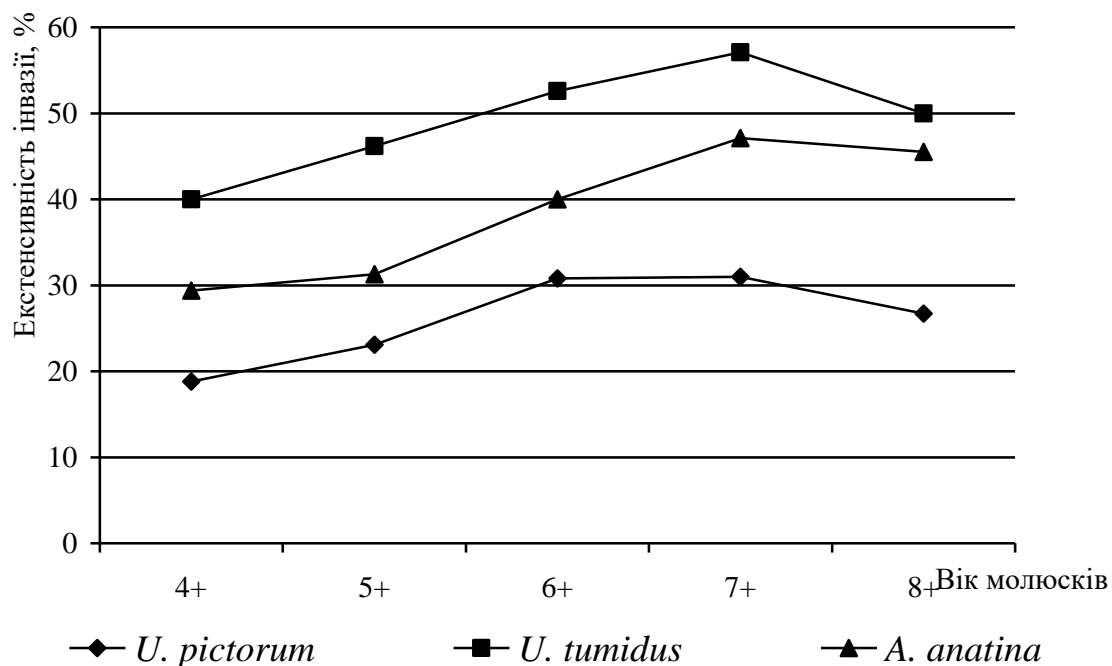


Рис. 4.11. Залежність екстенсивності інвазії перлівницевих гельмінтом *Aspidogaster conchicola* від віку хазяїна.

Стать перлівницевих на рівень їх зараженості аспідогастреями, як з'ясувалося, впливає мало. Як правило, екстенсивність інвазії самців лише трохи вища, ніж така самок (табл. 4.2). Лише в окремих випадках самки були інвазовані дещо сильніше за самців. Відмінностей у екстенсивності і інтенсивності інвазії латентних самок і самок із “зябровою вагітністю” не зареєстровано.

Екстенсивність інвазії молюсків плоскими червами, як правило, прямо пропорційна щільності поселення хазяїв-молюсків (Гинецинская, 1959). У всіх досліджених видів перлівницевих значення екстенсивності і інтенсивності інвазії їх *A. conchicola* зростають із підвищенням щільності поселення їхніх хазяїв (табл.

4.3). Це насамперед пов'язане з тим, що за умови високої щільності їх поселення ймовірність потрапляння яєць аспідогастрів у організм нових хазяїв зростає.

Таблиця 4.2

**Зараженість перлівницевих різної статі гельмінтом
*Aspidogaster conchicola***

Молюск	Самці n	Екстенсивність інвазії, %	Самки n	Екстенсивність інвазії, %
Р. Гнилоп'ять, м. Бердичів (Ж.)				
<i>U. pictorum</i>	24	33,3	30	20
<i>U. tumidus</i>	32	65,6	43	55,8
Р. Тетерів, м. Житомир				
<i>A. anatina</i>	15	26,7	9	33,3
Р. Таранчук, с. Троїцьке (Од.)				
<i>A. anatina</i>	5	60,0	7	57,1
<i>P. complanata</i>	14	64,3	13	61,5
Р. Смотрич, м. Городок (Хм.)				
<i>A. cygnea</i>	17	41,2	14	42,9
Р. Репіда, с. Матроска (Од.)				
<i>S. woodiana</i>	13	23,1	9	33,3

Таблиця 4.3

**Залежність екстенсивності (%) і інтенсивності інвазії
(екз./особ.) гельмінтом *Aspidogaster conchicola* від щільності
поселення перлівницевих**

Молюск	Екстенсивність / Інтенсивність		
	Низька щільність	Помірна щільність	Висока щільність
<i>U. pictorum</i>	16,7±8,8 / 1,3±0,3	27,3±12,9 / 1,5±0,2	34,5±8,8 / 1,7±0,3
<i>U. tumidus</i>	26,7±11,4 / 2,0±0,4	37,5±10,1 / 2,4±0,3	61,3±8,7 / 3,5±0,2
<i>A. anatina</i>	27,3±13,4 / 1,7±0,3	30,8±12,8 / 2,3±0,6	41,2±11,9 / 3,0±0,3

Вплив абіотичних чинників. Молюски родини перлівницевих – це вкрай малорухливі організми. У зв'язку з цим рівень їх зараженості аспідогастреями значною мірою залежить від особливостей біотопу, в першу чергу – від ступеня проточності водойми та її площі. Швидкість течії є одним із лімітуючих чинників, певні параметри якого визначають можливість існування у кожній конкретній водоймі як перлівницевих, так і їх паразитів – аспідогастрів. У водоймах із високою проточністю (швидкість течії понад 1 м/с) щільність поселення молюсків, як правило, дуже низька (0,01–0,1 екз./м²). Окрім того, течія сприяє винесенню вниз по руслу річок яєць *A. conchicola* з таких біотопів, обмежуючи тим самим можливість контакту перлівницевих із цими паразитами. Саме тому у річках із швидкою течією рівень зараженості молюсків аспідогастрами зазвичай помірний. Так, екстенсивність інвазії перлівницевих у Дніпрі становить 7,7–27,3%, у Сіверському Дінці – 6,3 – 29,4%. Причому найнижчі значення цього показника в усіх випадках стосуються молюсків, зібраних у медіалі річок, а найвищі – у особин з тихоплинної рипалі. У молюсків із швидких карпатських річок (р. Уж, с. Оріховця Закарпатської обл.) аспідогастрів не виявлено взагалі.

У водотоках із оліготипом фактора швидкості течії (0–0,1 м/с) екстенсивність інвазії перлівницевих вища, ніж за умов мезотипу цього чинника (0,1–1 м/с) (табл. 4.4). Найбільш зараженими аспідогастреями виявилися молюски із стоячих водойм. Наприклад, екстенсивність інвазії *A. cygnea* (став, с. Слобода Чернівецької обл.) становить 62,5±12,1%, *U. pictorum* (став, с. Велика Кирилівка Вінницької обл.) – 63,2±11,1, *A. anatina* (став, с. Єфремівка Харківської обл.) – 65±10,0, *U. tumidus* (став, с. Федорівка Луганської обл.) – 69,6±9,6.

Наші матеріали підтверджують іще одне з “правил” екологічної паразитології, а саме зворотню залежність рівня зараженості гідробіонтів (отже і молюсків) від розмірів водойми (Гинецинская, 1983). На власних матеріалах ми мали змогу переконатися у тому, що екстенсивність інвазії перлівницевих у великих за площею водоймах, як правило, нижча, ніж у водоймах невеличких. У більшості видів перлівницевих, знайдених на відкритих ділянках водосховищ, зареєстровано невисоку екстенсивність інвазії (табл. 4.5). Інтенсивність інвазії молюсків аспідогастреями тут теж зазвичай низька – 1–2 екз./особ (Павлюченко, 2006а).

Таблиця 4.4

**Залежність екстенсивності інвазії перлівницевих гельмінтом
Aspidogaster conchicola від швидкості течії**

Молюск	Водойма	Екстенсивність інвазії, %
Оліготип (0–0,1 м/с)		
<i>U. crassus</i>	Р. Іршава, с. Сільце (Зк.)	18,2±8,3
<i>U. pictorum</i>	Р. Сільниця, м. Тульчин (Вн.)	20,0±8,9
<i>U. tumidus</i>	Р. Молочниця, с. П'ятигори (К.)	73,7±10,1
<i>A. cygnea</i>	Р. Товмач, с. Товмачик (І.-Ф.)	46,7±12,9
<i>A. anatina</i>	Р. Бульбоха, смт. К. Озеро (М.)	43,8±12,4
<i>P. complanata</i>	Р. Таранчук, с. Троїцьке (Од.)	63,0±9,3
Мезотип (0,1–1 м/с)		
<i>U. crassus</i>	Р. Прут, с. Вовчківці (І.-Ф.)	11,5±6,3
<i>U. pictorum</i>	Р. Прип'ять, с. Вілиця (В.)	11,1
<i>U. tumidus</i>	Р. Гуйва, с. Гуйва (Ж.)	60,0±10,1
<i>A. cygnea</i>	Р. Синюха. смт. Вільшанка (Кр.)	31,8±9,9
<i>A. anatina</i>	Р. Пд. Буг, с. Прибужани (М.)	28,6±12,2
<i>P. complanata</i>	Р. С. Донець, с. Ч. Вишкін (Х.)	33,3±9,6

На рівень зараження перлівницевих аспідогастрями опосередковано впливає характер донних відкладень у водоймі. Відомо, що щільність поселення цих молюсків найвища у біотопах із піщаними, піщано-мулистими, мулистими донними відкладеннями і значно нижча у водоймах із щільним глинистим дном (Мельниченко, Янович, 2000). Водойми з рідкими сірими і чорними мулами взагалі мало придатні для існування перлівницевих. Якщо ці молюски зрідка і трапляються тут, то лише поодинокими екземплярами.

***Aspidogaster conchicola* у перлівницевих із великих за
площею водойм**

Молюск	Місце збору	Екстенсивність, %,	Інтенсивність, екз./особ.
<i>U. pictorum</i> <i>U. tumidus</i>	Каховське вдсх. (м. Василівка (Зп.))	8,3 14,3	1 2
<i>U. pictorum</i> <i>U. tumidus</i> <i>A. cygnea</i>	Каховське вдсх. (с. Ленінське (Дн.))	5,6 18,8 18,2	1 2 1,5
<i>U. pictorum</i> <i>U. tumidus</i>	Кременчуцьке вдсх. (сmt. Градизьк (П.))	7,1 14,3	2 2
<i>U. pictorum</i> <i>U. tumidus</i> <i>A. cygnea</i>	Канівське вдсх. (с. Циблі (К.))	– 16,7 –	– 1 –
<i>U. pictorum</i> <i>U. tumidus</i> <i>A. anatina</i>	Курахівське вдсх. (м. Курахово (Д.))	– 20,0 18,8	– 2 1
<i>U. pictorum</i> <i>U. conus</i> <i>A. anatina</i>	Ладизинське вдсх. (м. Ладизин (Вн.))	– 20,0 5,8	– 1 1
<i>A. anatina</i>	Білозірський лиман (с. В. Зна- м'янка (Зп.))	22,2	2
<i>A. cygnea</i>	Кучурганський лиман (с. Граде- ниці (Од.))	25	1,5

Окрім того, на рівень зараженості молюсків аспідогастреями опосередковано впливає і глибина поселення тварин у водоймі. Найвищі значення екстенсивності інвазії відзначено у тих молюсків, які живуть у прибережній зоні водойм. У таких ділянках завдяки сукупній сприятливій дії низки чинників (низька швидкість течії, оптимальний температурний і газовий режими) щільність поселення перлівницевих переважно висока, що сприяє контакту їх із яйцями гельмінтів. Із зростанням глибини вона різко зменшується і, відповідно, знижується і зараженість молюсків аспідогастреями. Так, екстенсивність інвазії *U. conus* (став,

с. Хажин Житомирської обл.), зібраних у прибережній зоні (0,5–0,8 м), становить $64,5 \pm 8,6\%$, а молюсків, знайдених на глибині 2–2,5 м, – усього лише $36,7 \pm 8,8\%$.

Вплив антропогенних чинників. Антропогенні чинники суттєво впливають на зараженість перлівницевих гельмінтом *A. conchicola*. З одного боку, господарська діяльність людини нерідко призводить до різкого скорочення загальної кількості особин у популяціях, що зменшує можливість контакту гельмінтів із їх хазяями (Уваєва, Павлюченко, 2005б). З іншого боку, внаслідок антропогенного впливу можуть суттєво змінюватися не тільки абсолютна чисельність і щільність популяцій молюсків, але і їхня вікова структура. Як правило, за дії несприятливих умов у першу чергу масово гинуть особини старших вікових груп. Збільшення у складі популяції частки молодих особин, тобто її різке омолодження, у свою чергу, призводить до значного зменшення екстенсивності інвазії перлівницевих аспідогастреями. У такому випадку спостерігаються річні коливання зараженості молюсків *A. conchicola*. Наприклад, у 2003 р. у низці ставків із басейну р. Тетерів (села Велика П'ятигірка, Хажин, Мирославка Житомирської обл.) екстенсивність інвазії перлівницевих цим гельмінтом становила 35–60%. Наприкінці літа – восени воду з них спустили, через що значна частина молюсків старших вікових категорій загинула. Зараженість перлівницевих, які витримали умови обсихання водойми, у 2004 р. не перевищувала 25%.

4.3. Сезонна динаміка зараження перлівницевих гельмінтом *Aspidogaster conchicola*

Загальновідомо, що екстенсивність інвазії безхребетних плоскими червами має сезонні коливання та за графічного відображення здебільшого має вигляд одновершинної кривої (Гинецинская, 1968). Сезонні коливання рівня зараженості гельмінтами пов'язані як із дією температурного чинника, так і зі змінами у складі популяцій їх хазяїв – молюсків. З'ясовано, що в Україні інвазованість аспідогастреями усіх досліджених видів перлівницевих, починаючи з квітня, поступово зростає (рис. 4.12; 4.13).

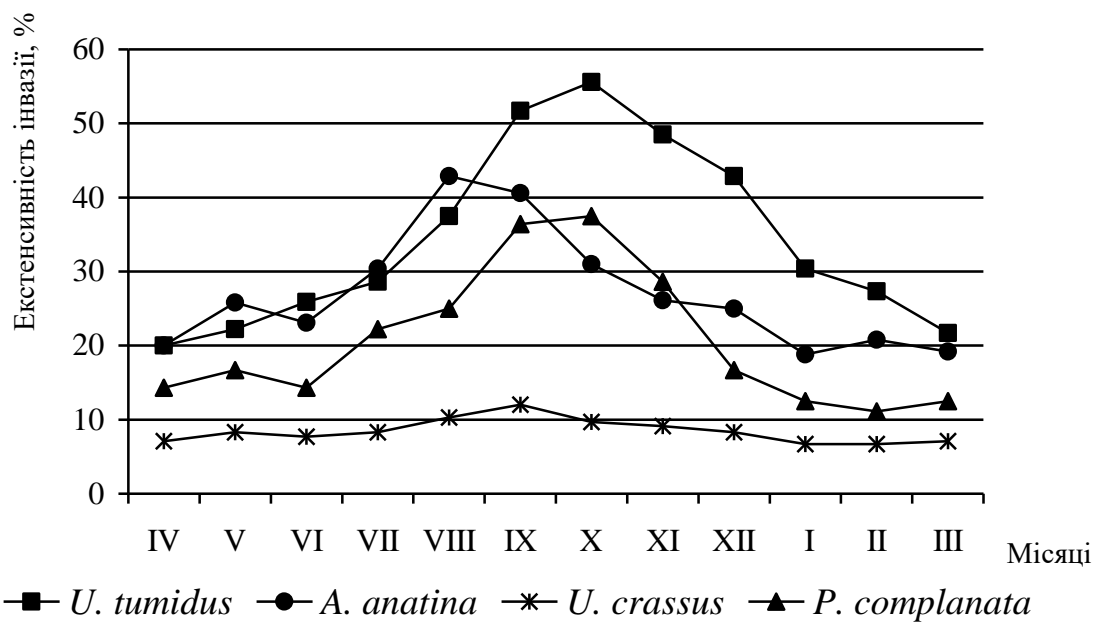


Рис. 4.12. Сезонні зміни екстенсивності інвазії перлівницевих гельмінтом *Aspidogaster conchicola* (р. Південний Буг, м. Хмільник (Вн.)).

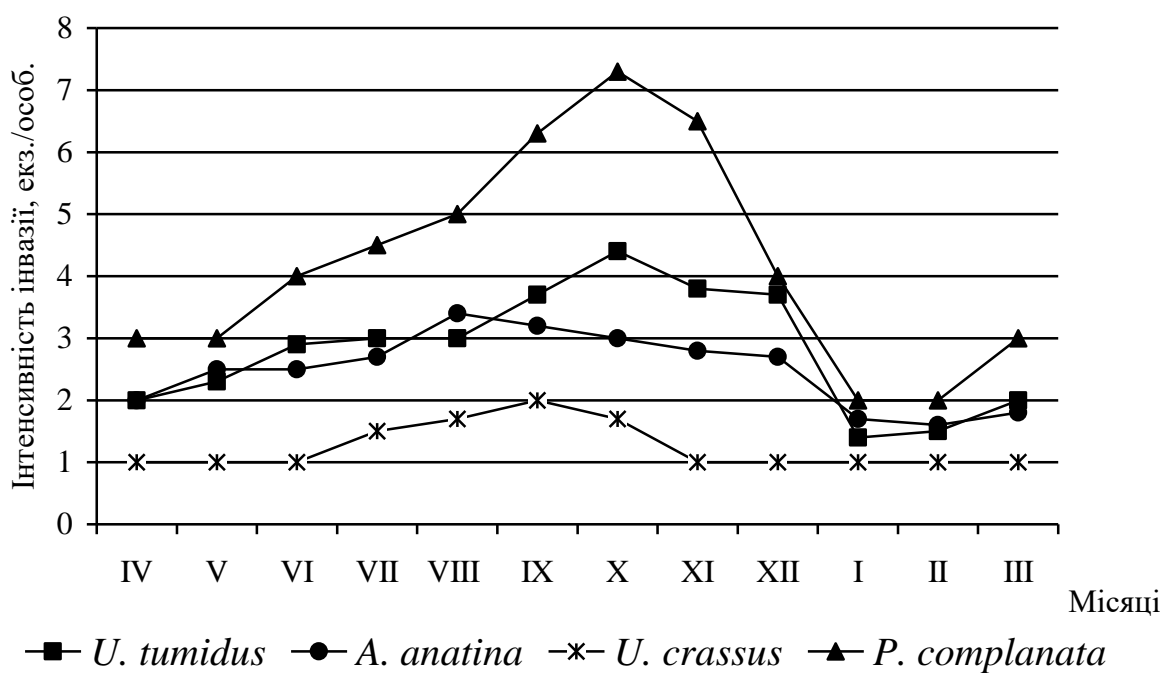


Рис. 4.13. Сезонні зміни інтенсивності інвазії перлівницевих гельмінтом *Aspidogaster conchicola* (р. Південний Буг, м. Хмільник (Вн.)).

Адже саме тоді з'являються перші личинки аспідогастрів (Павлюченко, 2006б), кількість яких від весни до осені прогресуюче зростає. Отож влітку вони трапляються значно частіше, тож паралельно цьому екстенсивність і інтенсивність інвазії молюсків аспідогастрями зростають. Свого максимального

значення ці показники досягають наприкінці літа – на початку осені. У цей період усе частіше і все у більшій кількості зустрічаються ювенільні особини гельмінтів на різних стадіях розвитку. Починаючи з жовтня рівень зараженості перлівницеви́х аспідогастреями знижується. Ймовірно, частина статевозрілих гельмінтів після відкладання яєць восени гине, що і викликає зниження у цей час значень екстенсивності і інтенсивності інвазії їхніх хазяїв. Зменшення цих показників у зимовий період пов'язане, насамперед, із вибірковою загибеллю інтенсивно заражених молюсків внаслідок дії несприятливих чинників середовища (Павлюченко, 2006г).

Отже, гельмінт *A. conchicola* в Україні паразитує у 7 видів перлівницеви́х. Він поширений по всій її території, крім гірських зон Криму і Карпат. У межах України головними хазяями аспідогастрей є переважно *U. tumidus*, за певних умов у цій ролі може виступати *A. anatina*. У більшості випадків *A. anatina* та *A. cygnea* є другорядними хазяями *A. conchicola*, а допоміжним зазвичай виступає *U. pictorum*. Інші види родини *Unionidae*, як правило, є рідкісними хазяями цих паразитів.

Екстенсивність і інтенсивність інвазії молюсків аспідогастреями залежать від абіотичних (швидкість течії, розмір водойми, глибина поселення тварин, характер донних відкладень), біотичних (вік, щільність поселення молюсків) і антропогенних чинників. Сезонна динаміка зараження має вигляд одновершинної кривої. Максимальні значення екстенсивності і інтенсивності інвазії спостерігаються наприкінці літа – на початку осені.

РОЗДІЛ 5

ВПЛИВ ПАРАЗИТУВАННЯ *ASPIDOGASTER CONCHICOLA* НА ДЕЯКІ МОРФОМЕТРИЧНІ, МОРФОЛОГІЧНІ І ФІЗІОЛОГІЧНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПЕРЛІВНИЦЕВИХ

У паразитології паразита і хазяїна прийнято розглядати як єдину біологічну динамічну систему, компоненти якої знаходяться у тісному взаємозв'язку і певним чином впливають один на одного (Хегнер, 1937; Hegner, 1937). Організм хазяїна є середовищем існування і джерелом живлення для паразита. Фізіологічні процеси, які відбуваються у ньому, здійснюють певний вплив на організм паразита. Такі взаємовідношення прийнято називати екофізіологічними (Мошковский, 1954). Вони проявляються у безпосередній взаємодії життєвих функцій обох партнерів біологічної паразито-хазяїнної системи, у взаємних їх пристосуваннях, у реакціях хазяїна і паразита. При паразитизмі, як правило, спостерігаються антагоністичні динамічні взаємовідношення (Догель, 1962). У кожній конкретній паразито-хазяїнній системі можлива перевага то одного, то іншого з її компонентів, або ж між хазяїном і паразитом складається відносна фізіологічна рівновага, котра, однак, є нестійкою і може зміщуватись під впливом різних чинників в один або ж у другий бік (Павловский, 1961; Березанцев, 1964).

Як відомо, результати взаємодії паразита і хазяїна залежать від співвідношення їх властивостей (Мошковский, 1954). Прояв патогенності паразита для хазяїна залежить від тих взаємовідношень, котрі формуються між ними у процесі їх онто- і філогенезу. Один і той же вид паразита може мати неоднакову патогенність для різних видів своїх хазяїв. Інтенсивність патологічного процесу у хазяїна залежить не тільки від безпосереднього впливу паразита на нього, а й від характеру його реакцій на присутність паразита (Березанцев, 1964).

Наявні на сьогодні у літературі відомості щодо впливу *A. conchicola* на організм перлівницевих вкрай обмежені і суперечливі. Одні дослідники вважають, що паразитування аспідогастрей не викликає у їх хазяїв – молюсків жодних патологічних змін (Тимофеева, 1972б). Встановлено, зокрема, що ці гельмінти не впливають на частоту биття війок миготливого епітелію зябер і ноги та на тривалість його виживання у гострому експерименті (Вискушенко та ін., 2001; Черномаз, 2001). Однак існує і інша точка зору, згідно якої *A. conchicola* спричиняють у перлівницевих пошкодження тканин навколосерцевої сумки

(Huehner, Hannan, Garvin, 1989; Wasielewski, Drozdowski, 1995). До того ж гельмінти живляться клітинами гемолімфи цих молюсків (Gentner, 1971). Відомо, що в умовах обсихання (десикація) зараження аспідогастреями впливає на роботу серця *C. piscinale* і на тривалість виживання тварин у таких умовах (Мінюк, 2002). Такі розбіжності у поглядах щодо патогенності *A. conchicola* для *Unionidae*, на нашу думку, пов'язані з тим, що різні дослідники мали справу з неоднаковою інтенсивністю інвазії перлівницевих цими гельмінтами. Ці протиріччя у поглядах на ступінь патогенності *A. conchicola* для їх хазяїв – перлівницевих і спонукали нас з'ясувати, які саме морфометричні, морфологічні і фізіологічні зрушення спостерігаються у інвазованих молюсків і як вони залежать від інтенсивності інвазії перлівницевих аспідогастреями.

5.1. Локалізація *Aspidogaster conchicola* в організмі перлівницевих

Відомо, що *A. conchicola* оселяються у навколосерцевій сумці і нирках перлівницевих. За нашими спостереженнями, відмічено такі прояви локалізації аспідогастрей у тілі молюсків: 1 – гельмінти оселяються тільки у перикардії; 2 – вони розміщені тільки у нирках; 3 – паразити знаходяться одночасно і у навколосерцевій сумці, і у нирках.

У переважній більшості випадків аспідогастреї трапляються тільки у перикардії молюсків (табл. 5.1). Так, у низки видів (*U. crassus* та *S. woodiana*) в окремих місцях збору виявлено лише таку локалізацію цих гельмінтів. Найнижчу зустрічальність гельмінтів у перикардії зареєстровано у *A. cygnea*. У нирках перлівницевих аспідогастреї трапляються значно рідше.

Як бачимо, для *A. conchicola* характерна досить вузька топічна (регіональна) специфічність (Киршенблат, 1941; Шульц, Давтян, 1948), оскільки вони локалізуються лише у кількох органах молюсків. Як правило, такі паразити характеризуються незначною фізіологічною пластичністю у пристосуванні до своїх хазяїв, а тому не можуть оселятися у багатьох їх органах.

З'ясовано, що та чи інша локалізація *A. conchicola* певним чином зумовлена стадією життєвого циклу паразита. Личинка аспідогастрів пасивно потрапляє в організм молюска через ввідний (дихальний) сифон. Звідси вона надходить у мантийну порожнину, мігрує по тілу хазяїна, доки не локалізується в нирках. Згодом через рено-перикардіальні отвори личинка потрапляє у перикардій молюска (Williams, 1942; Тимофеева, 1972б). Саме тому статевозрілі аспідогастреї у переважній більшості випадків

локалізуються у перикардіальній сумці, у той час як личинки усіх чотирьох стадій – у каналах нирок. Вкрай рідко і лише за високої інтенсивності інвазії (більше 10 екз./особ.) статевозрілі гельмінти трапляються і у нирках молюсків (в 5% випадків від загальної кількості інвазованих особин).

Таблиця 5.1

Зустрічальність *Aspidogaster conchicola* у різних органах первісних

Молюск	Місце знаходження	n	Зустрічальність, %		
			перикар- дій	нирки	перикар- дій і нирки
<i>U. crassus</i>	Р. Південний Буг, м. Хмільник (Вн.)	19	100	–	–
<i>U. crassus</i>	Р. Рата, м. Великі Мости (Лв.)	15	93,3	–	6,7
<i>U. pictorum</i>	Р. Гнилоп'ять, с. Райки (Ж.)	66	74,2	6,5	19,4
<i>U. tumidus</i>	Р. Південний Буг, м. Хмільник (Вн.)	109	77,1	8,2	14,7
<i>A. cygnea</i>	Р. Вовк, с. Летичів (Хм.)	20	55,0	15,0	30,0
<i>A. anatina</i>	Р. Південний Буг, м. Хмільник (Вн.)	66	56,1	19,7	24,2
<i>P. complanata</i>	Р. Таранчук, с. Троїцьке (Од.)	17	82,4	–	17,6
<i>S. woodiana</i>	Р. Репіда, с. Матроска (Од.)	19	100	–	–

Найчастіше аспідогастреї розташовуються у місцях стикання передсердь із стінками навколосерцевої сумки (біля 40% випадків). У інших ділянках перикардію вони трапляються значно рідше. Так, поблизу рено-перикардіальних отворів паразитів зареєстровано у 15% випадків, у протилежних їм задніх кутах перикардію – у 20%, у верхній частині навколосерцевої сумки – у 25% випадків. Вважаємо, що це є переконливим свідченням того, що *A. conchicola* уникають контакту з активно діючим шлуночком серця молюсків. Такої ж точки зору притримуються і інші автори, наприклад, М. Є Мінюк (2001).

У нирках паразити переважно бувають розміщені у її зовнішньому коліні. Вкрай рідко трапляються випадки локалізації цих гельмінтів і у залозистому її відділі. Нами *A. conchicola* у цій

частині органу зареєстровано лише в одному випадку – у *U. pictorum* (став, с. Боянівка Чернівецької обл.).

Виявлено, що навколосерцева сумка перлівницевих зазвичай заселена аспідогастреями значно інтенсивніше, ніж нирки. Так, у її порожнині виявлено до 43 екз. цих червів, тоді як у нирках ніколи не спостерігалось одночасно більше 6 екз. зрілих аспідогастрей.

5.2. Залежність основних морфометричних індексів від наявності *Aspidogaster conchicola*

Морфометричні індекси є показниками фізіологічного стану тварин (Шварц, Смирнов, Добринский, 1968). Вони дозволяють надійно оцінити вплив різних чинників як зовнішнього, так і внутрішнього середовища на організм за сукупністю низки непрямих ознак, зокрема, за відносною масою серця, нирок, печінки та інших органів (щодо сирої маси тіла тварин). Для молюсків досліджувались сезонні зміни мантийного, зябрового, печінкового, гонадного індексів (Giese, Hart, Smith, 1967). І. О. Алякринська застосувала серцевий індекс при дослідженні деяких *Gasropoda* у зв'язку з їх пристосуванням до різних умов навколишнього середовища (Алякринская, 1989). До наших досліджень у перлівницевих цю характеристику було встановлено лише для *Unio conus* (Мінюк, 1999). Нами визначені значення серцевого, ниркового, печінкового, зябрового, мантийного індексів для 7 видів молюсків родини *Unionidae* у нормі і за зараження їх аспідогастреями. Зміни у значеннях цих морфометричних індексів використано як показники наявності чи відсутності патогенного впливу аспідогастрей на організм перлівницевих.

З'ясовано, що морфометричні індекси перлівницевих є величинами досить сталими. Вони не залежать ні від статі, ні від віку досліджуваних особин, ні від пори року (окрім гонадного індексу). Не зазнають вони і популяційній мінливості. Усе це підтверджується дослідженнями й інших авторів, зокрема для двостулкового молюска *Tivela stultorum* (Giese, Hart, Smith, 1967).

Види різних родів родини перлівницевих характеризуються неоднаковими значеннями серцевого індексу C_1 . Відповідні дані наведені у таблиці 5.2.

У *U. crassus* показники C_1 найменші. Найбільші же значення цього індексу (0,925–0,965‰) зареєстровано у *A. cygnae* і *S. woodiana*. Другий серцевий індекс (C_2) найменший у *U. crassus* і *P. complanata*, найбільший – у *A. anatina*. У інших перлівницевих ці показники більш подібні за своїми значеннями і займають проміжне положення.

Таблиця 5.2

**Серцеві індекси перлівницевих у нормі і за інвазії їх
*Aspidogaster conchicola***

Молюск	Інвазія	n	$\bar{x} \pm m_x$	Відхи- лення,‰	P, %
1	2	3	4	5	6
C ₁					
U. crassus	Немає	23	0,362±0,013	0,036	98,4
	Є	17	0,398±0,01		
U. pictorum	Немає	32	0,55±0,01	0,15	>99,9
	Є	67	0,70±0,01		
U. tumidus	Немає	27	0,508±0,026	0,142	>99,9
	Є	20	0,650±0,034		
A. cygnae	Немає	28	0,965±0,021	0,292	>99,9
	Є	25	1,257±0,016		
A. anatina	Немає	27	0,885±0,036	0,290	>99,9
	Є	26	1,175±0,029		
P. complanata	Немає	26	0,589±0,02	0,222	>99,9
	Є	25	0,811±0,04		
S. woodiana	Немає	27	0,925±0,015	0,167	>99,9
	Є	19	1,092±0,018		
C ₂					
U. crassus	Немає	23	0,829±0,037	0,095	91,1
	Є	17	0,924±0,048		
U. pictorum	Немає	32	1,85±0,05	0,63	>99,9
	Є	67	2,48±0,05		
U. tumidus	Немає	27	1,124±0,064	0,331	99,9
	Є	20	1,455±0,08		
A. cygnae	Немає	28	1,301±0,029	0,383	>99,9
	Є	25	1,684±0,018		
A. anatina	Немає	27	2,005±0,104	0,897	>99,9
	Є	26	2,738±0,099		
P. complanata	Немає	26	0,863±0,03	0,339	>99,9
	Є	25	1,202±0,05		
S. woodiana	Немає	27	1,172±0,019	0,197	>99,9
	Є	19	1,369±0,024		

Примітка. C₁ і C₂ – виражене у промілях (‰) відношення маси шлуночка серця до загальної маси тіла і до маси м'якого тіла відповідно.

У більшості досліджених молюсків, інвазованих аспідогастреями, спостерігається статистично вірогідне збільшення C₁ і C₂. Не відзначено змін значень C₂ лише *U. crassus*.

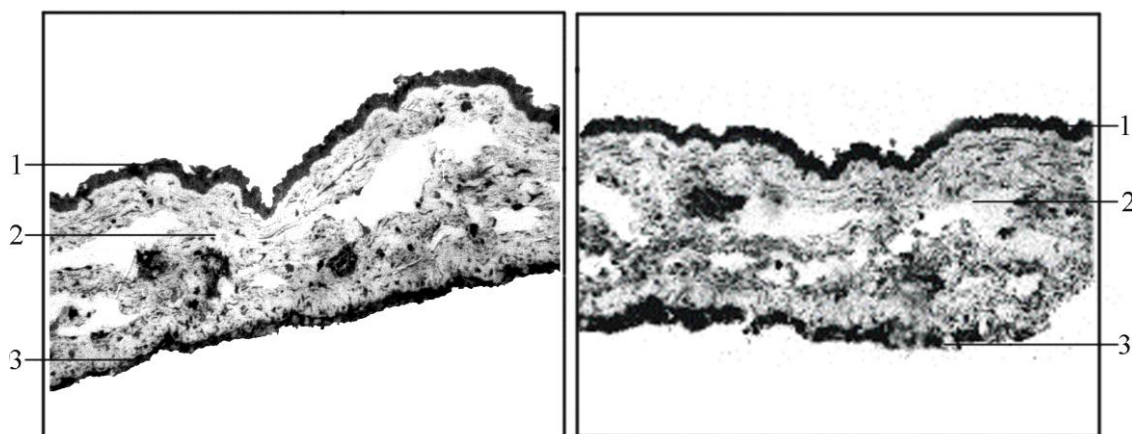
У різних видів перлівницевих збільшення серцевих індексів відбувається у неоднаковій мірі. Так, у *U. crassus* і *S. woodiana* зареєстровано незначне збільшення C_1 (не більше 18,05%). Це, на нашу думку, пов'язане з відносно низькою інтенсивністю інвазії (до 6 екз./особ.) досліджуваних тварин аспідогастреями і, відповідно, з незначним впливом гельмінтів на їх організм. У більшості ж молюсків родини *Unionidae* спостерігається помірне збільшення серцевих індексів: на 25,86–46,64% ($P \geq 99,9$) (Павлюченко, 2004б; 2005є; Pavlyuchenko, 2004; Pawluczenko, 2004).

Шкідливого впливу паразитування аспідогастрей на інші органи перлівницевих не виявлено. Ниркові, печінкові, мантийні, зяброві індекси досліджуваних тварин за інвазії їх *A. conchicola* не змінюються (додаток Б). На нашу думку, це пов'язане як із особливостями локалізації цих гельмінтів, так і з інтенсивністю інвазії молюсків. Адже паразити не оселяються ні у печінці, ні у зябрах, ні у мантиї перлівницевих і можна було би очікувати лише опосередкованого їх впливу на ці органи, а саме токсичної дії на хазяїв продуктів їхнього обміну речовин (Шульц, Гвоздев, 1976). Хоча аспідогастреї і оселяються у нирках молюсків, кількість їх тут значно нижча, ніж у перикардії. Саме через невисоку інтенсивність інвазії *A. conchicola* у цих органах перлівницевих зміни у значеннях ниркових індексів не спостерігаються.

Збільшення серця і як наслідок цього зростання серцевих індексів у перлівницевих, інвазованих аспідогастреями, є наслідком збільшення навантаження на цей орган. Це виявляється у компенсаторній гіпертрофії шлуночка серця. Вона є одним із проявів неспецифічної захисно-приспосувальної реакції молюсків на дію на них паразитів. В основі такої реакції лежить намагання ураженого хазяїна підвищити загальний рівень обміну речовин (Малярєвская, 1985), що дозволяє тваринам у якійсь мірі протистояти ушкоджуючій дії паразитарного чинника.

5.3. Гістологічні зміни у будові перикарду молюсків під впливом *Aspidogaster conchicola*

Навколосерцева сумка перлівницевих є залишком целому і має вигляд витягнутого, тонкостінного, напівпрозорого мішка. Перикардій забезпечує свободу рухів серця і водночас виконує гідравлічну функцію (Беклемишев, 1964). Він утворений епітеліальною, м'язевою і сполучною тканинами, що видно на мікрофотографіях поперечних перерізів стінки навколосерцевої сумки (рис. 5.1).



А

Б

Рис. 5.1. Поперечний розтин стінки навколосерцевої сумки:
 А – *U. tumidus*; Б – *A. anatina*,
 1 – внутрішній перикардіальний епітелій,
 2 – сполучнотканинний шар, у якому розміщені міоцити, 3 – зовнішній плоский епітелій.
 (р. Гнилоп'ять, с. Райки (Ж.), 8x10).

Зі сторони серця навколосерцева сумка вистелена целомічним епітелієм мезодермального походження (целотелієм, перикардіальним епітелієм). Як правило, це одношаровий кубічний епітелій, котрий лежить на базальній мембрані. Епітеліоцити, прилягаючи один до одного, утворюють суцільний епітеліальний шар (Трускавецький, Мельниченко, 2003). Його гладенька поверхня забезпечує можливість вільного переміщення серця під час пульсації останнього. На гістопрепаратах клітини целотелію інтенсивно сприймають забарвлення.

Ядра епітеліоцитів округлі, розміщені здебільшого центрально, рідше – ексцентрично. Як правило, вони забарвлені значно інтенсивніше за цитоплазму. В ядрах перикардіального епітелію чітко виявляються ядерець невеличких розмірів і ядерний хроматин, котрий у вигляді глибок безладно розкиданий по всьому периметру ядра. Цитоплазма епітеліальних клітин, як правило, забарвлена досить рівномірно.

Під перикардіальним епітелієм розташована пухка сполучна тканина з клітинами – фібробластами і волокнистими структурами (колагенові, ретикулінові, еластинові волокна), зануреними у безструктурну міжклітинну речовину. Місцями у ній трапляються міоцити і нервові волокна. Ззовні перикард вкритий плоским епітелієм. Ці епітеліоцити мають полігональну форму і нерівні краї.

Паразитування *A. conchicola* викликає різноманітні макроскопічні та патологічні мікроскопічні зміни навколосерцевої сумки перлівницеви. При уважному порівнянні перикардію

інвазованих і неінвазованих тварин між ними спостерігається помітна різниця. У заражених перлівницевих стінка навколосерцевої сумки зазвичай дещо товстіша, ніж така у молюсків, вільних від інвазії. Поверхня перикардію нерідко складчаста або ж бугриста. Крім того, часом змінюється забарвлення уражених його ділянок, а саме: якщо у незаражених тварин він блідожовтого кольору, то у заражених рожевувато-жовтого.

Аспідогастрей викликають також і гістологічні порушення у будові перикардію (Павлюченко, 2005г; Павлюченко, Єрмошина, 2017). У місцях безпосереднього розташування аспідогастрей спостерігаються атрофічні зміни целотелію. Внаслідок механічного впливу (тиснення) диску Бера на епітеліоцити внутрішнього шару відбувається деформація целотелію – висота його клітин зменшується, у той час як ширина їх зростає. У нормі співвідношення висоти і ширини цих клітин становить, за нашими підрахунками, 1:1, а у випадках значної компресії, викликаній дією паразитів, воно варіює у межах 0,6–0,8:1. Нерідко тиск, здійснюваний паразитами на клітини, настільки значний, що відбувається розрив клітинних мембран епітеліоцитів, що неминуче призводить до їх загибелі. Часом такі ж некробіотичні зміни відбуваються і у сполучній тканині, де спостерігається розрив волокнистих структур і руйнація фіброцитів.

Окрім цього, на окремих гістопрепаратах наявні уривки перикардію, в яких є як цілі клітини, так і клітинний детрит. Це швидше усього є наслідком живлення аспідогастрей, які за допомогою ротової присоски руйнують тканини навколосерцевої сумки, “відкушуючи” шматочок за шматочком тканини її стінки.

За високої інтенсивності інвазії на ділянках перикардію, вільних від паразитів, спостерігається різке збільшення розмірів клітин перикардіального епітелію – у 1,5 – 2 рази (рис. 5.2). Гіпертрофія епітеліоцитів призводить до потовщення внутрішнього епітеліального шару і, як наслідок його, до зморщування поверхні навколосерцевої сумки. У таких випадках клітини целотелію мають зазвичай неоднакові розміри і дуже різноманітну форму, а тому не утворюють суцільної гладенької поверхні епітеліального шару (вона нерівна, бугриста або нерівномірно складчаста), характерного для неінвазованих перлівницевих. Така структура внутрішньої поверхні перикардіальної сумки має перешкоджати нормальному биттю серця цих тварин у порожнині перикардію.

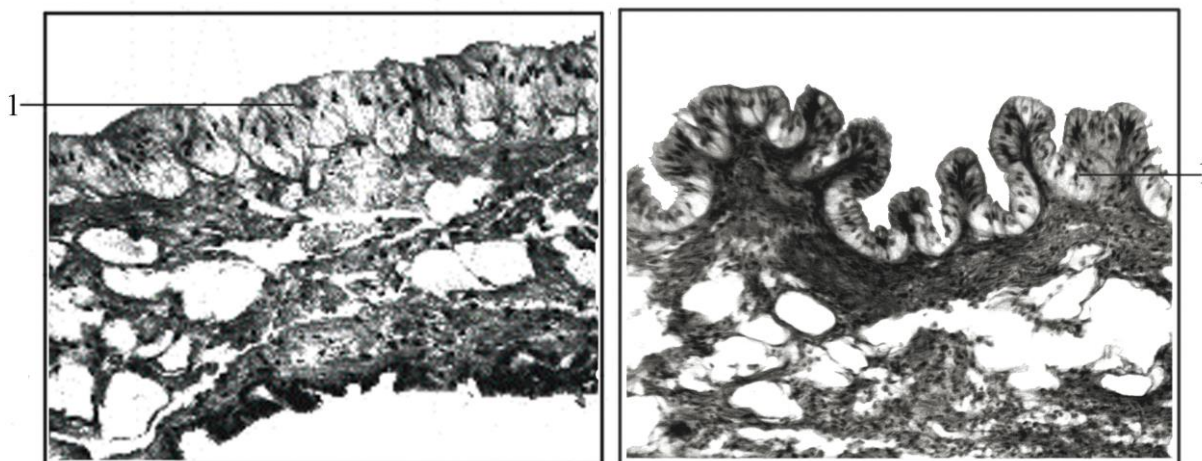


Рис. 5.2. Гіпертрофія і гіперплазія перикардіального епітелію у перлівницевих:
1 – внутрішній перикардіальний епітелій (8x10).

Поряд з цим внаслідок гіперплазії перикардіального епітелію, котра супроводжується розвитком його складчастості, частина клітин целотелію занурюється у сполучнотканинний шар перикардію (рис. 5.3) (Павлюченко, 2005г).

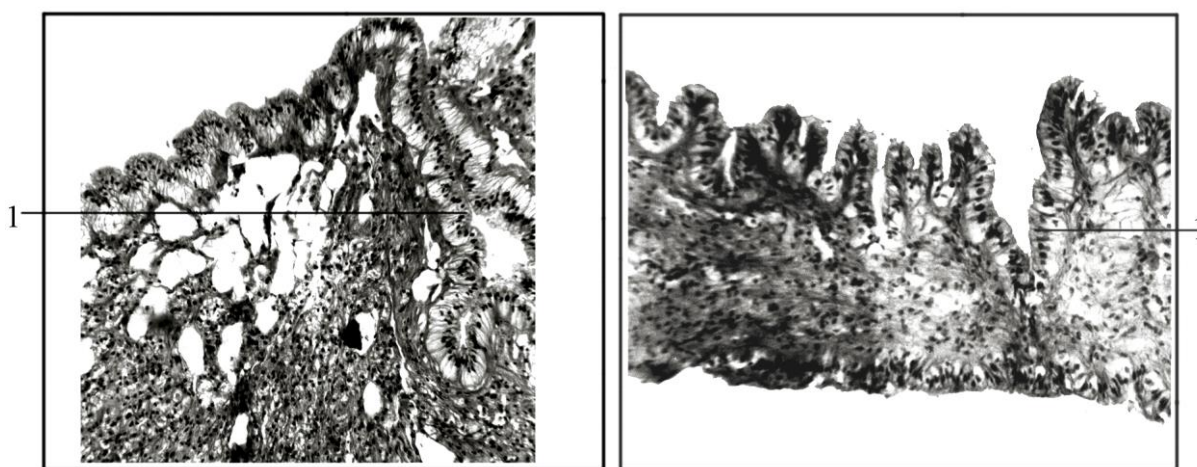


Рис. 5.3. Занурення перикардіального епітелію у сполучнотканинний шар навколосерцевої сумки:
А – *U. tumidus* (р. Гнилоп'ять, с. Райки (Ж.));
Б – *P. complanata* (р. Пд. Буг, м. Хмільник (Вн.)).
1 – внутрішній перикардіальний епітелій (8x10).

У багатьох ділянках перикардію у заражених молюсків розвивається цитоплазматична вакуолізація клітин перикардіального епітелію, ступінь якої зумовлюється інтенсивністю інвазії. За слабкої інвазії має місце, як правило, незначне розрихлення цитоплазми. У таких випадках у ній наявні лише кілька невеличких вакуолей (2-5). За високої інвазії спочатку

кількість їх збільшується у 2-3 рази, а потім вони зливаються між собою, утворюючи одну дуже велику вакуолю, яка виповнює собою більшу частину клітини (рідше таких вакуолей дві) (рис. 5.4). Це – вакуольна дистрофія, патогенний процес, зумовлений відділенням води від білка, збільшенням кількості її у клітинах, що супроводжується посиленням розрихленням цитоплазми (Пичугин, Акулов, 1960). Поява у клітинах целотелію таких вакуолей викликає зміну місцеположення ядер. Зазвичай вони відсуваються до базальної частини клітин.

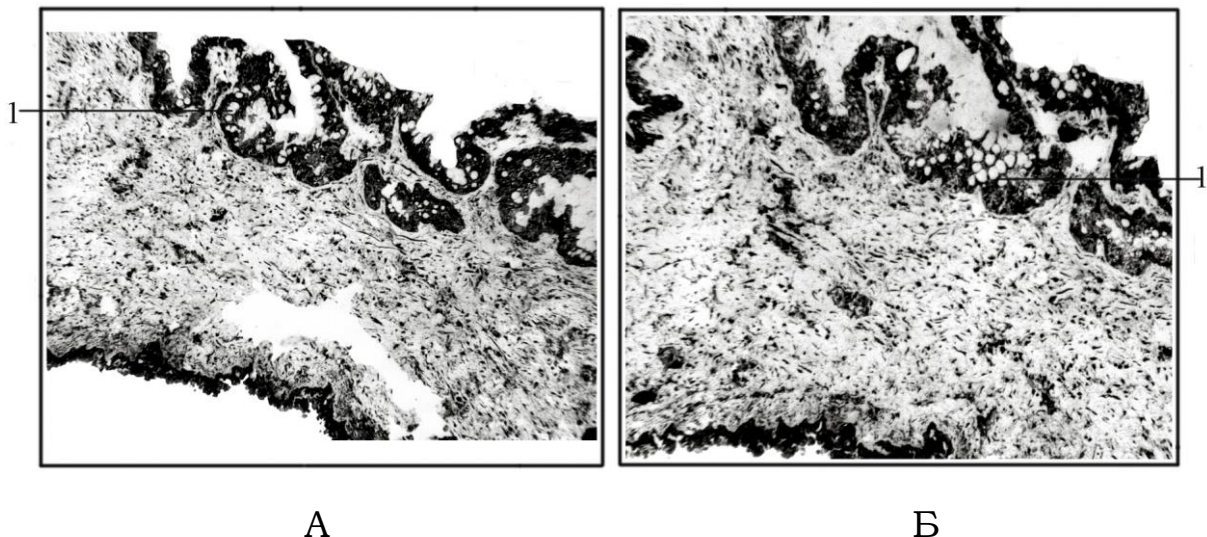


Рис. 5.4. Вакуолізація перикардiального епітелію:
 А – *U. tumidus* (р. Гнилоп'ять, с. Райки (Ж.));
 Б – *A. anatina* (р. Гнилоп'ять, с. Райки (Ж.)).
 1 – внутрішній перикардiальний епітелій (8x10).

Нерідко спостерігається пікноз ядер, а за більш глибоких порушень – їх каріорексис і каріолізис. Ці дистрофічні зміни є наслідком голодування клітин, викликаного стисканням їх щільно прилягаючими до внутрішніх стінок перикардію паразитами. Окрім того, у таких ділянках під впливом слизу маргінальних органів диску Бера часом відбувається розчинення міжклітинного цементу. Раніше це явище було описане польськими дослідниками (Wasielewski, Drozdowski, 1995) для *A. zellensis*. Вони назвали його “розпорошенням” клітин. Подібне явище ми зареєстрували у *U. tumidus* (р. Гнилоп'ять, м. Бердичів Житомирської обл.).

Паразитовання *A. conchicola* викликає зміни гістоархітекtonіки сполучнотканинного шару навколосерцевої сумки. У заражених тварин спостерігається гіпертрофія перикардію, яка полягає у значному потовщенні його середнього шару (рис. 5.5). За помірної інтенсивності інвазії (6–10 екз./особ.) він в 1,2 – 1,6 рази товстіший, ніж у незаражених тварин, а у випадках високої інтенсивності інвазії (більше 10 екз./особ.) – у 2,3 – 2,8 рази.

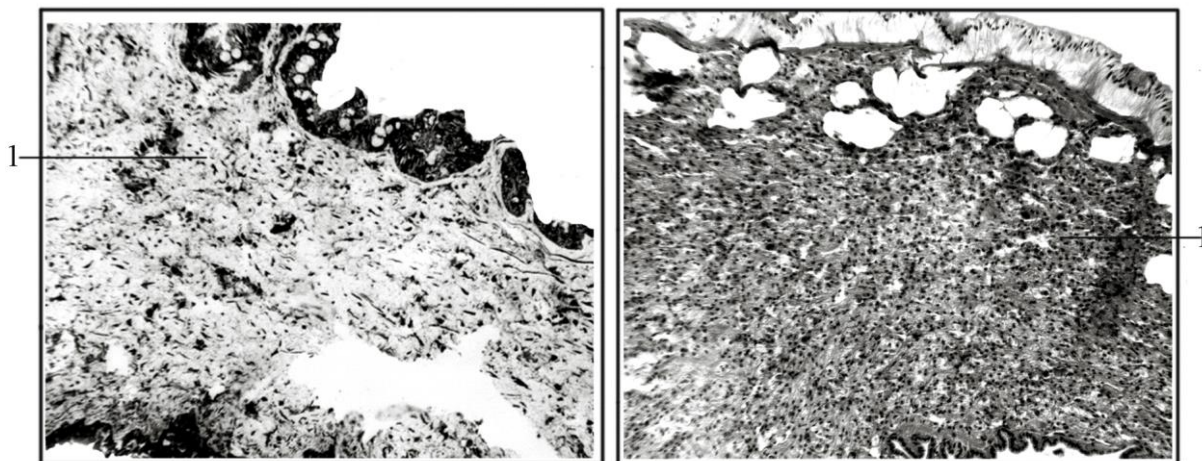


Рис. 5.5. Гіпертрофія сполучнотканинного прошарку перикардію у перлівницевих:
1 – сполучнотканинний прошарок перикардію (8x10).

Слід наголосити на тому, що у переважній більшості випадків спостерігається справжня гіпертрофія стінок навколосерцевої сумки – потовщення відбувається за рахунок збільшення розміру специфічних клітин (міоцитів). У сильнозаражених особин одночасно має місце і несправжня гіпертрофія (за рахунок значного розростання сполучної тканини) (Налетов и др., 1991; Мазуркевич, Тарасович, Клугі, 2000). Потовщення сполучнотканинного шару навколосерцевої сумки, очевидно, є наслідком захисно-пристосувального процесу – компенсаторної гіпертрофії, викликаній посиленою роботою серця у перлівницевих, інвазованих *A. conchicola*.

У рідкісних випадках аспідогастреї – зазвичай порожнинні паразити виступають у ролі паразитів тканинних. З літератури відомо про локалізацію їх у м'язах і сполучній тканині ноги (Pauley, Becker, 1968). Нами зареєстровано цікавий випадок незвичайної локалізації *A. conchicola* у цих молюсків (*A. anatina*): їх виявлено безпосередньо у тканинах навколосерцевої сумки. На мікрофотографіях поперечного розрізу через стінку навколосерцевої сумки видно (рис. 5.6) молодих аспідогастрей (личинки IV стадії), зосереджених у сполучнотканинному прошарку перикардію.

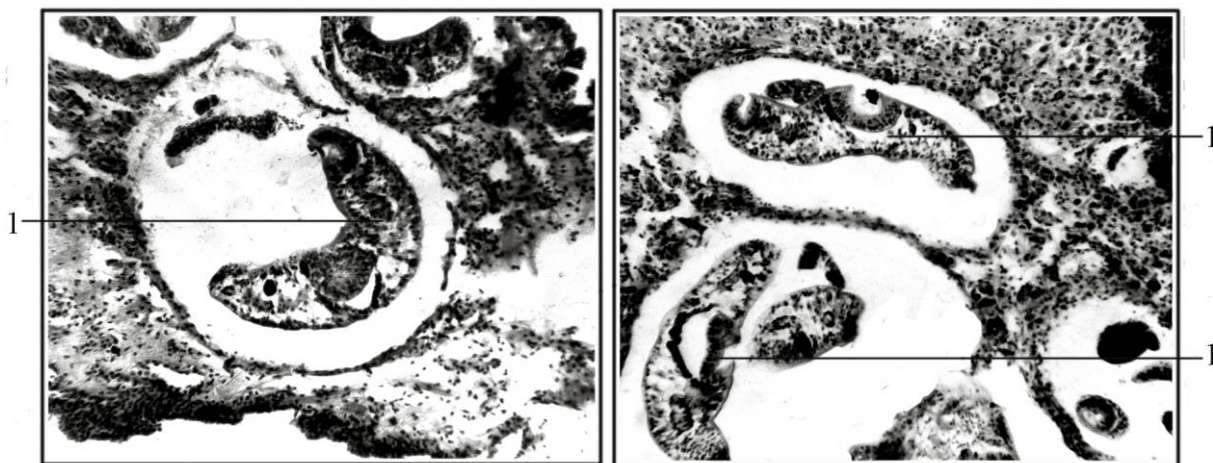


Рис. 5.6. *Aspidogaster conchicola* у сполучнотканинному прошарку перикардію *A. anatina* (р. Гнилоп'ять, с. Райки (Ж.)): 1 – молодий гельмінт (8x10).

Навколо кожного паразита знаходиться чітко виражена сполучнотканинна капсула. У формуванні її беруть участь також вільноциркулюючі клітини гемолімфи молюсків (гемоцити). У перлівницевих розрізняють два основних типи цих клітин – гранулоцити і гіаліноцити (Юрлова, Водяницкая, Глухов, 2000). Перші з них здатні утворювати псевдоподії, мають добре розвинений ендоплазматичний ретикулум і лізосомоподібні гранули. Саме гранулоцити здійснюють фагоцитоз, а у випадку значних розмірів паразитів утворюють навколо них капсулу. Інкапсуляція гельмінтів є проявом продуктивно-запальних процесів у молюсків, викликаних аспідогастреями, і є однією з основних реакцій клітинного імунітету хазяїна (Шульц, Гвоздев, 1976; Юрлова, Водяницкая, Глухов, 2000). Вона спрямована, у першу чергу, на зменшення патогенного впливу аспідогастрей. Знешкодження паразитів у капсулі може бути опосередковане дією різноманітних ферментів, в основному лізосомальних (Юрлова, Водяницкая, Глухов, 2000), але у нашому випадку цього не спостерігалось.

За такої незвичайної локалізації аспідогастрей у молюсків спостерігається значне потовщення навколосерцевої сумки, викликане розміщенням у її стінці великої кількості цих досить крупних паразитів. Таке потовщення перикардію, ми гадаємо, має призводити до появи негативних патологічних порушень у роботі серця перлівницевих.

Загальновідомо, що *A. conchicola* впливає на організм своїх хазяїв двома способами – механічним і хімічним. Адже усі *Aspidogastrea* мають диск Бера – потужну багатогнізду присоску. При пересуванні у порожнині перикардію, прикріпленні до його

стінок, живленні гельмінти викликають подразнення тканин навколосерцевої сумки, що і призводить до різних зрушень у її гістологічній будові. Останні можуть спричинятися дією на перикардій продуктів обміну речовин паразитів, секретів його залоз, токсинів (Журавель, Савойський, Григоряк, 1985; Струков, Серов, 1985). Розвиток аномалій не скрізь, а лише в окремих частинах перикардію, пов'язаний, очевидно, як із мозаїчним розміщенням гельмінтів у його порожнині, так і з неоднаковим терміном перебування їх у ній.

Площа уражених ділянок навколосерцевої сумки залежить як від кількості аспідогастрей, котрі локалізуються у ній, так і від віку (розмірів) паразитів. Саме за високої інтенсивності інвазії перлівницевих “зрілими” *A. conchicola* одночасно спостерігаються у них різноманітні види патологічних порушень.

У перлівницевих, окрім звичайних порожнинних паразитів, – аспідогастрей, одночасно з ними зареєстровано і внутрішньоклітинних паразитів – мікроспоридій¹. (рис 5.7). Скупчення цих мікроорганізмів відзначено у частини особин (31%) *U. tumidus* з басейну Середнього Дніпра (р. Гнилоп'ять, с. Райки Житомирської обл.).

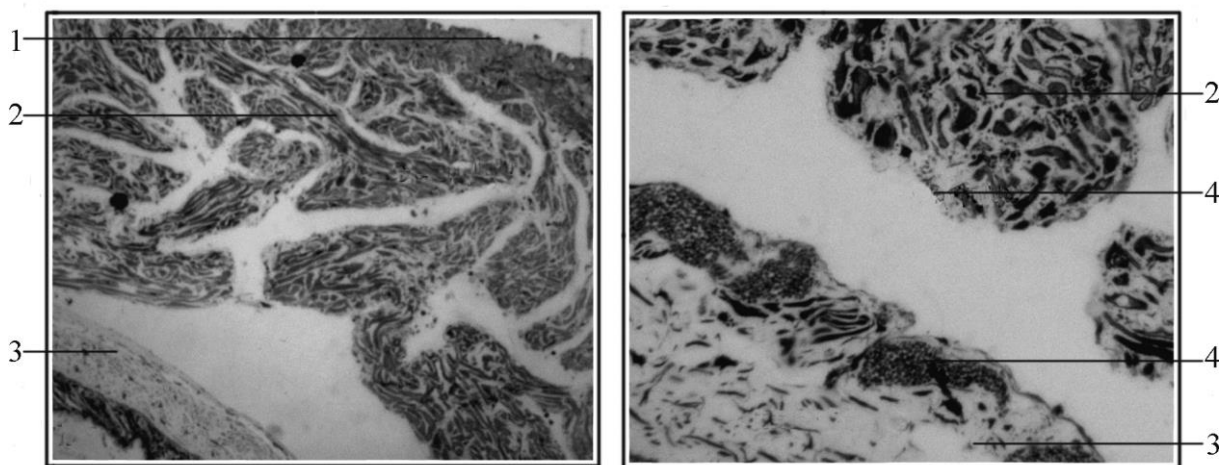


Рис. 5.7. Переріз через шлуночок серця *U. tumidus* (р. Гнилоп'ять, с. Райки (Ж.)): А – незаражена особина; Б – заражена особина (1 – епікард, 2 – міокард, 3 – кишка, 4 – мікроспоридії) (8x10).

Вони непогано помітні як у міокарді, так і у сполучнотканинній оболонці кишечника молюсків за застосування світлової мікроскопії, а особливо добре – за застосування електронного мікроскопу. При електронно-мікроскопічних дослідженнях серця

¹ Ближче не визначені.

мікроспоридії виявлено у епікардіальних клітинах та між кардіоміоцитами в аморфному матриксі (рис. 5.8).

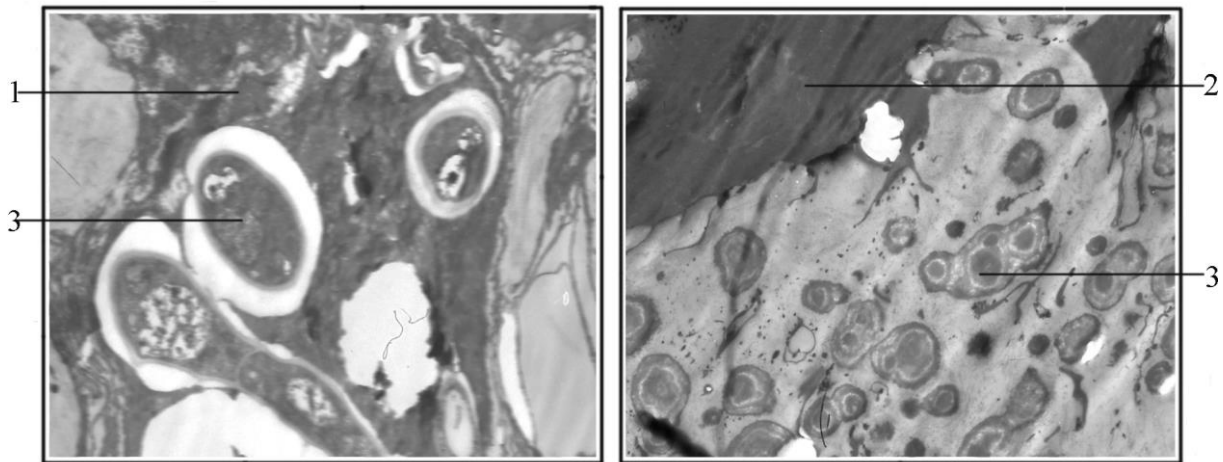


Рис. 5.8. Електронно-мікроскопічна фотографія зрізу стінки серця *U. tumidus*, зараженого мікроспоридіями: 1 – клітина епікарду, 2– кардіоміоцит, 3 – мікроспоридії (x7800).

Окрім того, у частини молюсків мікроспоридії відзначено у перикардії (рис. 5.9; 5.10). Тут їх скупчення розташовуються між клітинами гладенької м'язової тканини у фіброцитах сполучної тканини.

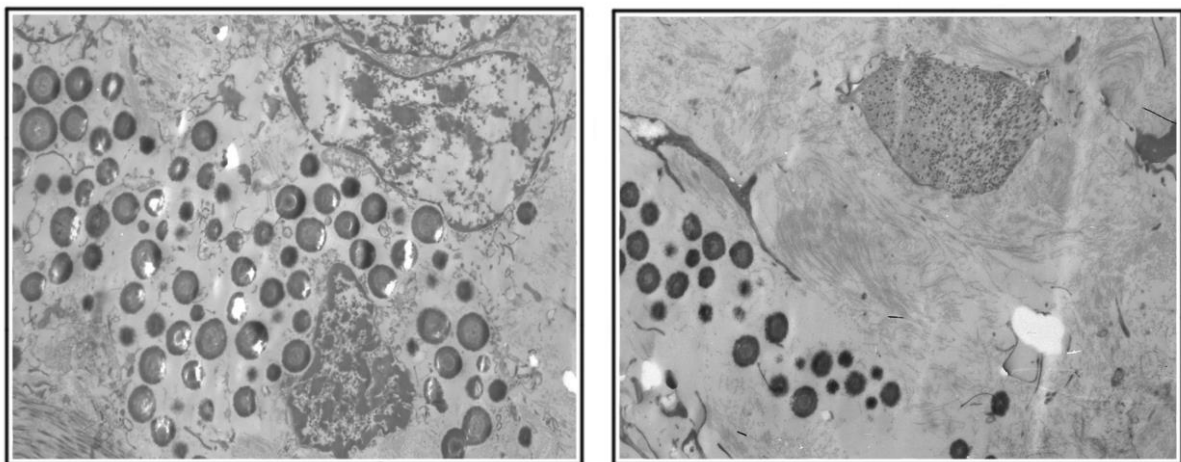


Рис. 5.9. Електронно-мікроскопічна фотографія зрізу перикардію *U. tumidus*, зараженого мікроспоридіями (x 7800).

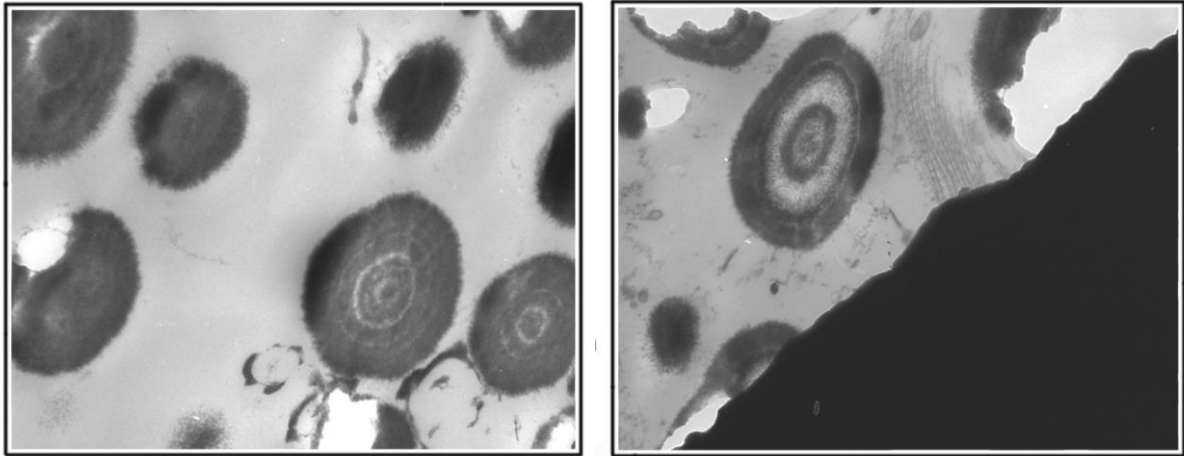


Рис. 5.10. Електронно-мікроскопічна фотографія зрізу перикардію *U. tumidus*, зараженого мікроспоридіями (x 15000).

Взаємовідношення між компонентами паразитоценозів різних видів (симбіоценозів) однедавна привертають увагу дослідників (Маркевич, 1974). Адже від кількісного і якісного складу симбіоценозів, рівня антагоністичних взаємовідношень між ними залежить ступінь патогенності паразитів для хазяїв.

У випадках співпаразитування аспідогастрей і мікроспоридій гіпертрофія перикардію виражена значно сильніше, ніж у разі зараження перлівницевих самими лише аспідогастреями. Навколосерцева сумка таких молюсків в 1,2 – 1,4 рази товстіша, ніж у незаражених тварин і в 1,3–1,5 разів порівняно з тваринами зараженими виключно аспідогастреями (Павлюченко, 2006в).

Крім того, за такої сумісної інвазії на гістопрепаратах часто трапляються відокремлені шматочки перикардію, котрі, з одного боку, є наслідком діяльності аспідогастрей, з іншого боку, – мікроспоридій. Адже саме життєдіяльність цих мікроорганізмів призводить до руйнування клітин перикардію і, як наслідок, до утворення клітинного детриту.

З компонентів обговорюваного симбіоценозу для перлівницевих більшою ушкоджуючою дією відзначаються мікроспоридії. Адже за високої інтенсивності інвазії ці внутрішньоклітинні паразити руйнують клітини різних типів, які входять до складу перикардію (фіброцити), серця (епікардіальні), кишечника (фіброцити).

Отже, *A. conchicola* викликає у перлівницевих деякі патологічні зміни перикардію, в якому вони зазвичай локалізуються.

5.4. Вплив *Aspidogaster conchicola* на ритм серцевих скорочень

Патолого-морфологічні зміни серця перлівницевих, викликані паразитуванням аспідогастрей, будучи яскраво вираженими, повинні спричиняти порушення і у роботі цього органу. До того ж саме серце безпосередньо зазнає прямий вплив гельмінтів, які локалізуються у навколосерцевій сумці молюсків. Наявні у літературі відомості щодо змін у роботі цього життєвоважливого для них органа стосуються лише одного виду – *C. piscinale* (Мінюк, 2002). Дані щодо впливу інтенсивності інвазії *A. conchicola* на темп серцебиття у інших молюсків родини *Unionidae* відсутні. У той же час ритм роботи серця – один із найголовніших показників загального фізіологічного стану організму тварин. Нами він використаний як тест-функція, за котрою можна судити про вплив паразитування аспідогастрей на рівень загального обміну речовин у їхніх хазяїв – перлівницевих.

Згідно з результатами здійснених нами експериментальних досліджень за температури 18–23°C, вмісті кисню у воді 8,6–8,9 мг/л, рН – 7,2–7,5 ритм серцебиття у фістульних неінвазованих перлівницевих варіює (за середніми даними) у межах від $9,11 \pm 0,11$ (*U. crassus*) до $14,03 \pm 0,03$ уд./хв (*A. cygnae*) (табл. 5.3). Це відповідає тим даним щодо частоти серцевих скорочень у перлівницевих, які наявні у літературі. Так, у *U. pictorum* цей показник становить $10,80 \pm 0,24$ уд./хв, у *A. cygnae* – $10,46 \pm 0,29$ уд./хв (Стадниченко и др., 1990; 1994).

Таблиця 5.3

Ритм серцевих скорочень (уд./хв) у перлівницевих

Молюск	Місце збору	n	Статистичні показники		
			lim	M ± m	CV
<i>U. crassus</i>	Р. Чорна, АР Крим	104	6–15	$9,11 \pm 0,11$	9,99
<i>U. tumidus</i>	Р. Гуйва, с. Пряжево (Ж.)	169	7–16	$11,30 \pm 0,14$	13,72
<i>U. pictorum</i>	Р. Тетерів, с. Денеші (Ж.)	97	8–15	$13,18 \pm 0,06$	3,72
<i>A. cygnae</i>	Ставок, с. Сошичне (В.)	132	9–19	$14,03 \pm 0,03$	2,14
<i>A. anatina</i>	Р. Пд. Буг, м. Хмільник (Вн.)	167	6–15	$10,95 \pm 0,15$	15,25
<i>P. complanata</i>	Р. Жерев, сmt. Лугини (Ж.)	41	8–15	$10,13 \pm 0,11$	4,74

Як видно з таблиці 5.3, у всіх досліджених видів перлівницевих мінливість за обговорюваною ознакою невелика (про це свідчать невисокі значення коефіцієнтів варіації).

З'ясовано, що у всіх досліджених видів перлівницевих, заражених гельмінтом *A. conchicola*, ритм роботи серця залежить від інтенсивності інвазії. За слабкої інтенсивності інвазії (до 6 екз./особ.) статистично достовірних змін частоти серцевих скорочень не зареєстровано. Це, на наш погляд, свідчить про те, що за згаданих обставин *A. conchicola* не здійснює значного шкідливого впливу на роботу серця і, відповідно, не впливає на загальний стан організму перлівницевих. У тварин цієї групи захисні сили організму виявляються цілком достатніми для протидії несприятливому чиннику – паразитуванню у них *A. conchicola*. Шкода, якої завдають гельмінти своїм хазяям, обмежується у цьому випадку розвитком локального гістопатологічного процесу у перикардії з незначною площею вогнища ураження.

Помірна інтенсивність інвазії (6–10 екз./особ.) викликає у всіх досліджених видів перлівницевих статистично вірогідне ($P \geq 96,8$) підвищення частоти серцевих скорочень. Так, у *A. cygnea* ритм серцебиття зростає на 18,6%, у *U. pictorum* і *U. tumidus* – на 20,94 і 21,68% відповідно. У *P. complanata* значення цього показника підвищуються на 28,63%, у *A. anatina* і *U. crassus* – на 29,13–29,6%. Такий рівень зараження молюсків аспідогастрями супроводжується розвитком у них загального патологічного процесу, який, проте, зазвичай успішно блокується неспецифічними захисно-пристосувальними механізмами, спрямованими на компенсацію патогенної дії гельмінтів (Маляревская, 1985). Це, насамперед, підвищення рівня загального обміну речовин, одним із проявів якого і є компенсаторна тахікардія (Павлюченко, 2005д, 2005е).

За високої інтенсивності інвазії (більше 10 екз./особ.) у всіх досліджених видів перлівницевих зареєстровано статистично достовірне ($P \geq 96,2$) зниження частоти серцевих скорочень. Так, у *A. cygnea* ритм серцебиття зменшується на 14,5%. У *P. complanata* значення цього показника скорочуються на 16,29%, у *U. crassus* – на 21,6, у молюсків роду *Unio* – на 17,61–23,98%. У *A. anatina* відзначено зниження частоти серцевих скорочень на 24,02%. Такий рівень зрушень у роботі серця яскраво свідчить про розвиток у заражених аспідогастрями перлівницевих важкого загального патологічного процесу, викликаного дією паразитарного чинника, за якого захисно-пристосувальні можливості організму безумовно пригнічуються. Розвиток брадикардії свідчить як про зниження рівня загального обміну речовин у цих тварин, так і про зниження їх життєздатності.

Отже, якщо резистентність перлівницевих виявляється недостатньою для того, щоби протистояти вірулентності

аспідогастрей, у них розвивається загальний патологічний процес. Він проявляється у багаточисельних порушеннях функціонування організму. За цих обставин захисно-приспосувальні можливості тварин виявляються недостатніми для відновлення гомеостазу і підтримання його на стабільному рівні. У таких випадках гельмінт *A. conchicola* може впливати як на абсолютну чисельність популяцій перлівницевих, так і на щільність їх населення через елімінацію особин із високою інтенсивністю інвазії аспідогастреями.

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

В. – Волинська область;	Хм. – Хмельницька область;
Вн. – Вінницька область;	Хр. – Херсонська область;
Д. – Донецька область;	Чрв. – Чернівецька область;
Дн. – Дніпропетровська область;	Чрг. – Чернігівська область;
Ж. – Житомирська область;	Чрк. – Черкаська область;
З. – Запорізька область;	LC – довжина тіла;
Зк. – Закарпатська область;	WC – ширина тіла;
І.-Ф. – Івано-Франківська область;	LD – довжина диску;
К. – Київська область;	WD – ширина диску;
Кр. – Кіровоградська область;	LPh – довжина глотки;
Л. – Луганська область;	WPh – ширина глотки;
Лв. – Львівська область;	LR – довжина ротової лійки;
М. – Миколаївська область;	LO – довжина яєчника;
Од. – Одеська область;	WO – ширина яєчника;
П. – Полтавська область;	LT – довжина сім'яника;
Р. – Рівненська область;	WT – ширина сім'яника;
С. – Сумська область;	LB – довжина бурси;
Т. – Тернопільська область;	WB – ширина бурси;
Х. – Харківська область;	LOv – довжина яйця;
	WOv – ширина яйця.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

Алякринская И. О. О сердечном индексе некоторых Gastropoda (Mollusca) // Экология. – 1989. – №1. – С. 79–82.

Ахмеров А. Х. Паразитофауна амурского сазана и ее эпизоотическое значение. Пути повышения эффективности прудового хозяйства // Тр. ВНИИПРХ. – 1956. – Т. 8. – С. 206–219.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. – М.: Наука, 1964. – Т. 2. – 446 с.

Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. – М.: Наука, 1970. – 502 с.

Березанцев Ю. А. Инкапсуляция личинок паразитических нематод и цестод в тканях позвоночных как форма взаимоотношений паразита и хозяина: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – М., 1964. – 32 с.

Беркос П. Беззубка. – Спб., 1901. – Вып. IV. – 48 с.

Браун М. Практическое руководство по анатомии животных. – СПб.: Изд-во К. Риккера, 1887. – 274 с.

Быховская И. Е., Быховский Б. Е. Паразитофауна рыб Ахтаринских лиманов (Азовское море, дельта реки Кубани) // Паразитологический сборник Зоол. ин-та АН СССР, 1940. – Т. VIII. – С. 131–161.

Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – 507 с.

Васильева Л.А. Перлівницеві Unionidae (Bivalvia) фауни України: алозимна й морфологічна мінливість: Автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.08. – К., 2011. – 23 с.

Васильева Л.А., Вискушенко А.П., Вискушенко Д.А., Власенко Р.П., Гарлінська А.М., Гирин В.К., Єрмошина Т.В., Костюк В.С., Павлюченко О.В., Сіваєва К.В., Тарасова Ю.В., Трускавецький Є.С., Стадниченко А.П., Шевчук С.Ю.,

Янович Л.М. Зміни біорізноманіття через деградацію біоценозів у зв'язку з антропогенним впливом на середовище // Матер. Всеукр. наук.-практ. конф. "Біорізноманіття України в світлі ноосферної концепції академіка В.І. Вернадського." – Полтава, 2014. – С. 103-104.

Веселов Е. А. Биологические тесты при санитарно-биологическом изучении водоемов // Жизнь пресных вод СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. – Т.4, кн. 2. – С. 7–37.

Вискушенко Д. А., Минюк М. Є., Чорномаз Т. В., Василенко О. М. Вплив інвазії на деякі тест-функції молюсків // Наукові записки Тернопільського державного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Серія: Біологія, №4 (15). Спеціальний випуск: Гідроекологія. – 2001. – С. 35 – 36.

Гаєвська А. В. Паразитологія та патологія риб: Енциклопедичний словник-довідник. – К.: Наук. думка, 2004. – 366 с.

Гарлінська А.М., Васільєва Л.А., Власенко Р.П., Вискушенко А.П., Вискушенко Д.А., Гирич В.К., Єрмошина Т.В., Костюк В.С., Павлюченко О.В., Сіваєва К.В., Стадниченко А.П., Стельмащук Н.М., Тарасова Ю.В., Шевчук С.Ю., Янович Л.М. Зміна видового складу і чисельності водних і наземних популяцій тварин при дії антропогенних факторів в сучасних екологічних умовах // Матер. X Міжн. научн.-практ. конф. «Prospects of world science-2014», 2014. – С. 45-48.

Гинецинская Т. А. Применение основных правил экологической паразитологии для характеристики заражения беспозвоночных (на примере моллюсков) // В кн. 10-е совещ. по паразитол. проблемам и природноочаговым болезням. – М.-Л., 1959. – С. 157–158.

Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. – Л.: Наука, 1968. – 410 с.

Гинецинская Т. А. Экология паразитов беспозвоночных // Свободноживущие и паразитические беспозвоночные (морфология, биология, эволюция). – Л., 1983. – С. 189–210.

Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. Частная паразитология. – М.: Высш. шк., 1978. – Т.1. – 303 с.

Гинецинская Т. А., Пальм В., Беседина В. В., Тимофеева Т. А. Закономерности отложения запасных питательных веществ в желточниках плоских червей // Паразитология. – 1971. – Т.5, №2. – С. 147–154.

Гинецинская Т. А., Штейн Г. А. Особенности паразитофауны беспозвоночных и применение основных правил экологической паразитологии к характеристике их зараженности // Вестник АГУ. – 1961. – №15. – С. 60–72.

Гоженко В. О., Корж О. П., Воронова Н. В., Тітова Л. М. Паразитизм як біологічне явище: Навчальний посібник – Запоріжжя: Вид-во ЗДУ, 2001. – 130 с.

Горальський Л. П., Хомич В. Т., Кононський О. І. Основи гістологічної техніки і морфофункціональні методи дослідження у нормі та при патології. Навчальний посібник. – Житомир: «Полісся», 2005. – 288 с.

Давидов О. М., Базєєв Р. Є., Темниханов Ю. Д., Куровська Л. Я. Видова різноманітність і асоціація гельмінтів ляща Київського водосховища // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. Спеціальний випуск «Гідроекологія». – 2005. –Т. 26. – С. 131–133.

Дворядкин В. А. О хозяевах *Aspidogaster conchicola* Baer, 1827 в бассейне Амура // Тез. докладов II Всесоюзного симпозиума по болезням и паразитам водных беспозвоночных. – Л.: Наука, 1976. – С. 23.

Догель В. А. Некоторые итоги работ в области паразитологии // Зоологический журнал. – 1938. – Т. 17, № 4. – С. 889–904.

Догель В. А. Общая паразитология. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1962. – 464 с.

Евланов И. А. Распределение трематоды *Aspidogaster limacoides* в популяции плотвы (*Rutilus rutilus*) в зависимости от пола и возраста хозяина // Зоологический журнал. – 1990. – Т. 69, №12. – С.132–134.

Евтушенко Н. Ю., Потрохов А. С., Зиньковский О. Г. Черный амур как объект акклиматизации (Обзор) // Гидробиол. журн. – 1993. – Т. 29, №3. – С. 49–56.

Ермошина Т.В., Павлюченко О.В. *Aspidogaster conchicola* (Plathelminthes, Aspidogastrea) – паразит перлівницевих Центрального Полісся // Вісник ЖНАЕУ. – 2009. – №1. – С. 201–206.

Ермошина Т.В., Павлюченко О.В. Різноманітність перлівницевих водойм України та їх зараженість *Aspidogaster conchicola* // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2010. – Вип. 54. – С. 216–221.

Ермошина Т.В., Павлюченко О.В. Паразити перлівницевих Центрального Полісся // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. – 2012. – № 2 (51). – С. 114–118.

Ермошина Т.В., Павлюченко О.В. Поширення *Pseudanodonta complanata* у водоймах України та зараженість цих молюсків паразитами // Науковий вісник Ужгородського у-ту. – 2016. – Вип.40. Серія: Біологія. – С. 8–41.

Ермошина Т.В., Васильева Л.А., Вискушенко А.П., Вискушенко Д.А., Власенко Р.П., Гарлинская А.Н., Гирин В.К., Костюк В.С., Макарова Н.Н., Павлюченко О.В., Сиваева К.В., Стадниченко А.П., Тарасова Ю.В., Шевчук С.Ю., Янович Л.Н. Фауна антропогенно трансформированных ландшафтов Украинского Полесья // Матер. XIII Межд. науч.-практ. конф. “Биоразнообразие и устойчивость живых систем.” – Белгород, 2014. – С. 131–132.

Жадин В. И. Наши пресноводные моллюски. – Муром: Изд-во Окск. биол. ст., 1926. – 131 с.

Жадин В. И. Пресноводные моллюски СССР. – Л.: Ленснабтехиздат., 1933. – 232 с.

Жадин В. И. Моллюски сем. Unionidae // Фауна СССР. Т. 4. вып. 1. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938. – 167 с.

Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 376 с.

Жадин В. И. Методы гидробиологических исследований. – Жизнь пресных вод СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – Т.4. – С. 279 – 382.

Жадин В. И. Методы гидробиологического исследования. – М.: Высш. шк., 1960. – 189 с.

Жохов А. Е. Список паразитов рыб водоемов бассейна Верхней Волги // В кн. Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. – Ярославль: Изд-во ЯЛТУ, 2000. – С. 278–308.

Жохов А. Е. Изучение перехода карповых рыб на питание моллюском *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) в Рыбинском водохранилище с использованием паразита *Aspidogaster limacoides* (Aspidogastrea, Aspidogastridae) // Вопросы ихтиологии. – 2001а. – Т. 41, № 5. – С. 651–655.

Жохов А. Е. Каспийский вселенец *Aspidogaster limacoides* (Aspidogastrea, Aspidogastridae) в Верхней Волге: история вселения. // Биол. внутр вод. – 2001б. – №2. – С. 38–42.

Жохов А. Е., Гачина О. А. Встречаемость *Aspidogaster conchicola* (Aspidogastrea: Aspidogastridae) у моллюсков Верхней Волги // Паразитология. – 1997. – Т.31, №3. – С. 245–248.

Жохов А. Е., Касьянов А. Н. О возможности использования паразитов как биологических меток для распознавания экологических морф плотвы *Rutilus rutilus* в Рыбинском водохранилище // Вопросы ихтиологии. – 1994. – Т. 34, № 5. – С. 657–661.

Жохов А. Е., Пугачева М. Н. Изменение видового состава и численности некоторых гельминтов рыб в Рыбинском водохранилище за 50 лет // Биол. внутр. вод. – 1996. – №1. – С. 62–72.

Жохов А. Е. Пугачева М. Н. Паразиты – вселенцы бассейна Волги: история проникновения, перспективы распространения, возможности эпизоотий // Паразитология. – 2001. – Т.35, №3. – С. 201–213.

Журавель А. А., Савойский А. Г., Григоряк М. Г. Патологическая физиология сельскохозяйственных животных. – М.: Агропромиздат, 1985. – 383 с.

Захваткін В. О. Посібник з мікроскопічної техніки. – Львів: Вид-во Львів. держ. ун-ту, 1961. – 77 с.

Здун В. І. Личинки трематод у прісноводних молюсках Української РСР: Автореф дис. ... докт. біол. наук. – Львів, 1961а. – 26 с.

Здун В. І. Личинки трематод в прісноводних молюсках України. – К.: Вид-во АН УРСР, 1961б. – 143 с.

Іванов А. В., Полянский Ю. И., Стрелков А. А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. – М.: Высш. шк., 1985. – Ч. 3. – 390 с.

Іванців В. В. Еколого-паразитическое изучение двустворчатых моллюсков семейства Unionidae Кременчугского водохранилища и низовья Днестра: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08. – К., 1979. – 26 с.

Іванців В. В. Систематический анализ симбиофауны двустворчатых моллюсков сем. Unionidae некоторых водоемов Украины // Паразиты и другие симбионты водных беспозвоночных и рыб – К.: Наукова думка, 1987. – С. 36–46.

Іванчик Г. С. О некоторых паразитах двустворчатых моллюсков сем. Unionidae бассейнов рек Прут и Сирет // Тез. докладов II симпозиума по болезням и паразитам водных беспозвоночных. – Л.: Наука, 1976. – С. 29–30.

Ісков М. П. Паразитофауна диких рыб Корчеватского залива Днестра, подогреваемого сбросными теплыми водами Киевской ТЭЦ-5 // Паразиты и другие симбионты водных беспозвоночных и рыб – К.: Наукова думка, 1987. – С. 46–50.

Кеннеди К. Экологическая паразитология. М.: Мир, 1978. – 230 с.

Киричук Г. Є. Янович Л.М. Використання прісноводних молюсків для біомоніторингу природних вод Житомирського Полісся // Екологічні проблеми міст і промислових зон: шляхи їх вирішення: тези доповідей Міжнародної конференції студентів і молодих вчених (11-13 квітня 2003 року, м. Львів). – Львів, 2003. – С. 184-187.

Киричук Г.Е. Особенности накопления ионов тяжелых металлов в организме двустворчатых моллюсков // Гидробиол. журн., 2003. – Т.39, №3. – С.45-55.

Киричук Г. Е., Стадниченко А. П. Трематодная инвазия и накопление тяжелых металлов моллюском *Colletopterum ponderosum* (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) // Паразитология. – 2004. – Т. 38, № 4. – С. 359–365.

Киршенблат Я. Д. Специфичность паразитов к хозяевам // Усп. совр. биол. – 1941. – Т. 14, № 2. – С. 271–294.

Коваль В. П. Паразитофауна озера Кугурлуй // Вісник Київського університету. – 1965. – № 7. – С. 101–107.

Коваль В. П. Герус М. Н. Паразитофауна рыб низовья Каховского водохранилища на тринадцатом году его существования // Труды VI научн. конф. паразитологов УРСР. Ч. 2. – К.: Наук. думка, 1969. – С. 230–231.

Корнюшин А.В. О видовом составе пресноводных двустворчатых моллюсков Украины и стратегии их охраны // Вестник зоологии. – 2002. – 36 (1). – С. 9–23.

Котикова Е. А. Гистохимический метод изучения морфологии нервной системы у плоских червей // Паразитология. – 1967. – №1. – С. 79–81.

Котикова Е. А. Сравнительно-анатомическое исследование нервного аппарата плоских червей (Plathelminthes): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1971. – 21 с.

Коштойаңц Х. С. Основы сравнительной физиологии. – Т. 1. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – 524 с.

Куперман Б. И., Жохов А. Е., Попова Л. Б. Паразиты моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas) бассейна Волги // Паразитология. – 1994. – Т. 28, № 5. – С. 396–401.

Куприянова-Шахматова Р. А. Фауна личинок трематод пресноводных моллюсков Среднего Поволжья // Тез. докл. научн. конф. ВОГ. Ч.1. – М., 1957. – С. 165–167.

Куприянова–Шахматова Р. А. Изучение личинок трематод пресноводных моллюсков Среднего Поволжья // *Helminthologia*. – 1960. – Т. 1–2. – С. 67–76.

Куприянова–Шахматова Р. А. К изучению партеногенетического поколения трематод // Труды об-ва естествоиспытателей при КГУ. – 1963. – Т. LXIII (11). – С. 82–113.

Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высш. шк., 1974. – 348 с.

Лукашов Д. В. Роль двостулкових молюсків у міграції радіонуклідів в екосистемі водойми-охолоджувача Чорнобильської АЕС: Автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.01. – К., 2001. – 15 с.

Мазуркевич А. Й., Тарасович В. А., Клугі Дж. Патолофізіологія тварин. Підручник. – К.: Вища шк., 2000. – 352 с.

Маляревская А. Я. Биохимические механизмы адаптации гидробионтов к токсическим веществам // *Гидробиол. журнал*. – 1985. – Т. 21, №3. – С. 70–82.

Маркевич О. П. Основы паразитологии. – К.: Радянська школа, 1950. – 592 с.

Маркевич А. П. Паразитофауна пресноводных рыб УССР. – К.: Изд-во АН УССР, 1951. – 376 с.

Маркевич А. П. Паразитоценология, ее задачи и основные проблемы // *Вестник зоологии*. – 1974. – №1. – С. 3–10.

Мельниченко Р. К., Павлюченко О. В. Перлівницеви (Unionidae) басейну Сіверського Дінця // Науковий потенціал України: Матер. I Всеукр. наук-практ. конфер. Ч.1. – К.: Тов. «ТК «Меганом», 2005. – С. 2–3.

Мельниченко Р. К., Янович Л. М. Вплив чинників середовища на формування малакоценозів // *Вісник ДАУ*. – 2000. – №1. – С. 234–240.

Мельниченко Р. К., Янович Л. М., Корнюшин А. В. Особенности экологии и морфологии *Pseudanodonta* (Bivalvia,

Unionidae) фауны Украины // Вестник зоологии. – 2001. – 35 (3). – С. 61–70.

Мельниченко Р. К., Янович Л. М., Корнюшин А. В. Изменчивость морфометрических признаков раковин, особенности экологии и биология размножения моллюсков видового комплекса *Unio crassus* (Bivalvia, Unionidae) фауны Украины // Вестник зоологии. – 2004. – 38 (3). – С. 19–35.

Мельниченко Р. К., Павлюченко О. В., Гураль Р. І. Поширення, екологія і морфологія *Pseudanodonta* (Bivalvia, Unionidae) фауни України // Наук. зап. Держ. природн. музею. – Львів, 2005. – 21. – С. 89–100.

Мінюк М. Є. Залежність маси шлуночка та серцевих індексів *Unio conus borysthenticus* від інтенсивності інвазії *Aspidogaster conchicola* // Вісник Житомирського пед. ун-ту. – 1999. – №4. – С. 84–86.

Мінюк М. Є. Вплив зараженості аспідогастреями на значення серцевих індексів перлівницевих // Тез. доп. II Всеукр. наук.-конф. студентів, аспірантів та молодих вчених: Екологія. Людина. Суспільство. – К.: НТУУ КПІ, 2000. – С. 29.

Мінюк М. Є. Аспідогастри як специфічні паразити перлівницевих // Вісник Житомирського пед. ун-ту. – 2001. – №8. – С. 228–231.

Минюк М. Е. Аспидогастры – паразиты перловицевых Житомирского Полесья // Паразитология. – 2001. – Т.35, №6. – С. 552–555.

Мінюк М. Є. Вплив обсихання на ритм серцевих скорочень у *Colletopterum piscinale* (Bivalvia: Unionidae) // Вісник Житомирського пед. ун-ту. – 2002. – №10. – С. 156–158.

Мовчан Ю. В., Смірнов А. І. Фауна України. – К.: Наукова думка, 1981. – Т. 8. Риби. Вип. 2. Ч. 1. Коропові. – 425 с.

Мовчан Ю. В., Смірнов А. І. Фауна України. – К.: Наукова думка, 1983. – Т. 8. Риби. Вип. 2. Ч. 2. Коропові. – 360 с.

Мошковский Ш. Д. Содержание и задачи функциональной паразитологии // Тез. докл. III экол. конф. Ч. 1. – К.: Изд-во КГУ, 1954. – С. 170–173.

Нагибина Л. Ф., Тимофеева Т. А. Об истинных хозяевах *Aspidogaster limacoides* Diesing, 1834 (Trematoda, Aspidogastrea) // Докл. АН СССР, сер. биол., 1971. – Т. 200, № 3. – С. 742–744.

Найденова Н. Н. Паразитофауна рыб семейства Gobiidae Черного и Азовского морей // Труды VI научн. конф. паразитологов УРСР. Ч. 2. – К.: Наук. думка, 1969. – С. 257–259.

Налетов Н. А. Иванов И. В., Федоров П. Д., Черкашин В. Ф. Патологическая физиология и патологическая анатомия животных. – М.: Агропромиздат, 1991. – 352 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб СССР / Под общ. ред. Б. Е. Быховского – М.- Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 776 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР / Под ред. О. Н. Бауера. – Т. 3. – Паразитические многоклеточные (Ч. 2). – Л.: Наука, 1987. – Т. 3. – 583 с.

Определитель паразитов позвоночных Черного и Азовского морей / Под ред. В. Н. Грезе – Паразитические беспозвоночные рыб, рыбоядных птиц и морских млекопитающих. – К.: Наукова думка, 1975. – 551 с.

Павловский Е. Н. Общие проблемы паразитологии и зоологии. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. – 424 с.

Павлюченко О. В. *Aspidogaster conchicola* у перлівницевих Житомирського Полісся // Сучасний соціокультурний простір '2004: Матер. Всеукр. наук.-практ. конфер. Ч. 1. – К.: Тов. «ТК «Меганом», 2004а. – С. 3–4.

Павлюченко О. В. Морфометричні індекси як показники впливу *Aspidogaster conchicola* Baer на фізіологічний стан *Unio pictorum ponderosus* // Вісник ДАУ. – 2004б. – №2. – С. 217-223.

Павлюченко О. В. *Aspidogaster conchicola* Baer у перловицевых бассейна Тетерева // Актуальные проблемы сохранения устойчивости живых систем: Матер. VIII международной научн. экологической конф. – Белгород, 2004в. – С. 154–155.

Павлюченко О. В. *Aspidogaster conchicola* Baer – паразит перлівницевих правобережної України // Матер. Всеукр. конф.

молодих вчених “Сучасні проблеми екології”. – Запоріжжя, 2004г. – С. 41–44.

Павлюченко О. В. *Aspidogaster conchicola* Baer, 1827 (*Aspidogastrea*) у перлівницевих (*Mollusca*, *Bivalvia*, *Unionidae*) басейну Дніпра // Молодь, освіта, наука, культура і національна самосвідомість: Матер. VIII Всеукр. наук.-практ. конф. Том. 3 – К.: Вид-во Європ. ун-ту, 2005а. – С. 160–162.

Павлюченко О. В. *Aspidogaster conchicola* – паразит перлівницевих басейну Дунаю // Сучасна українська наукова думка: Матер. Всеукр. наук.-практ. Інтернет-конф. Ч. 1. – К.: Тов. «ТК «Меганом», 2005б. – С. 1–2.

Павлюченко О. В. Біорізноманіття перлівницевих фауни України // Матер. II Міжнарод. конф. студентів, аспірантів и молодых ученых “Биоразнообразие. Экология. Эволюция. Адаптация” – Одесса, 2005в. – С. 97.

Павлюченко О. В. Вплив *Aspidogaster conchicola* (*Plathelminthes*, *Aspidogastrea*) на гістологічну будову перикардію перлівницевих (*Mollusca*, *Bivalvia*, *Unionidae*) // Вест. зоології. – 2005г. – Отд. вып. №19, Ч. 2. – С. 243–245.

Павлюченко О. В. Вплив зараженості перлівницевих (*Mollusca*: *Bivalvia*: *Unionidae*) гельмінтом *Aspidogaster conchicola* на ритм серцевих скорочень *in vitro* // Науковий часопис НПУ ім. М.П. Драгоманова. Сер. 20: Біологія. – 2005д. – №1 (1). – С. 27–134.

Павлюченко О. В. Вплив інвазії *Aspidogaster conchicola* на ритм серцевих скорочень *Unioninae* (*Mollusca*: *Bivalvia*) // Молодь і поступ біології: Тези доп. I Міжнар. конф. студентів та аспірантів. – Львів: СПОЛОМ, 2005е. – С. 259–260.

Павлюченко О. В. Вплив паразитування *Aspidogaster conchicola* Baer на фізіологічний стан перлівницевих // Наукові записки Терноп. націон. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер.: Біологія. Спец. вип. «Гідроекологія». – 2005є. – №3 (26). – С. 337–340.

Павлюченко О. В. Перловицы бассейна Припяти и их зараженность аспидогастреями // Актуальные проблемы экологии: Матер. I Міжнарод. научн. конф. Ч. 1. – Гродно: ГрГУ, 2005ж. – С.279–280.

Павлюченко О. В. *Aspidogaster conchicola* (Plathelminthes, Aspidogastrea) – паразит перлівницевих (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) України // Молодь та поступ біології: Тези доп. II Міжнар.наук. конф. студентів та аспірантів. – Львів, 2006а. – С. 257–258.

Павлюченко О. В. *Aspidogaster conchicola* (Plathelminthes, Aspidogastrea) у перлівницевих (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) України // Вестник зоологи. – 2006б. – № 4. – С. 333–340.

Павлюченко О. В. Вплив сумісного паразитування аспідогастрей і мікроспоридій на гістологічну структуру перикардію перлівницевих // Міжнародна наукова конференція “Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища” 2 вип. – Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2006в. – С. 212–215.

Павлюченко О. В. Особливості сезонної динаміки зараження перлівницевих (Mollusca: Bivalvia: Unionidae) гельмінтом *Aspidogaster conchicola* (Plathelminthes: Aspidogastrea) // Українська наука в мережі Інтернет: Матер. Всеукр. наук.-практ. Інтернет-конф. – Київ: Тов. «ТК «Меганом», 2006г. – С. 1–2.

Павлюченко О.В. Аспідогастреї (Plathelminthes, Aspidogastrea) – паразити перлівницевих (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) України // Вісник ДАУ. – 2007а. – №2. – С. 101–107.

Павлюченко О.В. Порівняльна морфологічна характеристика видів роду *Aspidogaster* (Plathelminthes, Aspidogastrea) // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2007б. – Вип. 43. – С.174–179.

Павлюченко О.В., Єрмошина Т.В. Паразити перлівницевих (Bivalvia, Unionidae) та їх вплив на організм молюсків // Regul. Mech. Biosyst. – 2017. – 8 (4). – С. 482–488.

Павлюченко О.В., Мельниченко Р.К., Гарбар А.В. Морфология раковины, распространение и некоторые особенности экологии моллюска *Sinanodonta woodiana* (Bivalvia, Unionidae) в водоемах дельты Дуная // Вестник зоологии. – 2007. – № 3. – С. 241–250.

Петрушевский Г. К., Петрушевская М. Г. Достоверность количественных показателей при изучении паразитофауны рыб // Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР. – Л., 1960. – С. 333–334.

Пирс Э. Гистохимия. – М.: Иностранная литература, 1962. – С. 751–762.

Пичугин Л. М., Акулов А. В. Практические занятия по патологической анатомии домашних животных. – М.: Сельхозгиз, 1960. – 254 с.

Полянский Ю. И. Жизнь животных. – М.: Просвещение, 1987. – Т. 1. – 447 с.

Попов Н. П. К фауне паразитических червей бассейна реки Дона. Паразитические черви леща (*Abramis brama*) // Русский гидробиол. журнал. – Саратов, 1926. – Т. V. – №3–4. – С. 1–9.

Попова Л. Б., Биочино Г. И. К вопросу о нахождении и паразитофауне *Dreissena bugensis* в Рыбинском водохранилище // Паразитология. – 2001. – Т.35, №4. – С. 356–359.

Ройтман В. А., Воейков Ю. А., Сирин С. А. Обнаружение *Aspidogaster limacoides* (Diesing, 1834) (*Aspidogastrea*) у рыб Рыбинского водохранилища // Паразитология. – 1981. – Т. XV, № 4. – С. 332–337.

Ромейс Б. Микроскопическая техника. – М.: Иностранная литература, 1953. – 718 с.

Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника. – М.: Советская Наука, 1957. – С. 102–117.

Скрябин К. И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – Т. 6. – 760 с.

Скрябин К. И., Гушанская Л. Х. Новая система крупных таксономических категорий класса Trematoda Rudolphi, 1868. // Helminthologia. – 1962–1963. – Т. 4, №1–4. – С. 472–478.

Стадниченко А. П. Пресноводные моллюски Украинской ССР, их биоценотические связи и воздействие на моллюсков трематод: Автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.08. – Л., 1982. – 35 с.

Стадниченко А. П. О роли новых и малоизвестных видов пресноводных моллюсков фауны Украины в жизненных циклах трематод // Зоологический журнал. – 1983. – Т. LXII, Вып. 2. – С. 175–180.

Стадниченко А. П. Фауна України. Перлівнищеві. Кулькові. – К.: Наукова думка, 1984. – Т. 29, Вип.9. – 384 с.

Стадниченко А. П. Об аквариумном содержании и разведении пресноводных моллюсков // Первое Всесоюз. сов. по пробл. зоокультуры. – М., 1986. – С. 78-80.

Стадниченко А. П. Моллюски и трематоды // Деп. в УкрНИИ НТИ 24.08.1989 № 1956. – Ук 92. – 232 с.

Стадниченко А. П., Анистратенко В. В., Грабинская О. В., Мартынюк О. В., Мирошниченко О. А., Олейник Н. Г., Сергейчук С. А., Фасоля О. И. Зараженность перловицевых (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) партенитами *Bucherphalus polymorphus* (Trematoda) и воздействие паразитов на ритм сердечной деятельности хозяев // Паразитология. – 1994. – Т.28, вып.2. – С. 124-130.

Стадниченко А. П., Сластенко М. М., Бондаренко О. В., Фасоля О. И., Гикало О. А., Заяц Н. И. Влияние ионов тяжелых металлов на ритм сердечных сокращений у перловицевых // Деп. в УкрНИИ НТИ № 420.–Ук 90. – 25 с.

Стадниченко А. П., Сластенко М. М., Куркчі Л. М., Гумінський О. В., Киричук Г. Є., Іваненко Л. Д., Янович Л. М., Гарбар О. В., Мельниченко Р. К., Вискушенко Д. А. Методи дослідження молюсків. // Деп. в УкрНТІ № 78.–Ук 99. – 64 с.

Стадниченко А. П., Мельниченко Р. К., Янович Л. М., Киричук Г. Є., Житова О. П. Роль молюсків у розподілі радіонуклідів у водних екосистемах // Вісник Житомирського пед. ун-ту. – 2002а. – №10. – С. 188–192.

Стадниченко А. П., Мельниченко Р. К., Янович Л. Н., Киричук Г. Е., Житова О. П. Содержание и особенности распределения радионуклидов в водных экосистемах Украинского Полесья // Докл. II Межд. науч.-прак. конф. – Сепипалатинск, 2002б. – Т. 2. – С. 5–9.

Старобогатов Я. И. Класс двустворчатые моллюски *Bivalvia* // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Планктон и бентос. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – С. 123–151.

Старобогатов Я. И. Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia*, *Dreissenidae*). Систематика, экология, практическое значение. – М.: Наука, 1994. – 240 с.

Старобогатов Я. И. Прозорова Л. А. Богатов В. В. Саенко Е. М. Моллюски / Определитель беспозвоночных России и сопредельных территорий. – Т. 6. – СПб.: Наука, 2004. – 528 с.

Стрелков Ю. А., Шульман С. С. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб Амура // Паразиты рыб Амура (Паразитол. сб.). – 1971. – Вып. 25. – С. 196–292.

Струков А. И., Серов В. В. Патологическая анатомия. – М.: Медицина, 1985. – 656 с.

Тимофеева Т. А. О взаимоотношениях с хозяевами представителей подкласса *Aspidogastrea* (Trematoda) // Тез. докл. отчет. научн. сессии ЗИН АН СССР по итогам работ 1970 г. – Л.: Наука, 1971а. – С.30-31.

Тимофеева Т. А. Строение нервной системы *Aspidogaster conchicola* K.Baer, 1827 (Trematoda, *Aspidogastrea*) // Паразитология. – 1971б. – Т. 5, №6. – С. 517–523.

Тимофеева Т. А. Железистый аппарат прикрепительного диска *Aspidogaster limacoides* (Trematoda, *Aspidogastrea*) // Зоол. журн. – 1972а. – Т. 51, №7. – С. 1071–1073.

Тимофеева Т. А. Морфология, биология и жизненные циклы двух представителей рода *Aspidogaster* К. Ваер: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1972б. – 17 с.

Тимофеева Т. А. Об индентичности *Aspidogaster amurensis* Achmerov. 1956 и *Aspidogaster conchicola* Baer, 1827 (Trematoda, *Aspidogastrea*). // Паразитология. – 1973. – Т.7, №1. – С. 89–90.
Тимофеева Т. А. Об эволюции и филогении аспидогастрид // Паразитология. – 1975. – Т. 9, №2. – С 105-111.

Тимофеева Т. А. Адаптация аспидогастрид к паразитированию в моллюсках // II Всесоюзный симпозиум по болезням и паразитам водных беспозвоночных. Тез. докл. – Л.: Наука, 1976. – С. 67.

Титар В. М. Паразиты рыб // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. – К.: Наук. думка, 1989. – С. 210–237.

Трускавецький Є. С., Мельниченко Р. К. Гістологія з основами ембріології. – Житомир: Вид-во “Волинь”, 2003. – 184 с.

Хегнер Р. Реакция паразитов на изменения хозяев // Усп. совр. биол. – 1937. – Т. 7, № 1. – С. 122–131.

Уваєва О. І., Павлюченко О. В. Акваріумне утримання прісноводних молюсків родин Unionidae і Planorbidae // Біологія та проблеми захисту генофонду домашніх та декоративних тварин: Матер. Всеукр. студ. наук.-практ. конф. – Полтава: АСМІ, 2005а. – С. 105–106.

Уваєва О. І., Павлюченко О. В. Вплив діяльності людини на перлівницевих (Mollusca: Bivalvia: Unionidae) і дрібних катушкових (Mollusca: Gastropoda: Planorbinae) Полісся // Наука і життя: українські тенденції, інтеграція у світову наукову думку: Матер. Всеукр. наук.-практ. Інтернет-конф. Ч. 1. – Київ, 2005б. – С. 5–6.

Уваєва О. І., Павлюченко О. В. Особливості зараження деяких прісноводних молюсків плоскими червами у басейні Західного Бугу // Матер. IV Міжн. наук.-практ. конф “Динаміка наукових досліджень 2005”. – Дніпропетровськ: Наука і освіта, 2005в. – Т. 1. Біологія. – С. 34–35.

Уваєва О. І., Павлюченко О. В. Фауна перлівницевих (Mollusca: Bivalvia: Unionidae) і катушкових (Mollusca: Gastropoda: Planorbinae) басейну Десни // Сучасний соціокультурний простір 2005: Матер. Всеукр. наук.-практ. Інтернет-конф. Ч.1. – Київ: Тов. «ТК «Меганом», 2005г. – С. 6–7.

Уваєва Е. И., Павлюченко О. В. Плоские черви – паразиты пресноводных моллюсков Центрального Полесья // Паразитологические исследования в Сибири и Дальнем Востоке: Матер. II межрегиональной научн. конф. – Новосибирск: «Арт-Авеню», 2005. – С. 207–209.

Уваєва О.І., Павлюченко О.В. Фауна та екологія перлівницевих (Mollusca: Bivalvia: Unionidae) і катушкових (Mollusca: Gastropoda: Planorbinae) Закарпаття та їх паразити // Наукові дослідження – теорія та експеримент '2006: Матер. другої Міжн. наук.-практ. конф. Том 8. – Полтава: ІнтерГрафіка, 2006. – С. 100–102.

Чорногоренко-Бідуліна М. І. Фауна личинкових форм трематод в молюсках Дніпра. – К.: Вид-во АН УРСР, 1958. – 107 с.

Черногоренко М. И. Паразиты и другие симбионты беспозвоночных и рыб // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. – К.: Наук. думка, 1989. – С. 174–189.

Черномаз Т. В. Работа ресничек переживающих клеток мерцательного эпителия жабер и ноги перловицевых, зараженных *Aspidogaster conchicola* и *Viscerphalus polymorphus* // Паразитология. – 2001. – Т. 35, №5. – С. 443–447.

Шаова Н. Д. Паразитофауна рыб бассейна реки Кубани: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1969. – 26 с.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский А. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Тр. ИЭРиЖ, УНЦ АН СССР. – Свердловск, 1968. – Вып. 58. – 387 с.

Швецова Л. С. Новая находка многосемянниковой аспидогастериды *Rugogaster hydroladi* у химеры из южной части Тихого океана // Паразитология. – 1990. – Т.24, №1. – С. 82–85.

Шевченко Н. Гельминтофауна биоценоза Северского Донца и пути ее циркуляции в среднем течении реки: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Харьков, 1965. – 45 с.

Шкорбатов Г. А., Старобогатов Я.И. Методы изучения двустворчатых моллюсков. – Л., 1990. – 208 с.

Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. – М.: Наука, 1972. – Т. 2. – 515 с.

Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. – М.: Наука, 1976. – Т. 3. – 245 с.

Шульц Р. С. Давтян Є. А. Естественная восприимчивость и невосприимчивость к гельминтам в связи с различными формами хозяино-паразитных отношений // Сб. научн. тр. Ереванск. Зоовет. ин-та. – 1948. – Т. 9. – С. 35–46.

Юришинец В. И. Некоторые аспекты взаимодействия популяций *Unio tumidus* и *Unio pictorum* (Bivalvia, Unionidae) с их паразитами и комменсалами // Гидробиол. журн. – 1997. – Т. 33, №5. – С.107–109.

Юришинець В. І. Двостулкові молюски та їх ендобіонти як компонент гідропаразитичних систем: Автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.17. – К., 1999. – 16 с.

Юришинец В. И. Некоторые особенности жизненного цикла *Aspidogaster conchicola* (Aspidogastridae) в популяции моллюска *Unio tumidus* (Bivalvia, Unionidae) // Тез. доп. XXII Конф. Укр. наук. тов. паразитологів. – К., 2002. – С.125.

Юришинец В. И., Корнюшин А. В. Новый для фауны Украины вид двустворчатых моллюсков *Sinanodonta woodiana* (Bivalvia, Unionidae), его диагностика и возможные пути интродукции // Вестник зоологи. – 2001. – 35, №1. – С. 79–84.

Юрлова Н. И., Водяницкая С. Н., Глупов В. В. Анализ взаимоотношений в системе паразит-хозяин (на примере моллюсков и трематод) // Усп. совр. биол. – 2000. – Т. 120, №6. – С. 573–580.

Янович Л.М. Перлівницеві Unionidae Rafinesque, 1820 (Bivalvia) в сучасних екологічних умовах України (стан популяцій, особливості статевої структури і розмноження, біоценотичні зв'язки та фауна): Автореф. дис. ... докт. біол. наук: 03.00.08. – К., 2013. – 48 с.

Янович Л.Н., Пампура М.М. Новая находка моллюска-вселенца *Sinanodonta woodiana* (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) в Украине // Вестн. зоологии. – 2011. – Т. 45, № 2. – С. 186.

Янович Л.Н., Пампура М.М. Распространение *Sinanodonta woodiana* в водоемах и водотоках Закарпатья Украины // I Междунар. Интернет-конф. "Актуальные проблемы гидробиологии и ихтиологии" (Казань, 6 декабря 2011 г.). – Казань: изд-во "Казанский университет", 2012а. – С. 91-94.

Aubert H. Ueber das wassergefäßsystem, die Geschlechtsverhältnisse, die Eibildung und die Entwicklung des *Aspidogaster conchicola* mit Berücksichtigung und Vergleichung anderer Trematoden // Zeitschr. Wissensch. Zool. – 1855. – Vol. 6. – P. 349-376.

Baer K. Beiträge zur Kenntnis der niederen Thiere // Nov. act. Acad. Natur. Curiosum. – 1827. – Vol. 13. – P. 523-762.

Bailey H. H., Tompkin S. J. Ultrastructure of the integument of *Aspidogaster conchicola* // J. of Parasitology. – 1971. – Vol. 57. – P. 848-854.

Bakker K. E., Davids C. Notes on the life history of *Aspidogaster conchicola* Baer, 1826 (Trematoda: Aspidogastridae) // J. Helminthol. – 1973. – Vol. 47 (3). – P. 269-276.

Burmeister R. Zoonomische Briefe // Allgemeine Darstellung der thierischen Organisation. Leipzig. – 1856. – P. 250-252.

Bychowsky I., Bychowsky B. Ueber die Morphologie und Systematik des *Aspidogaster limacoides* Diesing // Z. f. Parasitenk. – 1934. – Vol. 7. – P. 125-137.

Danford D. W., Joy J. E. Aspidogastrid (Trematoda) parasites of bivalve molluscs in western West Virginia // Proc. Helminthol. Soc. Wash. – 1984. – Vol. 51 (2). – P. 301-304.

Dawes B. On *Multicotyle purvisi* n. g., n. sp., an Aspidogastrid trematode from the river turtle *Siebenrockiella crassicolis* in Malaya // J. of Parasitology. – 1941. – Vol. 33. – P. 300-305.

Dawes B. The trematoda with special reference to British and other European forms. // Cambridge at the Univ. Press. – 1946. – 644 p.

Diesing C. M. *Aspidogaster limacoides*, eine neue Art Binnenwurm // Isis, 1834. – P. 1231.

Dollfus R. Ph. *Miscellanea helminthologica maroccana*. V. Presence au Maroc d'*Aspidogaster conchicola* K. E. von Baer 1826 (Trematoda Aspidogastridae) // Archives de l'Institut Pasteur du Maroc. – 1953. – Vol. 4 (8) – P. 492-495.

Dollfus R. Ph. Systeme de la sous-classe des Aspidogastrea E. C. Faust et C. C. Tang 1936 // Ann. Parasitol. Humaine et comparée. – 1956. – Vol.31 (1-2) – P. 11-13.

Dollfus R. Ph. Trematodes. Sous-Classe Aspidogastrea // Ann. Parasit. – 1958. – Vol. 33 (4). – P. 305-394.

Dujardin F. Histoire naturelle des Helminthes ou Vers intestinaux // Nouvelle suites a Buffon. – 1845. – Vol. 16. – P. 654.

Duobinis-Gray L. F., Urban E. A., Sickel J. B., Owen D. A., Maddox W. E. Aspidogastrid (Trematoda) parasites of unionid (Bivalvia) molluscs in Kentucky Lake. // Proc. Helminthol. Soc. Wash. – 1991. – Vol. 58 – P. 167-170.

Eckmann F. Uber zwei nene Trematoden der Gattung Aspidogaster // Zeitschr. J. Parasitenkunde. – 1932. – Vol. 4 (3). – P. 395-399.

Faust E. C. Notes on the excretory system in Aspidogaster conchicola // Tr. Amer. Soc. Micr. – 1922. – Vol. 41. – P. 113-117.

Faust E. C., Tang C. C. Notes on a new Aspidogastrid species, with a consideration of the phylogeny of the group // J. Parasitology. – 1936. – Vol. 28 (4). – P. 487-501.

Halton D. W. Ultrastructure of the alimentary tract of Aspidogaster conchicola (Trematode: Aspidogastrea) // J. Parasitology. – 1972. – Vol. 58. – P. 455-467.

Halton D. W., Lyness R. A. Ultrastructure of the tegument and associated structures of Aspidogaster conchicola (Trematoda: Aspidogastrea) // J. Parasitology. – 1971. – Vol. 57. – P. 1198-1210.

Hathaway R. P. The fine structure of the trematode Aspidogaster conchicola von Baer, 1827. // Dissertation Abstracts International. – 1971. – Vol. 31B. – P. 7687.

Hathaway R. P. The fine structure of the cecal epithelium of the trematode Aspidogaster conchicola von Baer, 1827 // Proc. Helminthol. Soc. Wash. – 1972. – Vol. 39. – P. 101-107.

Hegner R. Parasite reaction to host modification // J. Parasitology. – 1937. – Vol. 37 (1). – P. 1-12.

Hendrix S. S. New host and locality records for two aspidogastrid trematodes, *Aspidogaster conchicola* and *Cotylaspis insignis* // J. Parasitology. – 1968. – Vol. 54 (1). – P. 170–180.

Hendrix S. S., Overstreet R. M. Marine aspidogastrids (Trematoda) from fishes in the Northern Gulf of Mexico // J. Parasitology. – 1977. – Vol. 63 (5). – P. 810–817.

Hendrix S. S., Short R. B. Aspidogastrids from Northeastern Gulf of Mexico river drainages // J. Parasitology. – 1965. – Vol. 51 (4). – P. 561–569.

Hendrix S. S., Vidrine M. F., Hartenstine R. H. A list of records of freshwater aspidogastrids (Trematoda) and their hosts in North America // Proc. Helminthol. Soc. Wash. – 1985. – Vol. 52 (2). – P. 289–296.

Huehner M. K. Studies on the biology of *Aspidogaster conchicola* von Baer, 1827, *Cotylaspis insignis* Leidy, 1872 and *Cotylogasteroides barrowi*, Huehner and Etges, 1972. // Dissertation Abstracts International. – 1975. – Vol. 36B. – P. 1611–1612.

Huehner M. K. Aspidogastrid trematodes from freshwater mussels in Missouri with notes on the life cycle of *Cotylaspis insignis* // Proc. Helminthol. Soc. Wash. – 1984. – Vol. 51 (2). – P. 270–274.

Huehner M. K. Aspidogastrid and digenetic trematode single and double infection in the gastropod *Elimia livescens*, from the upper Cuyahoga river // Proc. Helminthol. Soc. Wash. – 1987. – Vol. 54 (2). – P. 200–203.

Huehner M. K., Etges F. J. A new gastropod host for *Aspidogaster conchicola* // J. Parasitology. – 1971. – Vol. 57. – P. 1255.

Huehner M. K., Etges F. J. Experimental transmission of *Aspidogaster conchicola* von Baer, 1827 // J. Parasitology. – 1972. – Vol. 58. – P. 109.

Huehner M. K., Etges F. J. The life cycle and development of *Aspidogaster conchicola* in snails, *Viviparus malleatus* and *Goniobasis livescens* // J. Parasitology. – 1977. – Vol. 63. – P. 669–674.

Huehner M. K., Etges F. J. Encapsulation of *Aspidogaster conchicola* (Trematoda: Aspidogastrea) by unionid mussels // J. Invertebr. Pathol. – 1981. – Vol. 37 (2). – P. 123–128.

Huehner M. K., Hannan K., Garvin M. Feeding habits and marginal organ histochemistry of *Aspidogaster conchicola* (Trematoda: Aspidogastrea). // J. Parasitology. – 1989. – Vol. 75. – P. 848–852.

Gao Q., Nie P., Yao W. Scanning electron microscopy of *Aspidogaster ijimai* Kawamura, 1913 and *A. conchicola* Baer, 1827 (Aspidogastrea, Aspidogastridae) with reference to their fish definitive-host specificity // Parasitology Research. – 2003. – Vol. 91 (6). – P. 439–443.

Gentner H. W. Notes on the biology of *Aspidogaster conchicola* and *Cotylaspis insignis* // Z. Parasitenk. – 1971. – Vol. 35. – P. 263–269.

Gentner H. W., Hopkins S. H. Changes in the trematode fauna of clams in the Little Brazos River, Texas // J. Parasitol. – 1966. – Vol. 52. – P. 458–461.

Giese A. C., Hart M. A., Smith A. M., Cheung M. A. Seasonal changes in body component indices and chemical composition in the pismo clam *Tivela stultorum* // Compar. Biochem. and Physiol. – 1967. – Vol. 22 (2). – P. 549–561.

Glöer P. C. Meier-Brock C. Süßwassermollusken. – Hamburg: DJN, 1998. – 136 s.

Godeanu S. Despre prezența lui *Aspidogaster conchicola* Baer, 1827. (Trematoda) in Romania // Studii si cercetari biol. Ser. Zool. – 1969. – Vol. 21 (6). – P. 403–406.

Kelly H. M. A statistical study of the parasites of the Unionidae // Bull. Illinois St. Labor. Natur. Hist. (Urbana). – 1899. – Vol. 5. – P. 401–418.

Khalil A. I., Abou Shafee H. E. Scanning and transmission electron microscopy of *Aspidogaster conchicola* von Baer, 1827 (Platyhelminthes: Aspidogastrea) with redescription of the species // J. Union Arab Biol., Cairo. – 1998. – Vol. 9(A). – P. 85–96.

Koubek P. Nález motolice drunu *Aspidogaster conchicola* Baer, 1827. a cerkarie druhu *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827 u našich mlžů // Folia přírodověd. Fak. USEP Brně. – 1977. – Vol. 18 (9). – P. 47–53.

Laruelle F., Molloy D., Roitman V. Histological analysis of trematodes in *Dreissena polymorpha*: their location, pathogenity, and distinguishing morphological characteristics doi // J. Parasitology. – 2002. – Vol. 88 (5). – P. 856–863.

Leidy J. Contribution to Helminthology // Proceed. Acad. Natur. Sc. Philadelph. – 1858. – Vol. 10. – P. 110–112.

Lepsi J. Tin neuer Trematode *Aspidogaster antipai* n. sp. // Societati naturalistilor Romania. – 1931. – Vol. 10. – P. 72–73.

Linton E. Notes on Parasites of Bermuda Fishes // Proceed. U. S. Natur. Mus. – 1907. – Vol. 38. – P. 85–126.

Mac Callum G., Mac Callum W. On *Aspidogaster ringens* (Linton) and *Aspidogaster kemostoma* n. sp. Zoolog. Jahrb., Systematik. – 1913. – Vol. 34. – P. 251–256.

Machida M., Araki J. Three aspidogastrean trematodes from marine fishes of Japan // Bull. Nat. Sci. Mus. A. Zool. – 1992. – Vol. 18 (2). – P. 51–55.

Melnichenko R. K., Pavlyuchenko O. V., Stadnychenko A. P. The distribution, morphology and peculiarities of ecology of new in the fauna of Ukraine species *Sinanodonta woodiana* (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) // Molluscs, Quaternary, faunal changes and environmental dynamics. A symposium on occasion of 80-th birthdays of Vojen Lozek. – Prague, 2005. – P. 23–24.

Michelson E. H. *Aspidogaster conchicola* from freshwater gastropods in the United States // J. Parasitol. – 1970. – Vol. 56. – P. 709–712.

Molloy D. P. *Dreissena*! // Zebra mussel information clearinghouse. – 1997. – Vol. 7 (6). – P. 3.

Molloy D. P., Roitman V. A., Shields J. D. Survey of the Parasites of Zebra Mussels (*Bivalvia*: *Dreissenidae*) in Northwestern Russia,

with Comments on Records of Parasitism in Europe and North America. // J. Helm. Soc. Wash. – 1996. – Vol 63 (2). – P. 251–256.

Monticelli F. S. *Cotylogaster michaelis* n. g. n. sp. e revisione degli Aspidobothridae // Festschr. Leuckart. – 1892. – P. 168–214.

Niewiadomska K., Pojmańska T. *Zarys Parazytologii Ogólnej*. – Wydawnictwo Naukowe PWN, 2001. – 515 p.

Odher T. *Stichocotyle nephropis* J.T. Gunningham ein aberranter Trematode der Digenenfamilie Aspidogastridae // Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens. – 1910. – Vol. 45. – P. 1–16.

Pauley G. B., Becker C. D. *Aspidogaster conchicola* in mollusks of the Colombia River system with comments on the host's pathological response // J. Parasitology. – 1968. – Vol. 54. – P. 917–920.

Pavlyuchenko O. V. The influence of the parasitation of *Aspidogaster conchicola* Baer on the phisiological state of the organism *Unio pictorum* and *Colletopterum ponderosum* – // International symposium of malacology. – Sibiu, Romania, 2004. – P. 44–46.

Pawluczenko O. Zmiany wiekowe korelacji morfometrycznych *Unio pictorum* w normie i w razie atakowania pasożytami *Aspidogaster conchicola* // XX krajowe seminarium malakologiczne. – Kroscienko, 2004. – P. 21.

Poche F. Einige Bemerkungen zur Nomenklatur der Trematoden // Zool. Anzeiger. – 1907. – Vol. 31. – P. 124–126.

Saond M. F., El-Naffar M. K., Abdel-Uamid M. E. *Aspidogaster africanus* n. sp. from a freshwater fish in the Sudan // Zool. Anz. – 1974. – Vol. 192 (1–2). – P. 77–80.

Simpson D. T., Mc Graw I. L. Two new genera of Aspidogastridae from *Pogonias cromis* (L.) from the Texas Gulf Coast // Southwest. Natur. – 1979. – Vol. 24 (4). – P. 557–562.

Sonsino P. Studi sui parassiti di molluschi di acque dolce nei dintorni di Cairo in Egitto // Fests. zum siebenz Geburts. – 1892. – Vol. 18. – P. 134–146.

Stadnychenko A.P., Melnichenko R.K., Janowicz L.M., Kiriczuk G. E. O możliwości zastosowania mięczaków w monitoringu radioekologicznym ekosystemów słodkowodnych // XVII Srczecin-Lubin. – 2002a. – P. 38–40.

Stadnychenko A.P., Melnichenko R.K., Janowicz L.M., Kiriczuk G.E. On the possibility to use molluscs in radioecological monitoring of freshwater ecosystems // Folia malacologica. – 2002b. – Vol. 10 (1). – P. 42.

Stadnychenko A. P., Kirichuk G. E., Melniczenko R. K., Janovich L. M. Stan zagrożenia ślimaków i małży w wodach Ukrainy // XIX Krajowe seminarium malakologiczne. – Słupsk, 2003. – P. 49–50.

Stadnychenko A. P., Melnychenko R. K., Pavlyuchenko O. V., Yanovich L.M. Distribution and Ecology of Pseudanodonta (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) in the Fauna of Ukraine// XXI Krajowe seminarium malakologiczne. – Torun-ciechocinek. – 2005. – P. 42–43.

Stadnychenko A. P., Melnychenko R. K., Pavluchenko O. V. Rozpowszechnienie i ekologia małży rodzaju *Batavusiana* (Bivalvia, Unionidae) w zbiornikach słodkowodnych Ukrainy // XXII Krajowe seminarium malakologiczne. –Huta szklana – Kielce – Św. Krzyż: Akad. Świętokrzyska. – 2006. – S. 46.

Stafford J. Anatomical structure of *Aspidogaster conchicola*. // Zool. Jahch. Anat. – 1896. – Vol. 9. – P. 477–542.

Steinberg D. Die Geschlechtsorgane von *Aspidogaster conchicola* Baer und ihr Jahreszyklus. – Zool. Anz. – 1931. – Vol. 94. – P. 153–170.

Stunkard H. Studies on North American Polystomidae, Aspidogastridae and Paramphistomidae. // Lilinois Biolog. Monographs. – 1917. – Vol. 3 (3). – P. 47–59.

Stromberg P. C. Aspidobothrean trematodes from Onio Mussels // Onio J. Sci. – 1970. – Vol. 70 (6). – P. 335–341.

Toews S., Beverley-Burton M., Lawrimore T. Helminth and protist parasites of zebra mussels, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), in the Great Lakes region of southwestern Ontario, with comments on

associated bacteria // Can. J. Zool. – 1993. – Vol. 71. – P. 1763–1766.

Trimble J. L., Bailey H. H., Nelson E. N. *Aspidogaster conchicola* (Trematoda: Aspidobothrea): histochemical localization of acid and alkaline phosphatases // Experimental Parasitology. – 1971. – Vol. 29. – P. 457–462.

Van Cleave H., Williams Ch. Maintenance of the trematode, *Aspidogaster conchicola*, outside the body of its Natural Host // J. Parasitology. – 1943. – Vol. 29 (2). – P. 127–130.

Voeltzkow A. *Aspidogaster conchicola*. Arb. Zootog. // Zootom. Inst. Wurzburg. – 1888 – Vol. 8 (8). – P. 249–289.

Wasielewski L., Drozdowski A. Anomalie w budowie osierdza wywołane *Anodonta cellensis* Schröter, 1779 (Bivalvia, Eulamellibranchia, Unionidae), działalnością *Aspidogaster conchicola* Baer, 1826 (*Aspidogastrea*) // Acta Univ. N. Copernici Biol. – 1995. – Vol. 49. – P. 33–43.

Williams C. O. Observations on the life history and taxonomic relationships of the trematode *Aspidogaster conchicola* // J. Parasitology. – 1942. – Vol. 28. – P. 467–475.

Yamaguti S. *Systema helminthum*. 4. Monogenea and Aspidocotylea. – New York – London, 1963. – 699 p.

Yuryshynets V., Krasutska N. Records of the parasitic worm *Aspidogaster conchicola* (Baer 1827) in the Chinese pond mussel *Sinanodonta woodiana* (Lea 1834) in Poland and Ukraine. – Aquat. Invasions. – 2009. – 4 –P. 491–494.

Черепашки перлівницевих – хазяїв *Aspidogaster conchicola*

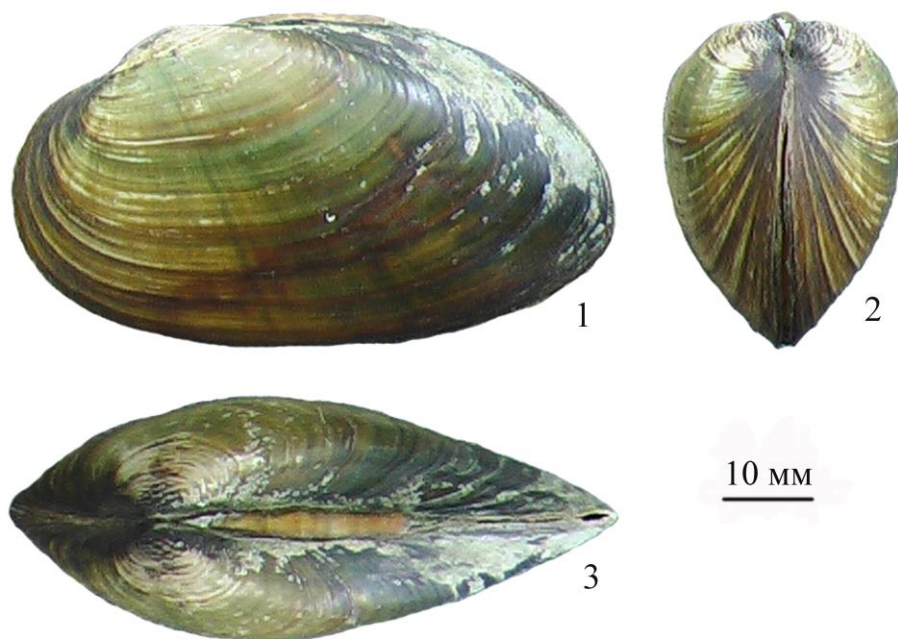


Рис. А.1. *Unio crassus* Philipsson, 1788
(р. Збруч, Скала Подільська Тернопільської обл.):
1 – вигляд зліва; 2 – спереду; 3 – зверху. Оригінал.

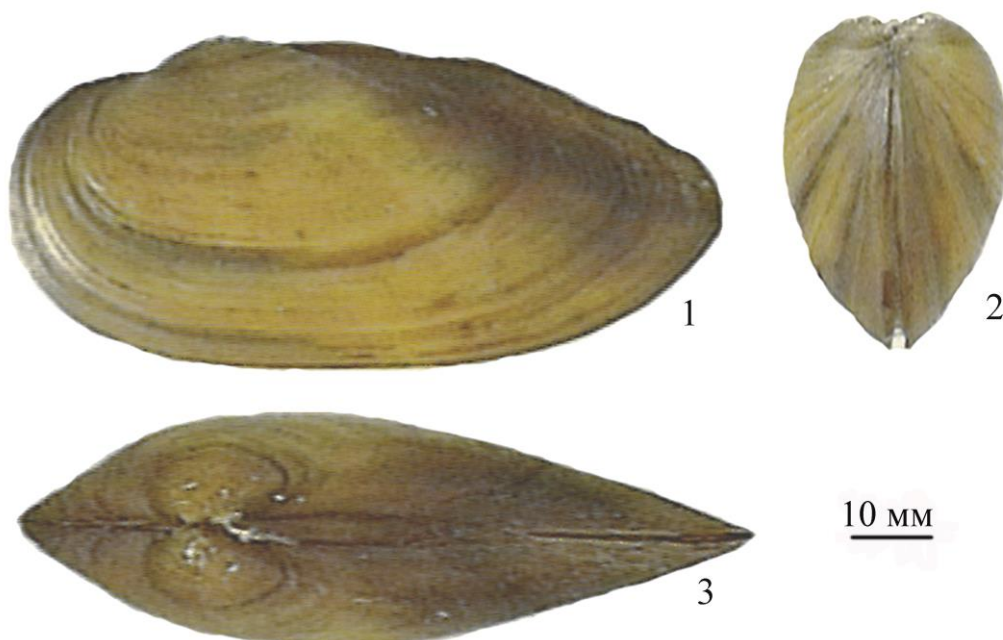


Рис. А.2. *Unio pictorum* Linnaeus, 1758
(р. Інгул, Привільне Миколаївської обл.):
1 – вигляд зліва; 2 – спереду; 3 – зверху. Оригінал.

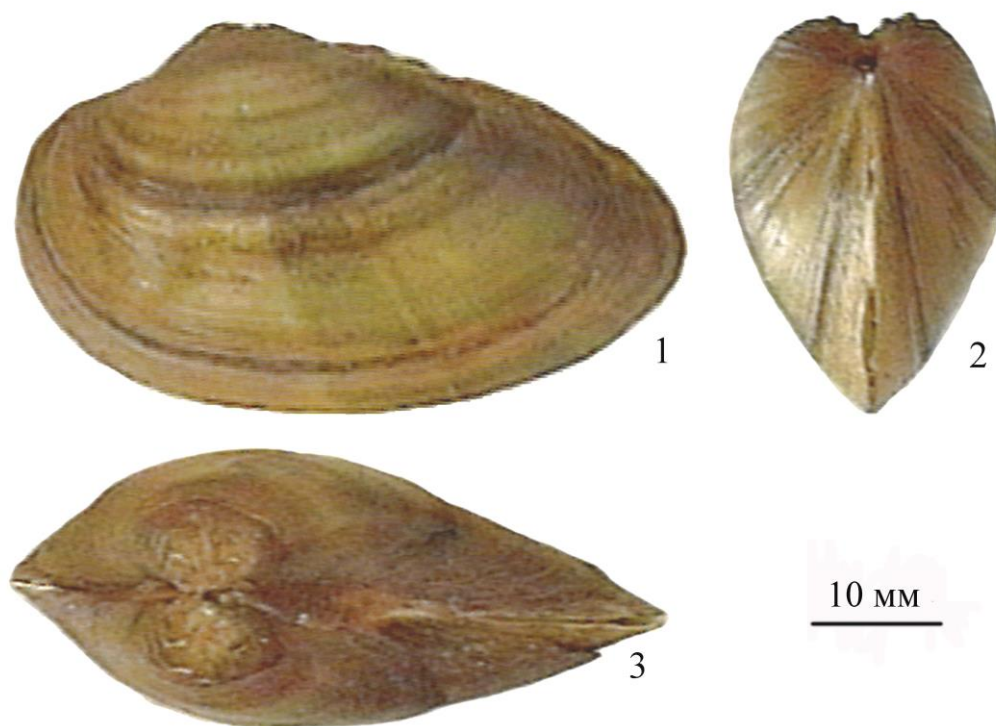


Рис. А.3. *Unio tumidus* Philipsson, 1788
(р. Гнилоп'ять, Бердичів Житомирської обл.):
1 – вигляд зліва; 2 – спереду; 3 – зверху. Оригінал.

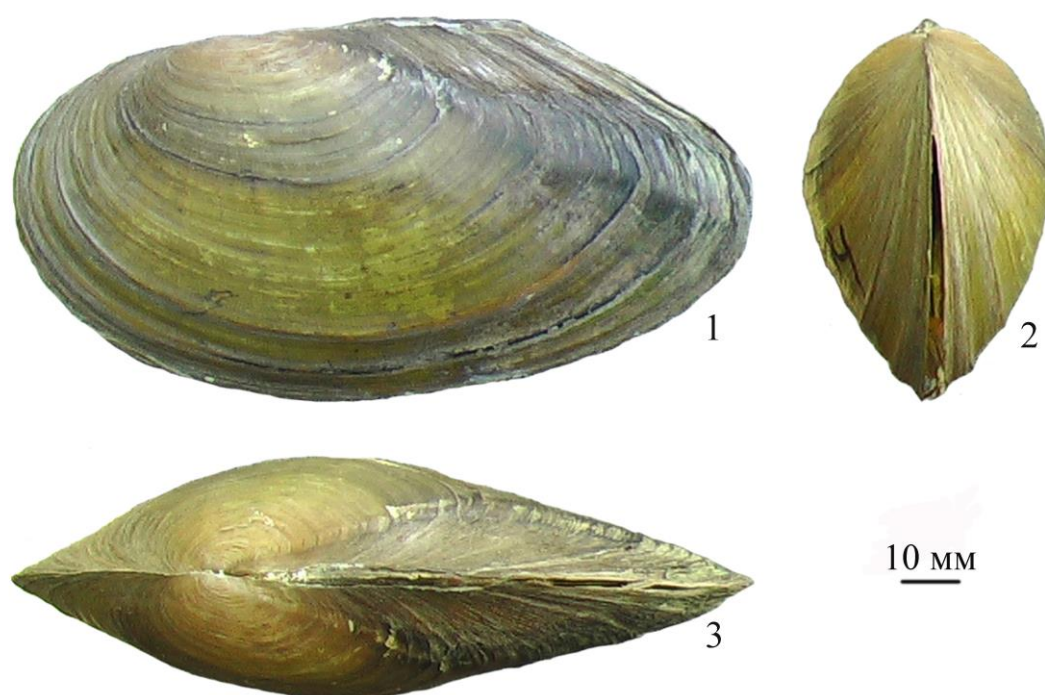


Рис. А.4. *Anodonta cygnea* Linnaeus, 1758
(р. Вовк, Летичів Хмельницької обл.):
1 – вигляд зліва; 2 – спереду; 3 – зверху. Оригінал.

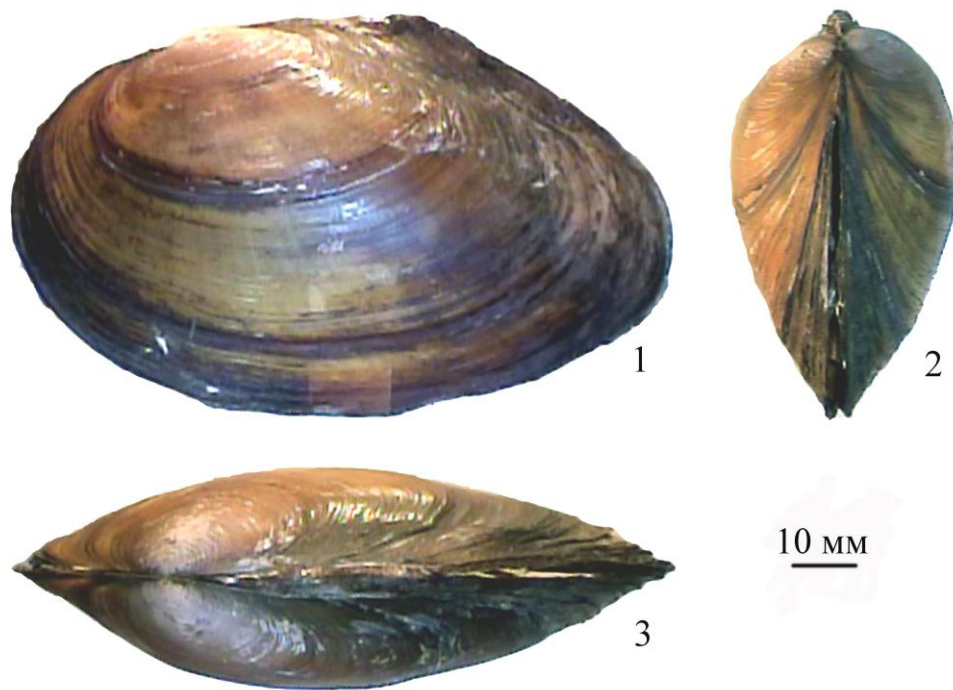


Рис. А.5. *Anodonta anatina* Linnaeus, 1758
(р. Гнилоп'ять, Райки Житомирської обл.):
1 – вигляд зліва; 2 – спереду; 3 – зверху. Оригінал.

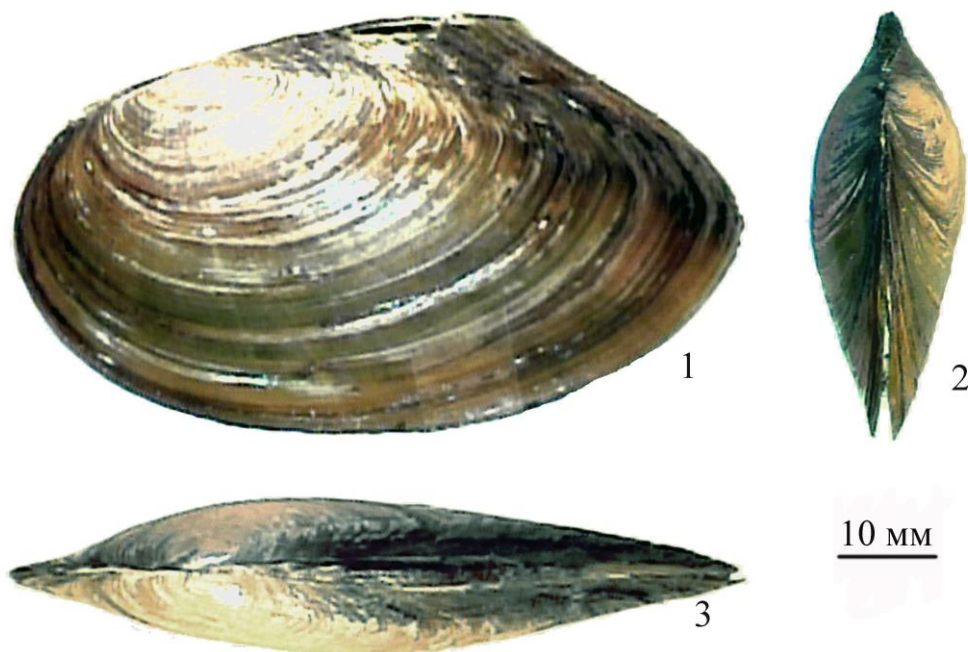


Рис. А.6. *Pseudanodonta complanata* Rossmäessler, 1835
(р. Таранчук, Троїцьке Одеської обл.):
1 – вигляд зліва; 2 – спереду; 3 – зверху. Оригінал.

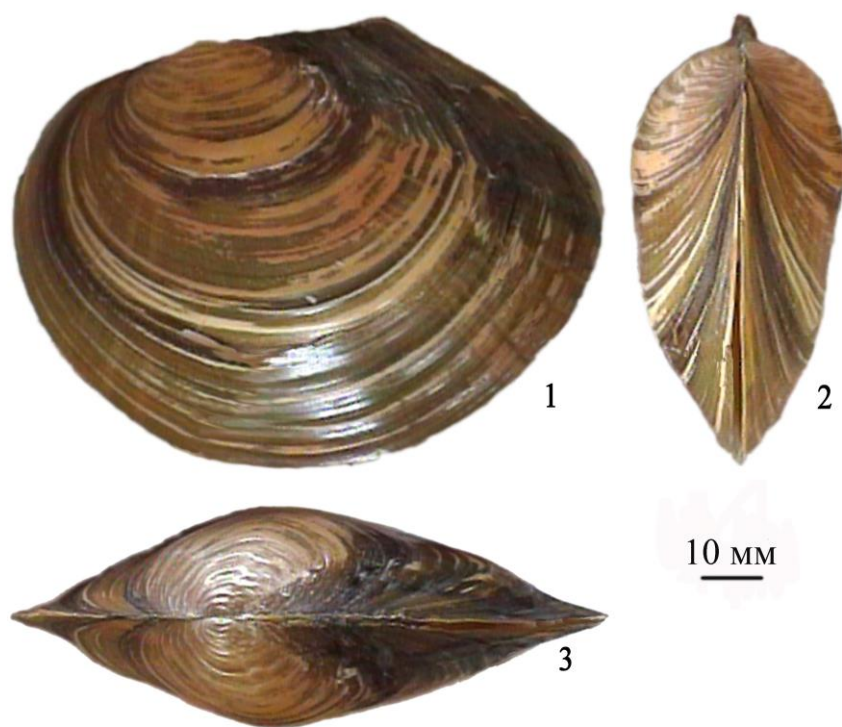


Рис. А.7. *Sinanodonta woodiana* Lea, 1834
(р. Репіда, Матроска Одеської обл.):
1 – вигляд зліва; 2 – спереду; 3 – зверху. Оригінал.

ДОДАТОК Б

Морфометричні індекси незаражених перлівницевих і за інвазії їх гельмінтом

Aspidogaster conchicola

Індекс	Незаражені			Заражені		
	min-max	$\bar{x} \pm m_x$	V	min-max	$\bar{x} \pm m_x$	V
1	2	3	4	5	6	7
<i>Unio crassus</i>						
C ₁	0,237–0,477	0,362±0,013	16,70	0,319–0,50	0,398±0,01	10,19
C ₂	0,452–1,168	0,829±0,037	21,69	0,662–1,240	0,924±0,048	18,65
H ₁	0,144–0,221	0,180±0,005	12,63	0,132–0,233	0,183±0,006	13,14
H ₂	0,326–0,584	0,411±0,013	14,64	0,299–0,620	0,423±0,021	20,03
П ₁	1,159–1,819	1,462±0,029	9,58	1,127–1,708	1,503±0,039	10,63
П ₂	2,615–4,565	3,37±0,1	14,37	2,676–5,372	3,49±0,173	20,48
З ₁	0,826–2,096	1,419±0,05	16,99	1,189–2,037	1,509±0,053	14,58
З ₂	2,027–4,778	3,224±0,123	18,37	2,781–4,883	3,478±0,153	18,12
M ₁	1,569–2,756	2,124±0,065	14,64	1,734–2,552	2,044±0,057	11,41
M ₂	3,849–7,537	4,879±0,18	17,72	3,142–7,643	4,776±0,274	23,67

1	2	3	4	5	6	7
<i>Unio pictorum</i>						
C ₁	0,40–0,77	0,55±0,01	13,19	0,46–1,02	0,70±0,01	15,86
C ₂	1,20–2,73	1,85±0,05	16,57	1,41–3,35	2,48±0,05	17,41
H ₁	0,149–0,260	0,205±0,004	11,72	0,174–0,365	0,241±0,005	16,78
H ₂	0,550–0,829	0,684±0,013	10,37	0,587–1,239	0,860±0,018	17,11
Π ₁	0,179–0,349	0,268±0,007	15,30	0,198–0,339	0,259±0,004	13,51
Π ₂	0,631–1,092	0,9±0,002	12,1	0,71–1,222	0,904±0,018	16,15
3 ₁	0,968–2,565	1,328±0,067	28,54	1,051–2,494	1,415±0,042	24,41
3 ₂	1,735–5,057	2,616±0,134	29,0	1,827–4,154	2,724±0,062	18,55
M ₁	1,269–2,701	2,081±0,065	17,7	1,879–5,519	2,5±0,086	28,30
M ₂	2,553–5,556	4,109±0,143	19,68	3,410–7,722	4,767±0,09	15,52

1	2	3	4	5	6	7
<i>Unio tumidus</i>						
C ₁	0,387–0,827	0,508±0,026	26,56	0,378–0,890	0,650±0,034	23,54
C ₂	0,828–1,944	1,124±0,064	29,51	0,938–2,047	1,455±0,08	24,48
H ₁	0,201–0,581	0,363±0,022	31,29	0,179–0,649	0,359±0,034	42,07
H ₂	0,444–1,349	0,804±0,052	33,31	0,392–1,439	0,806±0,076	42,42
Π ₁	1,512–2,633	2,039±0,067	17,19	1,221–2,647	2,04±0,082	17,98
Π ₂	3,42–5,694	4,479±0,137	15,94	2,993–5,798	4,564±0,185	18,12
3 ₁	1,051–1,843	1,420±0,045	16,51	0,95–2,031	1,4,32±0,065	20,23
3 ₂	2,324–4,154	3,127±0,106	17,05	2,371–4,506	3,213±0,162	22,52
M ₁	1,897–2,672	2,176±0,042	10,06	1,608–2,471	2,052±0,123	26,85
M ₂	3,855–5,937	4,793±0,10	10,80	3,344–6,221	4,60±0,153	14,89

1	2	3	4	5	6	7
<i>Anodonta cygnea</i>						
C ₁	0,771–1,777	0,965±0,021	11,71	1,124–1,420	1,257±0,016	6,21
C ₂	1,041–1,601	1,301±0,029	11,69	1,537–1,802	1,684±0,018	5,35
H ₁	0,357–0,716	0,530±0,021	21,30	0,342–0,692	0,539±0,019	18,00
H ₂	0,477–0,984	0,715±0,03	21,96	0,455–0,974	0,724±0,027	18,76
Π ₁	1,857–3,406	2,561±0,083	17,20	1,682–3,578	2,582±0,10	19,45
Π ₂	2,542–4,597	3,456±0,117	17,93	2,227–4,78	3,468±0,144	20,69
3 ₁	1,597–2,440	1,953±0,041	11,04	1,70–2,538	2,034±0,049	12,04
3 ₂	2,2–3,293	2,633±0,054	10,89	2,244–3,391	2,725±0,064	11,71
M ₁	2,777–4,446	3,436±0,078	11,94	2,877–4,457	3,482±0,078	11,23
M ₂	3,787–6,0	4,631±0,103	11,76	3,976–5,986	4,667±0,106	11,34

1	2	3	4	5	6	7
<i>Anodonta anatina</i>						
C ₁	0,577–1,288	0,885±0,036	21,13	0,638–1,382	1,175±0,029	12,78
C ₂	1,036–2,947	2,005±0,104	26,86	1,359–3,552	2,738±0,09	18,47
H ₁	0,186–0,498	0,316±0,017	27,68	0,205–0,333	0,275±0,006	10,77
H ₂	0,413–1,053	0,70±0,033	24,22	0,436–0,804	0,639±0,018	14,49
Π ₁	1,582–5,220	3,678±0,161	22,72	2,713–4,813	3,718±0,117	16,11
Π ₂	3,769–11,205	8,225±0,361	22,81	5,395–10,734	8,593±0,251	14,89
З ₁	1,494–4,96	2,529±0,178	36,55	1,966–4,569	2,765±0,148	27,30
З ₂	2,429–10,565	5,722±0,421	38,29	4,024–11,266	6,430±0,39	30,89
M ₁	2,331–4,918	3,357±0,129	19,94	2,422–4,557	3,625±0,087	12,28
M ₂	4,321–11,567	7,551±0,348	29,94	5,9–10,615	8,394±0,228	13,87

1	2	3	4	5	6	7
<i>Pseudanodonta complanata</i>						
C ₁	0,349–0,759	0,589±0,02	18,57	0,608–1,28	0,811±0,04	22,09
C ₂	0,514–1,18	0,863±0,03	19,24	0,879–1,79	1,202±0,05	20,75
H ₁	0,586–0,882	0,677±0,012	8,9	3,406–7,908	0,68±0,07	5,39
H ₂	0,859–1,2	0,99±0,016	8,02	4,926–11,567	1,01±0,013	6,41
Π ₁	2,485–9,275	5,481±0,373	34,74	3,406–7,908	5,168±0,213	20,62
Π ₂	3,656–13,259	7,987±0,521	33,27	4,926–11,567	7,661±0,303	19,75
З ₁	1,601–2,338	1,917±0,041	10,88	1,641–2,427	1,982±0,045	11,25
З ₂	2,346–3,602	2,807±0,068	12,28	2,302–3,735	2,95±0,079	13,39
M ₁	2,396–4,536	3,258±0,133	20,84	2,3–4,102	2,89±0,108	18,68
M ₂	3,474–6,519	4,751±0,179	19,21	3,326–5,85	4,278±0,143	16,74

1	2	3	4	5	6	7
<i>Sinanodonta woodiana</i>						
C ₁	0,781–1,041	0,925±0,015	8,38	0,979–1,228	1,092±0,018	7,31
C ₂	0,974–1,308	1,172±0,019	8,33	1,234–1,549	1,369±0,024	7,77
H ₁	0,326–0,701	0,484±0,021	22,42	0,328–0,698	0,424±0,018	18,58
H ₂	0,402–0,881	0,612±0,025	21,76	0,414–0,884	0,531±0,023	19,02
Π ₁	3,306–5,319	3,84±0,099	13,43	2,678–5,342	3,844±0,16	18,18
Π ₂	4,144–6,833	4,875±0,137	14,65	3,297–6,749	4,822±0,205	18,54
З ₁	1,383–3,031	2,191±0,109	25,95	1,389–3,432	2,255±0,142	27,38
З ₂	1,696–4,099	2,782±0,142	26,58	1,753–4,274	2,825±0,177	27,26
M ₁	2,646–4,215	3,394±0,112	17,22	2,656–5,720	3,446±0,209	26,38
M ₂	3,297–5,278	4,302±0,142	17,10	3,336–7,123	4,319±0,261	26,30