

**ГОНЧАРОВ С. Л., СОРОКА Н. М.**

**ГЕЛЬМІНТОЗИ ПРОМИСЛОВИХ РИБ  
ПРИРОДНИХ ВОДОЙМ ПІВДНЯ УКРАЇНИ**

Монографія



**Київ 2024**

УДК 639.2.09:616.955.1(477.7)  
ББК 48  
С 65

**Автори:**

С. Л. Гончаров, доктор ветеринарних наук  
Н. М. Сорока, доктор ветеринарних наук

**Рецензенти:**

**М. В. Галат** – доктор ветеринарних наук, професор кафедри паразитології та тропічної ветеринарії Національного університету біоресурсів і природокористування України;

**В. О. Євстаф'єва** – доктор ветеринарних наук, професор кафедри паразитології та ветеринарно-санітарної експертизи Полтавського державного аграрного університету;

**Ю. Ю. Довгій** – доктор ветеринарних наук, професор кафедри мікробіології, фармакології та ветеринарної епідеміології Поліського національного університету.

*Рекомендовано до друку Вченою радою  
Національного університету біоресурсів і природокористування України  
(протокол № 3 від 27 вересня 2024 р.)*

**С65 Гончаров С. Л., Сорока Н. М.** Гельмінтози промислових риб півдня України: Монографія. К.: «ЦП «КОМПРИНТ», 2024. 323 с.  
ISBN

У монографії вперше викладено нові дані щодо поширення зоонозних паразитарних хвороб – криптокотильозу і еустронгілідозу промислових риб в акваторіях Дніпро-Бузького лиману та Чорного моря. Визначено особливості епізоотології за криптокотильозу бичків та еустронгілідозу хижих риб і тарані. Досліджено сезонну та вікову динаміку за криптокотильозу і еустронгілідозу промислових риб природних водойм півдня України. Визначено розподілення та локалізацію личинок паразитів родин Heterophyidae та Dioctophymatidae у тілі бичкових і хижих риб.

Встановлено морфологічні особливості трематод *Cryptocotyle concava* і *Cryptocotyle jejuna* та нематод *Eustrongylides excisus*. Визначено виживаність метациркаріїв криптокотильосів та личинок еустронгілід в організмі дослідних каченят і лабораторних щурів. Встановлено вплив збудників гельмінтозів на їх організм, як результат паразито-хазяїнних відносин, на прикладі клінічних, патолого-анатомічних та гістологічних змін в організмі дефінітивних хазяїв. Виявлено морфологічні та біохімічні зміни крові у бичкових і хижих риб за криптокотильозу і еустронгілідозу.

Визначено асоціацію збудників криптокотильозу і еустронгілідозу з іншими паразитами промислових риб. Досліджено вплив абіотичних і біотичних факторів на формування та функціонування природних вогнищ інвазії.

Монографія є складовою частиною ініціативної теми «Діагностика та заходи боротьби з інвазійними хворобами тварин», 2012–2022 рр. (номер державної реєстрації – 0112U00257431).

ISBN

© Гончаров С. Л., Сорока Н. М., 2024

## ЗМІСТ

ВСТУП.....	4
РОЗДІЛ 1. ПОШИРЕННЯ ГЕЛЬМІНТОЗІВ ПРОМИСЛОВИХ РИБ В УКРАЇНІ І СВІТІ.....	7
РОЗДІЛ 2. ЕПІЗООТОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ГЕЛЬМІНТОЗІВ ПРОМИСЛОВИХ РИБ ПРИРОДНИХ ВОДОЙМ УКРАЇНИ І СВІТУ.....	58
РОЗДІЛ 3. ОСНОВИ ПАРАЗИТО-ХАЗЯЇННІ ВІДНОСИНИ ТА ЇХ ПРОЯВИ НА ПОПУЛЯЦІЙНОМУ РІВНІ У ПРОМИСЛОВИХ РИБ ПРИРОДНИХ ВОДОЙМ УКРАЇНИ І СВІТУ.....	94
РОЗДІЛ 4. ВПЛИВ ПАРАЗИТІВ НА ОРГАНІЗМ ХАЗЯЇНА.....	116
РОЗДІЛ 5. ЕПІДЕМІОЛОГІЧНЕ ЗНАЧЕННЯ ГЕЛЬМІНТОЗІВ ПРОМИСЛОВИХ РИБ ПРИРОДНИХ ВОДОЙМ УКРАЇНИ І СВІТУ.....	184
РОЗДІЛ 6. ЕКОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ ГЕЛЬМІНТОЗІВ ПРОМИСЛОВИХ РИБ ПРИРОДНИХ ВОДОЙМ УКРАЇНИ І СВІТУ.....	192
АНАЛІЗ ТА УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	233
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ.....	254

## ВСТУП

Споживання риби та рибопродуктів населенням планети було і є досить різним [357]. Одні люди споживають рибу постійно, інші – рідко [617]. В той же час критичний стан світового рибного господарства, коли ресурси морів і океанів не можуть в повному обсязі забезпечити населення країн харчовою рибою, залишають категорію «дарів моря», затребуваним продуктом [18, 71]. Нині відмічено, що запаси найбільш цінних та масових об'єктів рибного промислу щороку зменшуються [116]. Проте, потреба населення у харчових продуктах рибного походження, має тенденцію до збільшення [15, 33, 172].

Нині відмічено, що гідробіонти, як і більшість хребетних, також схильні до різноманітних хвороб, які виникають у водоймах. При цьому значна частина гідробіонтів все ж таки гине [205, 207]. Проте інша їх частина залишається переносником збудників і, зокрема паразитарних, у навколишньому середовищі [251, 302].

Давно відомо, що паразитологічна ситуація у водоймі є складовою частиною її екологічного стану [330]. Внаслідок подвійності середовища (зовнішнє середовище і організм хазяїна) паразити вважаються природною складовою біоценозу водойми та його видового різноманіття, формуючи особливий структурний рівень екосистеми [197]. При цьому паразитарний фактор є одним із суттєвих, що визначає чисельність видів хазяїв та через них впливає на структуру і функціонування екосистем. Саме тому, за оцінки біорізноманіття водойм, мають обов'язково враховуватися паразити і їх угруповання [23].

В зв'язку з цим вивчення хвороб гідробіонтів і паразитофауни риб, зокрема у природних водоймах, має велике значення у передбаченні виникнення епізоотій [191, 206, 208].

У природних водоймах України і світу досить часто реєструються паразитарні хвороби промислових риб [2, 4, 9, 101, 143, 280, 567, 570]. Особливу небезпеку представляють ті паразитарні хвороби, які, в певній мірі,

можуть впливати на епізоотичний стан промислових риб та нести значну епідеміологічну загрозу здоров'ю і життю населення [180].

На думку багатьох дослідників паразитарні хвороби промислових риб частіше виникають за інтенсивного впливу антропогенних факторів на природні екосистеми [26, 29, 78, 153]. При цьому стан природної кормової бази значно змінюється, а відповідно змінюється і, стан популяції проміжних і дефінітивних хазяїв, збудників паразитарних хвороб і, зокрема гельмінтозів промислових риб природних водойм [216, 236, 237, 272, 318, 334, 374, 467, 502, 512, 542].

В зв'язку з цим велику зацікавленість викликають паразитарні збудники промислових риб, що спричиняють зараження людини і тварин [27, 186, 194, 223, 228, 299, 503, 537]. Так окремі із збудників можуть паразитувати у риб у личинковій стадії, у різних органах і тканинах, але досягати інвазійності або статевої зрілості здатні лише в організмі людини та м'ясоїдних тварин [14, 21, 87, 100, 127, 231, 233, 566]. Саме такими паразитами риб є личинки гельмінтів родин Dioctophymatidae (*Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909) та Heterophyidae (*Cryptocotyle concava* Creplin, 1825 і *Cryptocotyle jejuna* Nicoll, 1907).

В той же час існують дані, що підтверджують паразитування личинок гельмінтів родин Dioctophymatidae і Heterophyidae в організмі людини [256, 588]. Личинки гельмінтів здатні викликати важкі патологічні стани, зокрема гастрит, перфорацію шлунку і кишок, а також перитоніт [239, 313, 352, 562, 614].

За результатами наукових досліджень личинок гельмінтів родин Dioctophymatidae і Heterophyidae виявляють у різних видів риб з акваторій природних і штучних водойм Чехії [434], Польщі [544], Румунії [284, 285, 286], Молдови [139], Сербії [245], Болгарії [489], Італії [256], Ірану [486, 545], Азербайджану [510], Туреччини [579], Великобританії [329], Бразилії [465], Болівії [333], Сполучених Штатів Америки [432, 561], а також України [88, 89, 332].

Проте личинки цих гельмінтів і їх поширення у промислових риб з природних водойм півдня України залишаються ще недостатньо вивченими. Також не повністю з'ясовані питання біології самих паразитів. Не досліджені сезонна і вікова динаміка інвазування промислових риб та розподілення личинок гельмінтів у їх тілі. Не з'ясовані, у повній мірі, патогенез криптокотильозу і еустронгілідозу та роль рибоїдних птахів у циркуляції паразитів. Крім того, неоднозначно висвітлено у спеціальній літературі вплив личинок та самих паразитів на організм хазяїна, що і є основою паразито-хазяїнних відносин.

Тому, дослідження зоонозних гельмінтозів промислових риб в акваторії Дніпро-Бузького лиману та Чорного моря із визначенням їх поширення, епізоотологічних даних, особливостей паразито-хазяїнної взаємодії, представляють великий науковий інтерес.

## РОЗДІЛ 1. ПОШИРЕННЯ ГЕЛЬМІНТОЗІВ ПРОМИСЛОВИХ РИБ В УКРАЇНІ І СВІТІ

Паразитологічна ситуація у водоймі є складовою частиною її екологічного стану [70, 77, 83, 110, 144, 182]. Внаслідок подвійності середовища існування (зовнішнє середовище та організм хазяїна) паразити являють собою природну складову частину біоценозу водойми та його видового різноманіття, формуючи особливий структурний рівень екосистеми [184, 197, 485]. Крім цього, паразитарний фактор є одним із суттєвих, що визначає чисельність хазяїв і, через неї впливає на структуру та функціонування екосистем [94]. За оцінки біорізноманіття, безперечно, повинні враховуватися паразити та їх угруповання [23, 24].

Про поширення гельмінтозів серед коропів, білих амурів та товстолобиків водойм Львівської області повідомляли Пукало П. Я. і Шекк П. В. (2018). Дослідниками виявлено, що мальки риб були уражені *Dactylogyrus vastator*, *Gyrodactylus elegans*, а також – *Dyplostomum spathaceum*, *Khawia sinensis*, *Lernaea cyprinacea*, *Bothriocephalus acheloignati*, *Argulus foliaceus*. Відмічено, що найвищі показники ураження характерні для лернеозу – до 67 % [158]. У водоймах Рівненської області, при вивченні гельмінтофауни коропа, білого амура, карася, товстолобика та плітки, було встановлено ураження різними збудниками, зокрема моногенеями, цестодами, трематодами, найпростішими та ракоподібними. Провідне місце серед інших паразитозів досліджуваних риб, за повідомленням авторів, займає ураження їх збудниками *Ichthyophthirius multifiliis*, *Trichodina acuta*, *Apiosoma piscicola* та *Dactylogyrus vastator*, *D. extensus* і *Gyrodactylus elegans* [106]. Слід відмітити, що в акваторії річки Сіверський Донець та Печенізькому водосховищі Харківської області, зареєстровано ураження риб збудниками триходінозу класу Mastigophora (джгутикові) та хілоденельозу класу Infusoria (інфузорії). Ураження риб становило 100 %. У меншій мірі, автор вказує на ураження риб трематодами, цестодами та моногенеями [90].

В українській акваторії Чорного моря, а саме, в Одеському заливі і Сухому лимані Одеської області, за час дослідження гельмінтофауни морського собачки (*Parablennius zvonimiri*), бичка-рижика (*Ponticola eurycephalus*), бичка-цуцика (*Proterorhinus marmoratus*) та іглиці (*Syngnathus abaster*), було встановлено паразитування скребликів *Acanthocephaloides irregulari* із показниками екстенсивності інвазії – 66,7, 38, 83,3 і 50 % відповідно [225]. Досліджуючи бичка-пісочника (*Neogobius fluviatilis*) і бичка-кругляка (*N. melanostomus*) в акваторії Каховського водосховища, вперше було встановлено паразитування плероцеркоїдів цестоди *Ligula pavlovskii*. Показники екстенсивності інвазії у бичка-пісочника та бичка-кругляка становили 22,8 і 40,8 % відповідно [209]. Про встановлення лігулідозів риб родини Gobiidae повідомляється в акваторіях Дніпровського, Дністровського, Хаджибейського, Бузького та Григорівського лиманів, а також в озері Сасик [74, 91, 107, 108, 109]. У бичкових риб естуарію Дніпра встановлено ураження збудником криптокотильозу та еустронгілідозу [414]. В акваторії Чорного та Азовського морів, а також в Одеському заливі (поряд районів Таїрове, Малодолинське, Бурлача балка) у бичків (Gobiidae) виявляли інвазування збудниками криптокотильозу, диплостомозу та личинками нематод родини Anisakidae [141, 407, 408]. За дослідження прісноводних риб з природних водойм півночі українського Полісся, а саме: піскаря, щипавки, тарані, щуки, окуня, гольця було встановлено паразитування найпростіших класу Muxosporaea, а також гельмінтів класів Monogenea, Cestoda, Trematoda, Acanthocephala та Nematoda. В той же час паразитів, що мають епідеміологічне значення, не було виявлено [548].

За даними літератури відмічається ураження збудником дактилогірозу тарані (*Rutilus rutilus*) з природних водойм України: річок Тиса, Південний Буг, Дніпро та інших акваторій (Київ, Канів та Запоріжжя) і солонуватих вод Чорного та Азовського морів [128]. Також встановлено зараження коропових риб у водоймах Рівненської області: в Дубенському і Радивилівському районах. В уражених риб реєстрували ряд збудників, зокрема *Ichthyophthirius*



*multifiliis*, *Trichodina acuta*, *Apiosoma piscicola*, *Diplostomum spathaceum*, *Postodiplostomum cuticula*, *Dactylogyrus vastator*, *Gyrodactylus elegans*, *Bothriocephalus achelognathi* і ін. [167].

За досліджень у глибоководних видів риб з бухт поблизу Нью-Йорка, США, ураженість паразитами становила 80 %, середня інтенсивність інвазії – 12,5 екз./рибу. У риб виявляли паразитів класів: Monogenea з екстенсивністю інвазії 12,9 %, Digenea – 48 %, Cestoda – 22,1 %, Nematoda – 54,5 %, Acanthocephala – 3,8 % і Copepoda – 4,5 %. Такий різний склад паразитофауни, на думку автора, відображає і різноманітність раціону риб [271, 272]. У бичкових риб з акваторій системи Великих озер та річок штатів Огайо та Мічиган, США, встановлено їх зараження личинками *Eustrongylides tubiflex*, *Diplostomum spathaceum*, *Proteocephalus* sp., *Rhabdochona* sp., із переважанням трематод у складі паразитофауни [417].

У Мексиці, за час проведення дослідження риб родин Goodeidae і Poeciliidae з акваторій річок Santiago, Panuco, Balsas, Ayuquila, Grijalva-Usumacinta та з півострову Юкатан, зареєстровано ураження метацеркаріями *Posthodiplostomum minimum* і *Clinostomum complanatum*, цестодами – *Bothriocephalus acheilognathi* та плероцеркоїдами *Valipora campilancristota*, *Ligula intestinalis*. Також реєструвалися личинки нематод *Contracaecum* sp. і *Eustrongylides* sp. [511, 520]. За дослідження популяції моногеней серед тилляпій (*Oreochromis niloticus*) промислових вод штату Парана, Бразилія, виявлено їх ураження сисунами: *Cichlidogyrus sclerosus* і *C. rognoni* з високими показниками екстенсивності інвазії у квітні (90 і 95 % відповідно) та листопаді (100 і 90 % відповідно) [311].

В акваторії Середземного моря, що територіально належить Іспанії, за іхтіопатологічного дослідження промислових риб – хієни (*Diplodus puntazzo*) та дорадо (*Sparus aurata*), встановлено ураження переважно найпростішими зокрема *Amyloodinium ocellatum*, *Cryptocaryon irritans*, *Trichodinia* sp., *Eimeria* sp., а також моногенетичними сисунами – *Encotyllabe vallei*, *Furnestinia echeneis*, *Lamellodiscus biden*, *Dactylogyrus* sp., трематодами –

*Allopodocotyle pedicellata*, *Cardiocephaloides longicollis*, *Monorchis monorchis* і ін. [550]. За дослідження паразитофауни річок західного Піренейського півострова: Улла, Міньо та Мандего (Іспанія), у мігруючих оселедцевих риб (allis shad) *Alosa alosa* і *Alosa fallax*, було встановлено паразитування личинок нематод *Hysterothylacium aduncum* (EI – 62,3 %), копепод *Clavellisa emarginata* (EI – 26 %) та моногеней *Mazocraes alosae* (EI – 88,9 %), а також личинок нематод *Anisakis simplex* (EI – 42,42 %) і *Anisakis pegreffii* (EI – 69,23 %) [236, 237]. У сардин (*Sardina pilchardus*) південно-східного узбережжя Іспанії встановлено ураження нематодою *Hysterothylacium aduncum* родини Anisakidae [534]. У територіальних водах Португалії, поблизу острова Мадейра, за паразитологічного дослідження представників аборигенної глибоководної іхтіофауни, звичайного вугільника (*Aphanopus carbo*) було виявлено збудників *Ceratomyxa tenuispora* (Мухозоа) у жовчному міхурі, а також цестод *Nybelinia lingualis* і *N. yamagutii* та скребликів *Tentacularia coryphaenae* і *Sphyricephalus tergestinus* у шлунку [297, 298, 299]. Зареєстровано ураження паразитами і промислових риб, зокрема лаврака (*Dicentrarchus labrax*) та атерини (*Atherina boyeri*) з бухти Санта-Гілла на півдні Сардинії (Середземне море), Італія. Також за іхтіопатологічного дослідження сардини (*Sardina pilchardus*) із західної частини Середземного моря (територіальні води Алжиру), було виявлено дигенетичних сисунів: *Parahemiurus merus*, *Aphanurus stossichii*, *A. virgula*, *Pronoprymna ventricosa* [457]. Встановлено високу ураженість морських риб Середземного моря, поблизу острова Сардинія (Італія), трематодами *Robinia aurata* і *Stictodora sawakinensis*, а також гельмінтами інших класів, зокрема Monogenea, Nematoda та Acanthocephala. Така висока зараженість риб значно впливає і на їх популяцію [304].

В озері Dąbie, Польща, у в'язя (*Leuciscus idus*) було встановлено ураження паразитичними ракоподібними *Ergasilus sieboldi* (EI – 79,09 %) та трематодами *Diplostomum* spp. (EI – 73,64 %), *Tylodelphys clavata* (EI – 71,85 %), *Paracoenogonimus ovatus* (EI – 64,55 %) [572]. За дослідження

камбали (*Platichthys flesus*), виловленої у Гданському заливі Балтійського моря (Польща), відмічали збудників гіродатиктильозу (*Gyrodactylus unicopula*, *G. unicopula*), *Bothriocephalus scorpii* та *Raphidascaris acus*, з незначною екстенсивністю інвазії (0,66, 0,07, 0,6 і 0,66 % відповідно) [282]. У частині Дунаю, що територіально розташована в Болгарії та Сербії, а також болгарському озері Сребарна, відмічали ураження тарані, срібного карася та білого товстолобика паразитами більше 33 таксонів. Максимальні показники інвазії реєстрували за паразитування метацеркарій трематоди *Diplostomum spathaceum* та *Posthodiplostomum cuticula*; нематод – *Philometroides cyprini*, *Eustrongylides* sp., *Schulmanella petruschewskii* і ін. [318, 397]. У бичкових риб (*Neogobius fluviatilis*, *N. kessleri*, *N. melanostomus*) Дунаю (Словацька Республіка), за паразитологічного дослідження, встановлено ураження: *Triaenophorus crassus*, *Diplostomum* sp., *Tylodelphys clavata*, *Metorchis xanthosomus*, *Nicolla skrjabini*, *Gyrodactylus proterorhini*, *Pomphorhynchus laevis*, *Contracaecum* sp., *Raphidascaris acus*, *Anguillicola crassus*, *Unio tumidus*, *Anodonta anatina* та *Pseudoanodonta complanata*. Слід відзначити, що ураження акантоцефалами *P. laevis* та глохідіями *A. anatina* у бичкових риб досягали 100 % [498].

У водах Атлантичного океану та Північного моря, що омивають Великобританію, в оселедця (*Clupea harengus* L.) та атлантичної макрелі (*Trachurus trachurus* L.) зареєстровано гельмінтозонози. Ці риби були уражені личинками нематод родини Anisakidae, зокрема *Anisakis simplex*, *Contracaecum osculatum*, *Hysterothylacium aduncum*, *Pseudoterranova decipiens* та акантоцефалами – *Corynosoma strumosum* [271]. За дослідженнями А. Levsen і В. Berland (2012) в атлантичного лосося (*Atlantic salmon*) та макрелі (*Scomber scombrus*) з морських фьордів Норвегії, виявляли личинок нематод. Інвазування цих риб личинками *Anisakis simplex* досягало 100 % [425]. Дослідники А. Özer і ін. (2016) повідомляють про зараження чорноморського мерланга (*Merlangius merlangus*) личинками нематоди *Hysterothylacium aduncum*. Показники екстенсивності інвазії становили від

14,8 % (Балаклейський залив Чорного моря) до 80,8 % (мис Синоп, поблизу Туреччини) [503].

За повідомленням J. Eyo і ін. (2013), при проведенні аналізу паразитофауни перевернутого сома (*Synodontis batensoda*) у місці злиття річок Нігер і Бенує (Нігерія), було виявлено ураження найпростішими – *Trichodinum*; трематодами – *Allocreadium ghanensis*, *Pygidiopsis genata*; цестодами – *Monobothrioides woodlandi*, *Bothriocephalus acheilognathii*; нематодами – *Rhabdochona congolensis*, *Spinitectus guntheri*, *Contracaecum microcephalum* [327]. Іхтіопатологічними дослідженнями кларієвих сомів у дельті річки Oueme, що у південному Беніні (Західна Африка), було встановлено ураження моногенеями: *Gyrodactylus* sp., *Synodontella* sp. і *Protoancylodiscoides chrysichthes*; цестодами: *Stoeksia pujehuni*, *Lytocestus* sp.; нематодами: *Paracamallanus cyathopharynx*, *Procamallanus laevionchus*, *Cithariniella petterae*, *Synodontisia thelastomoides*. Загальний показник екстенсивності інвазії становив від 83,87 до 100 % [594]. Varson M. (2003), досліджуючи кларієвих сомів (*Clarias gariepinus*) в озері Чівєро, Зімбабве, встановив ураження личинками нематод *Contracaecum* sp. Екстенсивність інвазії становила 42,6 %, за середньої інтенсивності інвазії – 2,2 личинок. [240].

У Японському морі, поблизу префектур Тотторі та Оіта, встановлено інвазування збудником філометроїдозу промислових видів риби – японської бородавчатки (*Inimicus japonicus*) та лакедри (*Seriola quinqueradiata*), яких використовують для приготування сашімі. У цих риби виявлено паразитів *Philometra inimici*, *P. sebastisci*, *P. seriolae*. Екстенсивність інвазії досягала 47 % [472].

Про ураження цестодами корошових риби середньої течії річки Сиздар'я, повідомлено в Узбекистані. Так виявлено інвазованість риби збудниками *Caryophyllaeus laticeps*, *Caryophyllaeus fimbriceps*, *Biacetabulum appendiculatum*, *Bathybothrium rectangulum*, *Bathriocephalus opsariichthydis* та *Ligula intestinalis* [178]. За паразитологічного дослідження окуня (*Perca*

*fluviatilis*) в озері Sığircı, Туреччина, встановлено ураження метацеркаріями *Diplostomum*, *Tylodelphys*, *Tetracotyle* sp., *Clinostomum complanatum*. В той же час особливої уваги заслуговує паразитування личинок нематоди *Eustrongylides excises*, адже вона є типовим зоонозом [579].

Слід зазначити, що нині є актуальними хвороби риб, які раніше не реєструвалися на певних територіях або не мали значного поширення [275, 288, 527, 559]. Такими паразитарними хворобами є криптокотильоз та еустронгілідоз [279, 492].

Збудник *Eustrongylides excisus*, Jägerskiöld, 1909 – нематода, що відноситься до родини Dioctophymatidae та представляє потенційну загрозу здоров'ю людини [434].

У водоймах України нематода *E. excisus* зареєстрована на різних ділянках Запорізького водосховища в окуня (*Perca fluviatilis*). Екстенсивність інвазії досягає 65 %, інтенсивність інвазії – до 68 паразитів в одній рибі. Також, еустронгілідоз виявляли у сома річкового (*Siluris glanis*), екстенсивність інвазії становила 12 %, судака (*Sander lucioperca*) – 25 %, з інтенсивністю інвазії – 1–6 личинок [88, 89]. В той же час Д. М. Синяєва (2014) повідомляє, що в Запорізькому водосховищі окунь уражений личинками еустронгілід на 72 %, а окремі його популяції і на 100 % [170]. Також цей вид гельмінтів відмічено у бичкових риб Чорного та Азовського морів [117].

Еустронгіліди поширені у різних риб водойм світу. Про збудника *E. excisus* повідомляється у Сербії, Румунії, Туреччині, Бразилії, США, Італії, Ірані, Азербайджані, Чеській Республіці, Російській Федерації, а також в Україні [88, 89, 190, 211, 256, 432, 465, 489, 492, 510, 579].

Поширення еустронгілідозу серед риб у водоймах інших країн також має місце. Так згідно повідомлень М. R. Noei (2015), у *Acipenser persicus* та *Acipenser stellatus*, що були виловлені в іранській частині Каспійського моря, реєстрували паразитування нематоди *E. excisus* з показниками екстенсивності інвазії 7,66 та 5 % відповідно [489]. В озері Trasimeno, Італія, встановлено

зараження збудником еустронгілозу окуня з екстенсивністю інвазії 6,84 % [256]. Відмічено, що серед гельмінтофауни риб природних водойм Туреччини *E. excisus* займає одне з провідних місць. Soylu E. (2013) зареєстрував у окуня з озера Sigirci ураження збудником еустронгілозу з екстенсивністю інвазії 94,5 %, за інтенсивності інвазії – від 1 до 305 личинок [579]. У *Carissius gibelio* (Bloch, 1782) з озера Marmara, встановлено зараження личинками еустронгілід. Екстенсивність інвазії становила 19,05 % [318]. У турецькому озері Uluabat також повідомляється про еустронгілоз серед *Gobius fluviatialis* (Pallas, 1811); екстенсивність інвазії становила 29,9 % за інтенсивності інвазії – до 10 личинок у одній рибі [320]. Metin S. (2014) відмічав серед популяції судака (*S. lucioperca*) з озера Egirdir, наявність личинок еустронгілід за екстенсивності інвазії 100 % [467].

У Європі, зокрема в Сербії, у ділянці каналу Danuba-Tisa виявлено паразитування личинок нематоди *E. excisus* у сома (*S. glanis*). Екстенсивність інвазії становила 11,54 % за інтенсивності інвазії – до 256 личинок в одній рибі [492]. В румунській частині Дунаю встановлено поширення еустронгілозу серед судака (*Stizostedion lucioperca*). Ураження цієї риби становило 55,68 % [246].

Мікаїлов Т. К. (1992) реєстрував еустронгілоз у західній частині Середнього Каспію у трьох видів риб: *Huso huso caspicus*, *Acipenser nudiventris* і *Acipenser persicus*. Екстенсивність інвазії становила 38,9, 62,2 і 33,1 % відповідно [137].

Перші відомості про поширення криптокотильозу серед риб родини Gobiidae у Чорному морі, під час Азово-Чорноморської експедиції, були подані І. М. Ісайчиковим (1925). У якості проміжного хазяїна *C. concava* ним було визначено *Perccottus glenii* [374]. Ciurea I. (1924) виявляв трематод *C. jejuna* у *Larus argentatus cachinnans* та *Sterna hirundo* на території Румунії [285]. Пізніше, за дослідження паразитофауни бичкових риб прибережної зони Румунії, дослідник виявляв у *Neogobius melanostomus* та *Pomatoschistus marmoratus* Risso метацеркарії *C. concava* [284]. Більш детальним вивченням

гельмінтофауни бичкових риб у кримській ділянці Чорного моря займалась Н. М. Найдьонова (1974), яка відзначала найбільше поширення інвазії у бичків *Gobius ophiocephalus* – 91,5 %; найвищі показники інтенсивності інвазії відмічалися у *N. fluviatilis* – 37–500 метацеркарій [141]. Дещо пізніше, дослідниками було проведено вивчення паразитів бичкових риб у затоках Азовського моря та встановлено, що серед багатьох із них, провідну роль займають саме збудники криптокотильозу: *C. consavum* і *C. lingua* [555].

Збудників криптокотильозу виявлено у риб морських та лиманних вод ряду країн: Російської Федерації, Німеччини, Болівії, Великобританії, Болгарії, Франції, Молдови, Польщі [333, 454, 544, 590, 592]. У водах України, зокрема у Керченському проливі, зареєстровано паразитування *C. jejuna* у чайки *Larus cachinnans* Pallas, 1811. В той же час паразитів цього виду раніше на зазначеній території не реєстрували [455].

Збудник криптокотильозу паразитує у кишках рибоїдних птахів, морських ссавців, собак, котів, а також людини [139, 182, 279]. Проміжна стадія розвитку, метацеркарій, паразитує в тканинах риб, в основному родини Gobiidae [447].

Отже, поширення паразитів промислових риб має місце на всіх континентах. Слід відмітити наявність географічної приуроченості певних класів, родів та видів паразитофауни до риб морських, лиманних та прісноводних акваторій. Особливої уваги щодо поширення, видового та кількісного складу хазяїв, потребують паразити, які є небезпечними для здоров'я людини та донині не мали значного ареалу розселення. Зокрема, такими паразитарними хворобами риб є еустронгілідоз та криптокотильоз.

### **Криптокотильоз бичкових риб Дніпро-Бузького лиману та акваторії Чорного моря**

Дніпро-Бузький лиман – унікальна за своїми гідробіологічними та гідрохімічними характеристиками водойма, що лежить у північній частині

Чорного моря. Південний Буг та Дніпро несуть прісні води, які змішуються з солоними водами Чорного моря, через пролив, що утворений між Очаківським мисом та Кінбурнською косою. Дніпро-Бузький лиман утворений з витягнутого в субширотному напрямку Дніпровського лиману (довжиною 55 км, а шириною – до 17 км), а також вузького та звивистого Бузького лиману (шириною від 4 до 12 км та довжиною – до 47 км). Переважна глибина 6–7 м і, лише в деяких місцях, може досягати до 12 м (поблизу села Станіслав Голопристанського району Херсонської області). Лиман характеризується низькими піщаними берегами та суглинно-піщаним і мулистим дном. Частина акваторії, що знаходиться у дельті Дніпра, розташована у Чорноморському біосферному заповіднику. Змішування морської та прісної води утворює середовище солонуватих лиманних вод. Води Південного Бугу та Дніпра, а також їх приток, несуть значну кількість органічних та поживних речовин, які осідають у лимані та утворюють комфортне середовище існування для багатьох водних організмів: фіто- та зоопланктону, бентосу (молюски, хіроніміди та олігохети), ракоподібні та риби. Чорне море є найбільшим міромектичним морем у світі (з шарами води, що не змішуються). Дві маси води: поверхнева – опріснена, багата на кисень та близька за температурою до повітря, та глибинна – більш солонна, щільна, з постійною температурою та бідною на кисень. Акваторія моря, що проходить вздовж берегової лінії Миколаївської та Одеської областей характеризується помірними глибинами (10–15 м) та неоднорідним ландшафтом морського дна, формуючи, таким чином, умови існування та розмноження для бичків. Саме тому бичкові риби є наймасовішим видом у прибережних біоценозах північно-східної частини Чорного моря і лиманах Причорномор'я [13].

Метацеркарії є паразитичною стадією онтогенезу трематод (сисунів). Їх патогенний вплив на хазяїв нерідко проявляється сильніше, ніж у статевозрілих особин. Найчастіше це пов'язано з локалізацією метацеркаріїв у життєвоважливих органах [30]. Однак, в умовах мілководдя Дніпро-



Бузького лиману та прибережної частини Чорного моря, що характеризуються значними плесами та добре прогріваються, різноманітністю біотопів, якісним та кількісним складом гідробіонтів – метацеркарії трематод роду *Cryptocotyle* стають одними із найпоширеніших компонентів паразитофауни бичкових риб.

За результатами іхтіопатологічного дослідження відібраних зразків риб родини *Gobiidae* виявляли певні зміни. Так на поверхні тіла риб, їхніх плавцях відмічали чорні пігментні плями, що мали чітке окреслення порівняно з навколишніми тканинами. Плями були інтенсивно чорного кольору. Запалення оточуючих тканин у риб не відмічали. В той же час за мікроскопії поверхневих тканин, відібраних з різних ділянок тіла риби, зокрема плавців та зябер, знаходили метецеркарії *Cryptocotyle jejuna* і *Cryptocotyle concava*.

Відповідно до результатів досліджень бичків, що були відібрані в Дніпро-Бузькому лимані та прибережній частині Чорного моря, встановлено їх ураження (бичка-мартовика, бичка-кругляка та бичка-піщаника) збудником криптокотильозу. Бичків відбирали переважно в східній частині лиману, оскільки солоність води тут була вища. Як відомо [144], бички характеризуються евригалінією (можливістю адаптуватися в умовах прісних, солонуватих та морських водах).

Відбирали рибу під час проведення планових контрольних обловів. Відловлювали її вудочками, а також купували у рибалок на місці вилову. Відбір зразків риби проводили вздовж берегової лінії Чорного моря, а також у ділянці Дніпро-Бузького лиману, в адміністративних межах Миколаївської області (мис Аджигол – 46°36'35.94" N, 31°47'43.88" E, місто Очаків – 46°36'26.77" N, 31°32'19.90" E, село Рибаківка Березанського району – 46°37'18.10" N, 31°23'56.25" E) та у частині акваторії Чорного моря, що адміністративно розташоване в Одеській області (місто Южне – 46°36'43.71" N, 31°05'23.01" E, місто Одеса – 46°25'49.16" N, 30°46'08.07" E, місто Чорноморськ – 46°15'24.34" N, 30°38'08.42" E) (рис. 1.1).

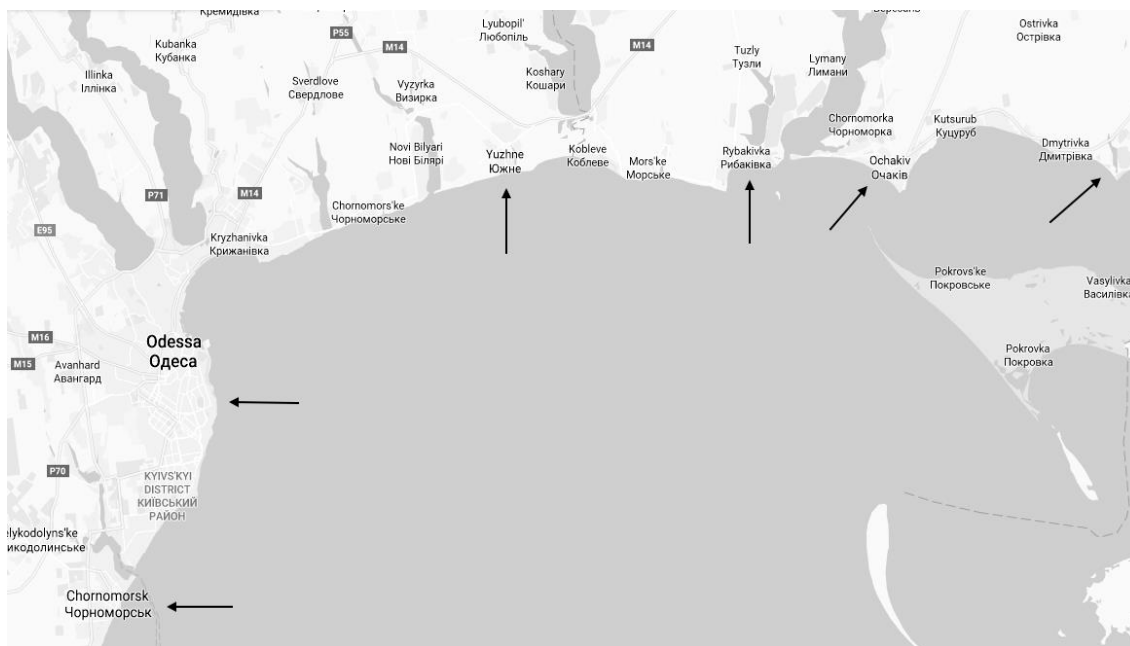


Рис. 1.1 Місця відбору бичкових риб (позначено стрілками)

За результатами наших досліджень, було встановлено, що ураження бичкових риб набувало максимальних значень в акваторії Дніпро-Бузького лиману, поблизу мису Аджигол (Миколаївська область) –  $55,77 \pm 0,21$  %; поблизу міста Очакова (Миколаївська область) –  $20,2 \pm 0,17$  %; в акваторії Чорного моря, поблизу селища Рибаківка (Миколаївська область) –  $30,7 \pm 0,33$  % ( $p < 0,05$ ); міста Южне (Одеська область) –  $33,8 \pm 0,52$  %; міста Одеса –  $18 \pm 0,12$  %; міста Чорноморськ –  $23,07 \pm 0,16$  % (табл. 1.1).

Таблиця 1.1  
Видовий склад бичків та їх інвазованість метацеркаріями трематоди роду *Cryptocotyle* Lühe, 1899; 2016–2019 pp. (n=572)

Види бичкових риб	Кількість, екз.	Екстенсивність інвазії, %	Інтенсивність інвазії, екз.
Дніпро-Бузький лиман (мис Аджигол, Миколаївська область, $46^{\circ}36'35.94''$ N, $31^{\circ}47'43.88''$ E)			
<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	<i>Mesogobius batrachocephalus</i>
<i>Neogobius fluviatialis</i>	<i>Neogobius fluviatialis</i>	<i>Neogobius fluviatialis</i>	<i>Neogobius fluviatialis</i>
<i>Neogobius melanostomus</i>	<i>Neogobius melanostomus</i>	<i>Neogobius melanostomus</i>	<i>Neogobius melanostomus</i>

## Продовження Таблиці 1.1

Дніпро-Бузький лиман (мис Аджигол, Миколаївська область, 46°36'35.94" N, 31°47'43.88" E)			
<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	18	38,8	32–89
<i>Neogobius fluviatialis</i>	74	55,4	13–121
<i>Neogobius melanostomus</i>	12	83,3	94–211
Чорне море (місто Очаків, Миколаївська область, 46°36'26.77" N, 31°32'19.90" E)			
<i>Neogobius fluviatialis</i>	81	21	39–105
<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	13	15,3	18–61
Чорне море (село Рибаківка Березанського району Миколаївської області, 46°37'18.10" N, 31°23'56.25" E)			
<i>Neogobius fluviatialis</i>	103	23,3	28–111
<i>Neogobius melanostomus</i>	24	62,5	108–179
Чорне море (місто Южне, Одеська область, 46°36'43.71" N, 31°05'23.01" E)			
<i>Neogobius fluviatialis</i>	62	38	12–96
<i>Neogobius melanostomus</i>	9	11,1	41
Чорне море (місто Одеса, 46°25'49.16" N, 30°46'08.07" E)			
<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	11	0	0
<i>Neogobius fluviatialis</i>	57	21	9–124
<i>Neogobius melanostomus</i>	4	25	48
Чорне море (місто Чорноморськ, Одеська область, 46°15'24.34" N, 30°38'08.42" E)			
<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	17	17,6	22–34
<i>Neogobius fluviatialis</i>	87	24,1	18–57

У бичкових риб в акваторіях Дніпро-Бузького лиману та Чорного моря середній показник екстенсивності інвазії збудником криптокотильозу становить  $31,4 \pm 0,44$  % ( $p < 0,05$ ).

Слід відмітити, що відповідно до аналізу звітної ветеринарної документації за період 2016–2019 років, серед паразитофауни бичкових риб, що поступала на дослідження до державних лабораторій Держпродспоживслужби, збудника криптокольозу не виявлено, навіть, незважаючи на суттєвий відсоток уражених риб ( $EI - 31,4 \pm 0,44$  %), які були встановлені. Це вказує на те, що рівень інвазованості бичків та поширення хвороби у природних водоймах збільшується, а також на недостатній рівень діагностичної роботи з боку фахівців, що здійснюють іхтіопаразитологічні дослідження.

Відлов бичків проводили чотири рази на рік: навесні: з березня і до 5 квітня (початок нерестової заборони); влітку – з липня по серпень; восени –

з жовтня по листопад та взимку – в грудні та лютому. Для досліджень відібрано найпоширеніші види риб родини Gobiidae, що мають промислове значення в умовах півдня України – бичка-мартовика (*M. batrachocephalus*, Pallas, 1814) – 59 екз., бичка-кругляка (*N. melanostomus*, Pallas, 1814) – 29 екз. та бичка-пісочника (*N. fluviatialis*, Pallas, 1814) – 464 екз. Риба, що піддавалася дослідженням, була вікової категорії не менше за 0+. Всього досліджено 572 риби.

Ділянка Дніпро-Бузького лиману поблизу мису Аджигол, розміщена на території Миколаївської області. Вона характеризується незначними глибинами, що дозволяє добре прогріватися воді поблизу берегової лінії. Берег сформований з високих піщано-глинистих валунів, що за рахунок постійного підмивання берегової лінії лиманними водами, закінчується обривами. Дно утворене муловими відкладаннями із скупченнями вапнякових пористих порід, які створюють природне середовище існування для бичкових риб.

Для дослідження, поблизу мису Аджигол, було виловлено 104 риби. За дослідження бичкових риб було встановлено ураження їх збудником криптокотильозу (табл. 1.2).

Таблиця 1.2

Показники інвазованості бичкових риб, що виловлені поблизу мису Аджигол (Миколаївська область);  $M \pm m$

Показники	Види бичків			Всього
	<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	<i>Neogobius fluviatialis</i>	<i>Neogobius melanostomus</i>	
Досліджено	18	74	12	104
Інвазовано	7	41	10	58
EI, %	38,8	55,4	83,3	55,77±0,21

У 2016 році досліджено 22 бички різної видової належності, з них ураженими збудником криптокотильозу виявилось 10 екз. за екстенсивності інвазії (EI) – 45,4 % (табл. 1.3).

Інвазованість бичкових риб збудником криптокотильозу у ділянці  
Дніпро-Бузького лиману, поблизу мису Аджигол

Види бичкових риб	Роки							
	2016		2017		2018		2019	
	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено
<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	4	1	6	2	3	1	5	3
<i>Neogobius fluviatialis</i>	16	7	21	13	11	4	26	17
<i>Neogobius melanostomus</i>	2	2	1	1	5	3	4	4
Всього	22	10	28	16	19	8	35	24
EI, %	45,4		57,1		42,1		68,5	

Упродовж 2017 року з 28 досліджених бичкових риб, інвазованими було 16 екз., що становило 57,1 % від їх загальної кількості. У 2018 році досліджено 19 бичкових риб, з них 8 були уражені збудником криптокотильозу, тобто EI – 42,1 %. У 2019 році вдалося виловити 35 бичків у зазначеній акваторії, з них 24 були заражені збудником криптокотильозу, EI – 68,5 % (рис. 1.2.).

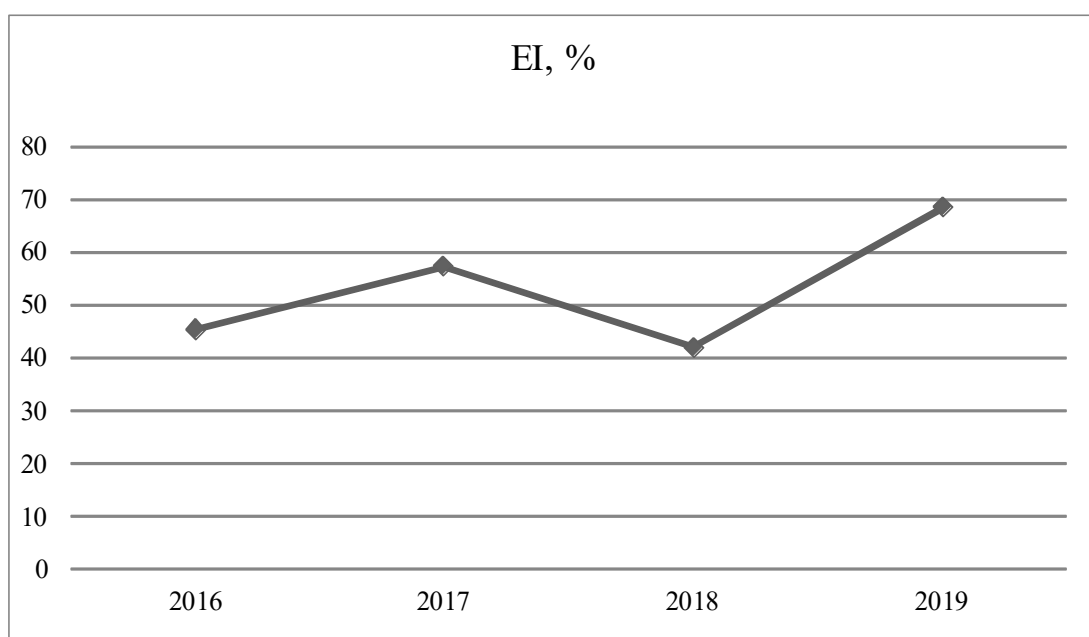


Рис. 1.2 Інвазованість бичків поблизу мису Аджигол

Показники інтенсивності інвазії були розподілені нерівномірно та коливалися в діапазоні від 13 до 211 метацеркарій: у бичка-мартовика – 32–89 екз., бичка-кругляка – 13–121 екз. та бичка-пісочника – 94–211 екз.

Отже, за результатами досліджень встановлено поширення збудника криптокотильозу бичкових риб та ускладнення епізоотичної ситуації з цієї інвазії поблизу мису Аджигол.

Акваторія Дніпро-Бузького лиману поблизу міста Очаків, Миколаївської області характеризується особливостями географічного розташування протоки, що формує вхід у власне лиман зі сторони Чорного моря. В залежності від напрямку вітру, рівень солоності води постійно змінюється. Тому ця ділянка водойми знаходиться в умовах динаміки гідрохімічних та гідробіологічних коливань.

Для іхтіопаразитологічних досліджень в Дніпро-Бузькому лимані, поблизу Очакова, було відібрано 94 бичкових риб (табл. 1.4).

Таблиця 1.4

Показники інвазованості бичкових риб, що виловлені поблизу міста Очаків (Миколаївська область);  $M \pm m$

Показники	Види бичків		Всього
	<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	<i>Neogobius fluviatialis</i>	
Досліджено	13	81	94
Інвазовано	2	17	19
EI, %	15,3	20,9	20,2±0,17

У 2016 році поблизу міста Очакова для досліджень виловлено 20 бичків. Інвазованими збудником криптокотильозу виявилось 3 бички, EI становила 15 %. У 2017 році досліджено 25 риб родини Gobiidae, із них уражено було 6 бичків, EI становила 24 %. У 2018 році для іхтіопатологічних досліджень відібрано 25 бичків, із них уражено 5 екз., EI – 20 %. У 2019 році дослідили 24 бички, із них уражено збудником криптокотильозу було 5 екз., EI – 20,8 % (табл. 1.5).

Інвазованість бичкових риб збудником криптокотильозу у ділянці  
Дніпро-Бузького лиману, поблизу міста Очаків

Види бичкових риб	Роки							
	2016		2017		2018		2019	
	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено
<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	1	0	4	0	0	0	8	2
<i>Neogobius fluviatialis</i>	19	3	21	6	25	5	16	3
Всього	20	3	25	6	25	5	24	5
EI, %	15		24		20		20,8	

Динаміку екстенсивності інвазії за криптокотильозу наведено на рис. 1.3.

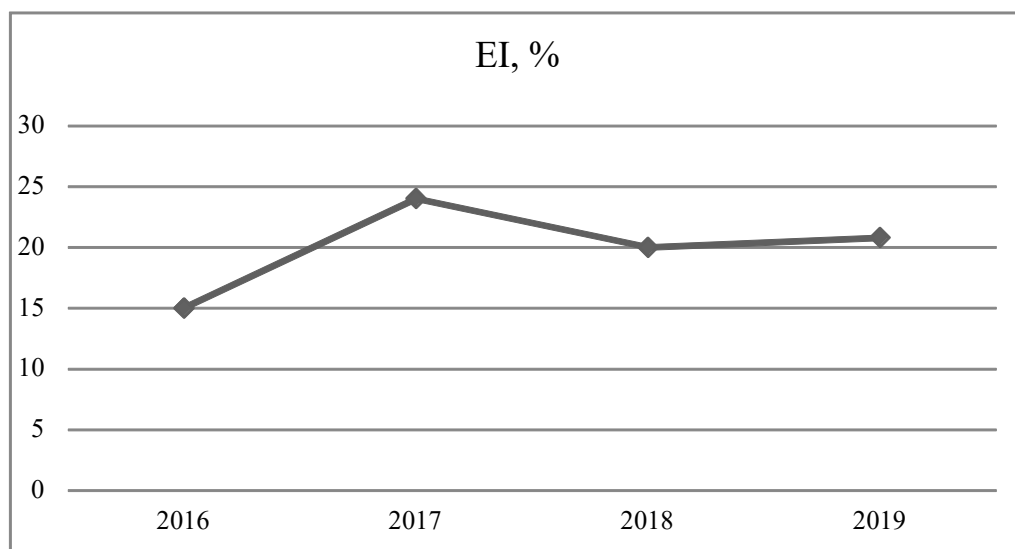


Рис. 1.3 Інвазованість бичків поблизу міста Очакова

Амплітуда інтенсивності інвазії у бичкових риб була від 18 до 105 метацеркаріїв родини Heterophyidae. Так кількість виявлених метацеркаріїв у бичків *M. batrachocephalus* була в діапазоні 18–61 екз., а у *N. fluviatialis* – 39–105 екз.

Тому, слід зазначити, що епізоотична ситуація щодо криптокотильозу у бичкових риб, у ділянці акваторії Дніпро-Бузького лиману поблизу міста Очакова, має тенденцію до збільшення значень екстенсивності інвазії, з максимальними показниками у 2017 році.

Ділянка Чорного моря поблизу села Рибаківка характеризується формуванням прибережних мілин, що змінюються незначним заглибленням дна (до 2,5–3,5 м). Дно мулове, з піщано-глинистими прогалинами. У теплу пору року мулові ділянки заростають м'якою водною рослинністю та формують «острівці» водоростей. Така ситуація додатково пов'язана з тим, що опрісненні води Березанського лиману, спускаючись вниз за течією поблизу селища Коблево, несуть велику кількість біогенних елементів, тим самим збагачують гідроекосистему цієї ділянки.

Для досліджень було відібрано 127 бичкових риб. Для іхтіопатологічного дослідження у 2016 році було відібрано 35 бичкових риб, із них уражено метацеркаріями 9 екз., ЕІ становила 25,7 %. У 2017 році для досліджень виловлено 25 бичків, із них уражено збудником криптокотильозу 8 екз., ЕІ становила 32 % (табл. 1.6).

Таблиця 1.6

Показники інвазованості бичкових риб, що виловлені поблизу селища Рибаківка (Миколаївська область);  $M \pm m$

Показники	Види бичків		Всього
	<i>Neogobius fluviatialis</i>	<i>Neogobius melanostomus</i>	
Досліджено	103	24	127
Інвазовано	24	15	39
ЕІ, %	23,3	65,5	30,7±0,33

У 2018 році було відібрано 31 бичок, із них 13 інвазовано метацеркаріями, ЕІ становила 41,9 %. У 2019 році досліджено 36 бичкових риб, у 9 із них виявлено метацеркарії, ЕІ становила 25 % (табл. 1.7).



Інвазованість бичкових риб збудником криптокотильозу у ділянці  
Чорного моря, поблизу села Рибаківка

Види бичкових риб	Роки							
	2016		2017		2018		2019	
	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено
<i>Neogobius fluviatialis</i>	31	7	18	6	22	5	32	6
<i>Neogobius melanostomus</i>	4	2	7	2	9	8	4	3
Всього	35	9	25	8	31	13	36	9
EI, %	25,7		32		41,9		25	

Виявляли коливання екстенсивності інвазії за криптокотильозу бичків, що були виловлені в акваторії Чорного моря поблизу села Рибаківка (рис. 1.4).

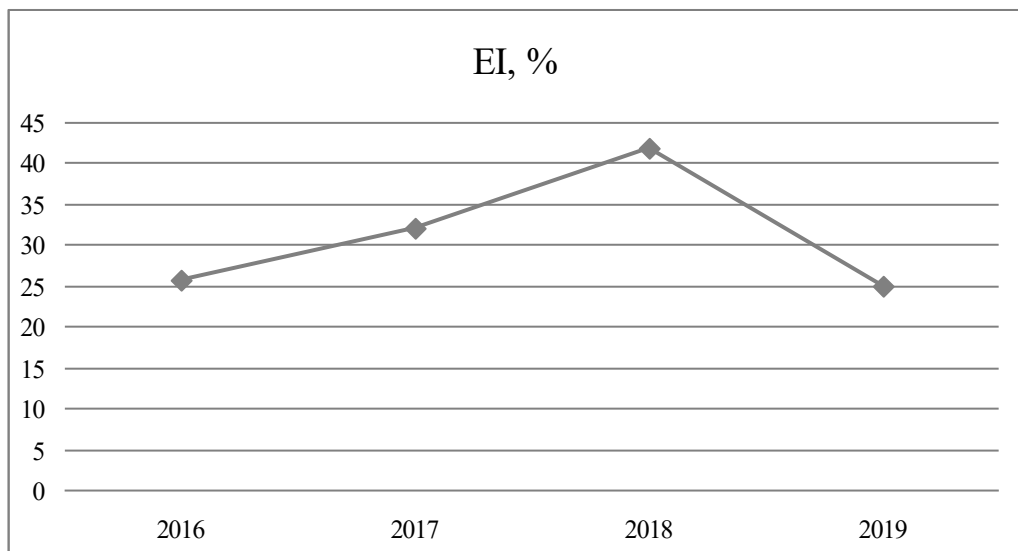


Рис. 1.4 Інвазованість бичків поблизу села Рибаківка

Показники амплітуди інтенсивності інвазії серед бичкових риб були такі: *N. fluviatialis* – 28–211 метацеркарійів, а у *N. melanostomus* – 108–179 екз.

Отже, максимальні показники ураження збудником криптокотильозу бичкових риб відмічалися у 2018 році, з різким зменшенням екстенсивності

інвазії у 2019 році. На нашу думку, це пов'язано із сезонними міграціями мікропопуляції бичків *N. fluviatialis* та їх різними показниками інвазованості.

Поблизу міста Южне (Одеська область) ділянка Чорного моря характеризується відносно рівним ландшафтом морського дна, яке утворене піщано-муловими нашаруваннями, без різких змін глибини. Берегова лінія сформована піщаними насипами.

Для проведення паразитологічного дослідження у зазначеній ділянці Чорного моря було відібрано 71 бичок (табл. 1.8).

Таблиця 1.8

Показники інвазованості бичкових риб, що виловлені поблизу міста Южне Одеської області;  $M \pm m$

Показники	Види бичків		Показники
	<i>Neogobius fluviatialis</i>		<i>Neogobius fluviatialis</i>
Досліджено	62	9	71
Інвазовано	23	1	24
EI, %	38	1,11	33,8±0,52

За досліджень бичків, що були відібрані в Чорному морі поблизу міста Южне у 2016 році, зареєстровано їх ураження метацеркаріями трематоли родини Heterophyidae. Виловлено 14 бичків, із них 6 було інвазовано, EI становила 42,8 %. У 2017 році виловлено 13 бичків, із них 6 інвазовано, EI становила 46,1 %. У 2018 році для досліджень відібрано 17 бичків, з них 3 інвазовано метацеркаріями, EI становила 17,6 %. У 2019 році дослідили 27 бичків, з них 9 були уражені метацеркаріями, EI становила 29,6 % (табл. 1.9).

Таблиця 1.9

Інвазованість бичкових риб збудником криптокотильозу у ділянці Чорного моря, поблизу міста Южне

Види бичкових риб	Роки							
	2016		2017		2018		2019	
	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено
<i>Neogobius fluviatialis</i>	14	6	11	5	13	3	24	9
<i>Neogobius melanostomus</i>	0	0	2	1	4	0	3	0
Всього	14	6	13	6	17	3	27	8
EI, %	42,8		46,1		17,6		29,6	

Динаміка коливання екстенсивності інвазії за криптокотильозу по роках відображена у діаграмі на рис. 1.5.

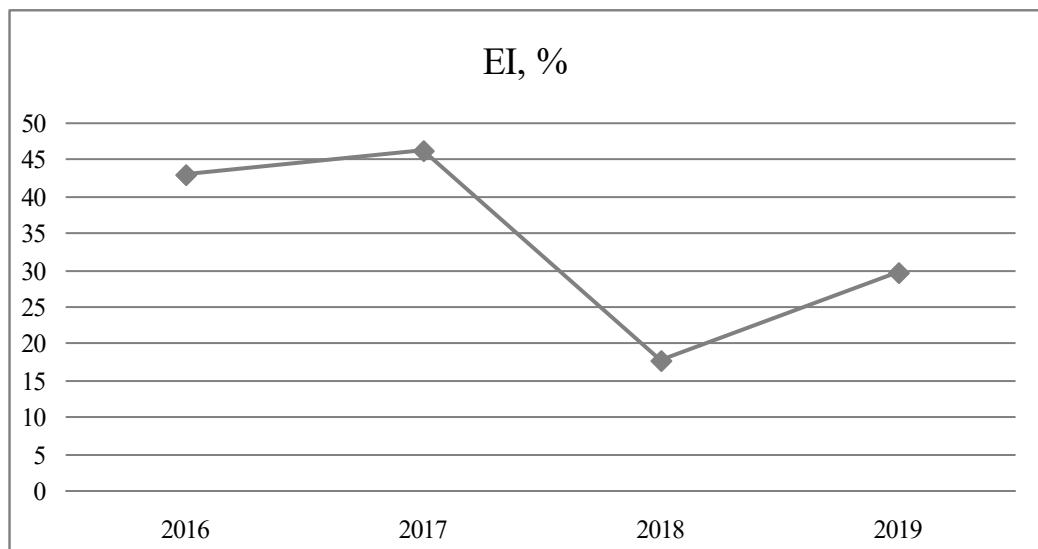


Рис. 1.5 Інвазованість бичків поблизу міста Южне

Інтенсивність інвазії серед бичків-пісочників коливалася в діапазоні 12–96 метацеркарій трематоди роду *Cryptocotyle*, а серед місцевої популяції бичка-кругляка, лише в 1 екз. знайдено 41 метацеркарій.

Отже, рівень інвазії бичкових риб у ділянці Чорного моря поблизу міста Южне має нерівномірний розподіл по роках, із максимальними показниками ураження у 2017 році. Проте коливання поширення носять відносно рівномірний характер. Це вказує на те, що в природних водоймах півдня України криптокотильоз сформував стаціонарне вогнище.

Акваторія Чорного моря поблизу міста Одеса характеризується нерівномірністю як глибини, так і ландшафту морського дна. Це явище пов'язано із інтенсифікацією та урбанізацією цієї ділянки гідроекосистеми. Прибережна зона характеризується присутністю різноманітних залізобетонних конструкцій, які призначені для укріплення берегової лінії від розмивання морськими приливами та під час штормів. Зазначені конструкції та її елементи використовуються бичковими рибами для формування колоній – для укриття та «гніздування» під час нересту. Вочевидь, із-за значного використання прибережних вод з рекреаційної метою та судноплавства, за час досліджень було відібрано лише 72 бичка (табл. 1.10).

Таблиця 1.10

Показники інвазованості бичкових риб, що виловлені  
поблизу міста Одеса;  $M \pm m$

Показники	Види бичків			Всього
	<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	<i>Neogobius fluviatialis</i>	<i>Neogobius melanostomus</i>	
Досліджено	11	54	4	72
Інвазовано	0	12	1	13
EI, %	0	21	25	18±0,12

У 2016 році за іхтіопатологічного дослідження 16 бичкових риб збудника криптокотильозу виявлено у 2 із них, EI становила 12,5 %. У 2017 році досліджено 18 бичкових риб, із них у 4 виявлено метацеркарії, EI становила 22,2 %. У 2018 році виловлено та досліджено 20 бичкових риб, із них лише 1 був інвазованим, EI становила 5 %. У 2019 році вдалося виловити 15 бичкових риб, з них 6 уражено метацеркаріями, EI становила 40 % (табл. 1.11).

Таблиця 1.11

Інвазованість бичкових риб збудником криптокотильозу у ділянці  
Чорного моря, поблизу Одеси

Види бичкових риб	Роки							
	2016		2017		2018		2019	
	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено
<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	2	0	5	0	3	0	1	0
<i>Neogobius fluviatialis</i>	13	2	11	3	16	1	14	6
<i>Neogobius melanostomus</i>	1	0	2	1	1	0	0	0
Всього	16	2	18	4	20	1	15	6
EI, %	12,5		22,2		5		40	

Коливання показників екстенсивності інвазії за криптокотильозу бичкових риб наведено на рис. 1.6.

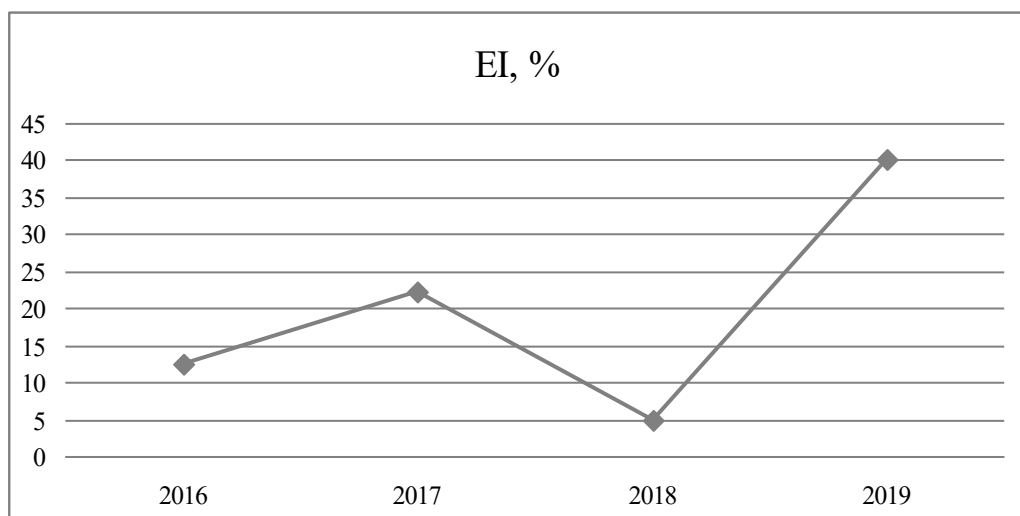


Рис. 1.6 Інвазованість бичків поблизу міста Одеса

Як показали дослідження у бичка-мартовика з Чорного моря поблизу Одеського заливу інвазованості не виявлено. Проте у бичка-пісочника інтенсивність інвазії коливалася у межах 9–124 метацеркаріїв. В той же час в 1 бичка-кругляка виявлено 48 метацеркаріїв. Слід відмітити, що популяція бичка-кругляка була менш поширеною порівняно з іншими видами риби.

Тому, досліджуючи поширення криптокотильозу серед бичкових риби Одеського заливу, слід зазначити тенденцію до ускладнення епізоотичної ситуації за цієї інвазії.

Ділянка акваторії Чорного моря поблизу Чорноморська (Одеська область), за своїми ландшафтними характеристиками є типовою судноплавною водоймою із штучно заглибленим дном для прохідності плавальних засобів. Берегова лінія та прибережна частина дна утворена залізобетонними конструкціями.

Для визначення паразитофауни бичкових риби Чорного моря поблизу Чорноморська було досліджено 104 екз. (табл. 1.11).

Таблиця 1.11

Показники інвазованості бичкових риб, що виловлені поблизу міста Чорноморська Одеської області;  $M \pm m$

Показники	Види бичків		Всього
	<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	<i>Neogobius fluviatialis</i>	
Досліджено	17	87	104
Інвазовано	3	21	24
EI, %	17,6	24,1	23,07±0,16

Для іхтіопаразитологічних досліджень у 2016 році відібрано 30 бичкових риб з Чорного моря поблизу міста Чорноморська, з них 4 було інвазовано, EI становила 13,3 %. У 2017 році було виловлено 20 риб, з них 4 інвазовано збудником криптокотильозу, EI становила 20 %. У 2018 році було відібрано 24 бички, з них 6 інвазовано, EI становила 25 %. У 2019 році дослідили 30 бичків, з них 10 інвазовано, EI становила 33,3 % (табл. 3.12).

Таблиця 1.12

Інвазованість бичкових риб збудником криптокотильозу у ділянці Чорного моря, поблизу міста Чорноморська

Види бичкових риб	Роки							
	2016		2017		2018		2019	
	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено
<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	3	0	7	0	2	0	5	3
<i>Neogobius fluviatialis</i>	27	4	13	4	22	6	25	7
Всього	30	4	20	4	24	6	30	10
EI, %	13,3		20		25		33,3	

Динаміку екстенсивності інвазії за криптокотильозу в акваторії Чорного моря поблизу міста Чорноморська в різні роки наведено на діаграмі (рис. 1.7).

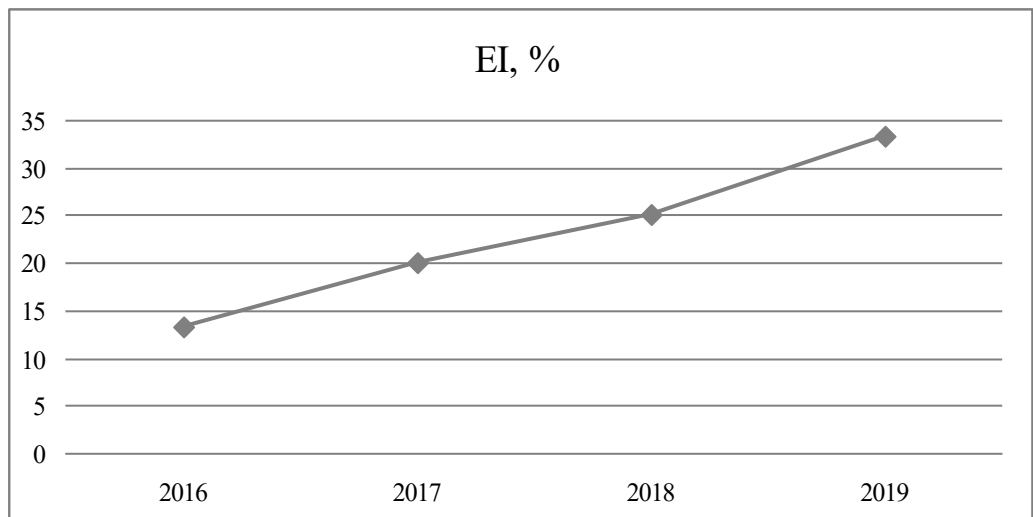


Рис. 1.7 Інвазованість бичків поблизу міста Чорноморськ

За результатами досліджень амплітуда інтенсивності інвазії серед бичкових риб *M. batrachosephalus* становила 22–34 метацеркарії, а серед *N. fluviatialis* – 18–24 екз.

Таким чином, епізоотична ситуація з криптокотильозу бичкових риб у зазначеній акваторії Чорного моря щороку ускладнюється, оскільки екстенсивність інвазії збільшується.

Аналізуючи епізоотичну ситуацію з 2016 по 2019 роки можна відмітити, що криптокотильоз бичкових риб має тенденцію до збільшення екстенсивності інвазії (рис. 1.8).

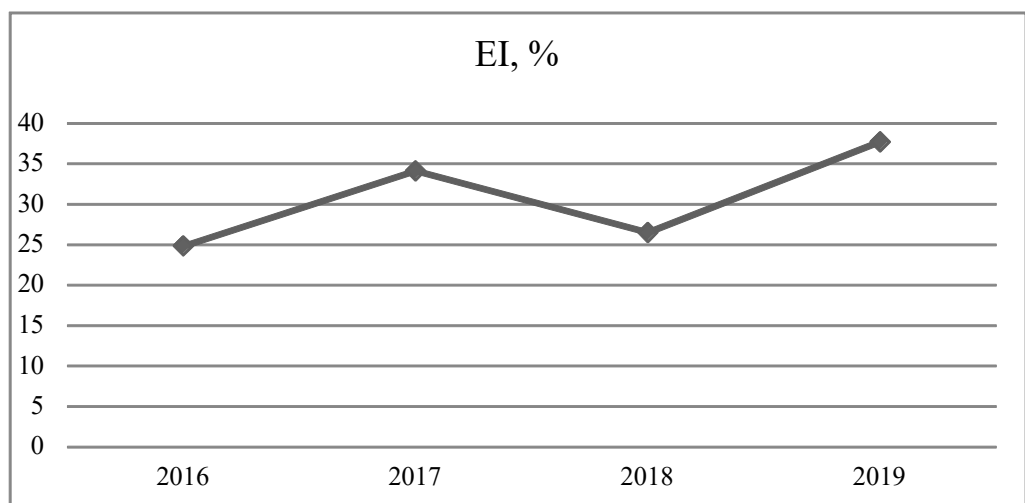


Рис. 1.8 Інвазування бичкових риб в акваторіях Дніпро-Бузького лиману та Чорного моря Миколаївської та Одеської областей

Отже, в ділянці Дніпро-Бузького лиману та акваторії Чорного моря Миколаївської і Одеської областей зареєстровано поширення збудника криптокотильозу риб. При проведенні іхтіопатологічних досліджень виявлено два види трематод родини Heterophyidae: *C. concava* і *C. jejuna*. Встановлено інвазованість метацеркаріями трематод роду *Cryptocotyle* різного ступеня у бичкових риб родини Gobiidae: *M. batrachocephalus*, *N. melanostomus*, *N. fluviatialis*. Найбільш ураженими були бички *N. melanostomus*. Екстенсивність інвазії становила 59,2 %. Менш інвазованим виявилися бички *N. fluviatialis* і *M. batrachocephalus*. Екстенсивність інвазії у них становила 30,4 і 17 % відповідно. Інтенсивність інвазії була максимальною у бичків *N. melanostomus* – 211 екз. Значно меншою була інтенсивність інвазії у бичків *N. fluviatialis* і *M. batrachocephalus* – 124 і 89 екз. відповідно.

Середня екстенсивність інвазії становила  $31,4 \pm 0,44$  % ( $p < 0,05$ ). При цьому, дані щодо поширення криптокотильозу бичкових риб в інших регіонах України, обмежені або відсутні.

Слід зазначити, що найбільшого поширення криптокотильоз має в ділянці Дніпро-Бузького лиману (мис Аджигол, Миколаївська область). Тут показники інвазії дещо більші, порівняно з акваторією Чорного моря. Це перехідна ділянка між Дніпро-Бузьким лиманом та Чорним морем. Створення умов осолонення цих вод, формує різноманітну іхтіофауну та багату водну екосистему. Також ця ділянка найбільш задіяна у маршруті перелітних птахів. Тут склалися найоптимальніші умови для гніздування рибоїдних птахів – дефінітивних хазяїв, що виконують провідну роль у поширенні збудника криптокотильозу. В інших ділянках акваторії Чорного моря показники рівня зараженості бичкових риб збудником криптокотильозу незначно варіювалися.

Криптокотильоз має епідеміологічне значення, а тому потребує значної уваги фахівців гуманної і ветеринарної медицини – у забезпеченні населення



безпечною рибною продукцією, та науковців – у вивченні поширення хвороби, біології збудника і його впливу на організм риб.

Таким чином, бичкова риба є носієм паразитів, що представляють потенційну небезпеку епідеміологічному благополуччю країни. Така бичкова риба потребує ретельної систематичної уваги при проведенні ветеринарно-санітарної експертизи з недопущенням її у реалізацію населенню. В той же час у нормативно-правових документах та методиках, які використовуються за лабораторних досліджень риб, не відмічено збудника криптокотильозу як такого, що становить загрозу здоров'ю людини.

### **Еустронгілідоз хижих риб Дніпро-Бузького лиману та дельти Дніпра**

Дніпро-Бузький лиман розташований між гирлом Дніпра, який вливається в нього кількома рукавами і Чорним морем. Західна частина лиману утворена великою кількістю кіс та островів, що відокремлюють його від основного плеса водойми, утворюючи значну частину мілководдя.

Дельта Дніпра має середню ширину від 10 до 17 км, загальною площею 350 км<sup>2</sup>, куди входять численні проливи, озера та озерця, заболочені місцини, рукава і протоки, а також частина наносних острівців, які належать до західної, самої опрісненої частини Дніпро-Бузького лиману. Острови та заболочені місцини дельти Дніпра утворюють унікальну природну екосистему, відому як Дніпровські плавні. У західній частині лівого берега до лиману прилягає ділянка Чорноморського біосферного заповідника – Воложин ліс, що з півдня обмежений Олешківськими пісками. Смуга акваторії лиману біля північного берега входить до складу ландшафтних заказників загальнодержавного значення – Станіславський та Олександрівський. Тут оселяється чимало птахів, серед яких і ті, що занесені до Червоної книги України [13].

Упродовж 2016–2019 років було досліджено 981 хижу рибу, а саме: 481 окуня, 203 судаки та 297 щуки. Відбір зразків риби проводили вздовж берегової лінії Дніпро-Бузького лиману та дельти Дніпра (рис. 1.9).



Рис. 1.9 Місця відбору хижих видів риби

Виллов риби здійснено в адміністративних межах Миколаївської області (поблизу села Дніпровське Очаківського району –  $46^{\circ}37'48.45''$  N,  $31^{\circ}51'43.72''$  E, мис Аджигол –  $46^{\circ}37'01.98''$  N,  $31^{\circ}47'13.41''$  E) та у частині акваторії, що адміністративно розташована в Херсонській області (поблизу сіл Олександрівка –  $46^{\circ}35'59.56''$  N,  $32^{\circ}07'12.75''$  E, Станіслав –  $46^{\circ}34'24.00''$  N,  $32^{\circ}10'33.59''$  E та Софіївка –  $46^{\circ}35'17.09''$  N,  $32^{\circ}15'57.41''$  E, Білозерського району; поблизу сіл Рибальче –  $46^{\circ}28'40.63''$  N,  $32^{\circ}12'15.99''$  E та Геройське –  $46^{\circ}30'27.88''$  N,  $31^{\circ}54'54.83''$  E, Голопристанського району)

Відповідно до отриманих результатів паразитологічних досліджень промислових риб (окуня, щуки і судака), встановлено їх ураження збудником еустронгідозу. Так в акваторії Дніпро-Бузького лиману, поблизу села Дніпровське (Миколаївська область), екстенсивність інвазії за еустронгідозу становить  $68,9 \pm 1,28$  %; поблизу мису Аджигол (Миколаївська область) –  $85,5 \pm 1,07$  %; села Олександрівка (Херсонська

область) – 79,6±0,94 %; села Станіслав (Херсонська область) – 88,6±1,31 %; села Софіївка (Херсонська область) – 76,09±0,58 %; села Рибальче (Херсонська область) – 56,6±1,18 %; села Геройське (Херсонська область) – 43,5±0,93 %. Середнє значення екстенсивності інвазії серед хижих видів риб Дніпро-Бузького лиману та дельти Дніпра становить 72,4±0,38 % ( $p < 0,05$ ) (табл. 1.13).

Таблиця 1.13

Видовий склад досліджених хижих риб та їх інвазованість личинками нематоди *Eustrongylides excisus*, Jägerskiöld, 1909; 2016–2019 pp. (n=981)

Види хижих риб	Кількість, екз.	Екстенсивність інвазії, %	Інтенсивність інвазії, екз.
Дніпро-Бузький лиман (поблизу с. Дніпровське Очаківського району Миколаївської області – 46°37'48.45" N, 31°51'43.72" E)			
<i>Perca fluviatilis</i>	86	86,04	1–8
<i>Sander lucioperca</i>	37	62,1	1–5
<i>Esox lucius</i>	51	45,09	2–12
Дніпро-Бузький лиман (мис Аджигол, Миколаївська область – 46°37'01.98" N, 31°47'13.41" E)			
<i>Sander lucioperca</i>	28	60,7	1–4
<i>Esox lucius</i>	48	100	1–6
Дніпро-Бузький лиман (поблизу с. Олександрівка Білозерського району Херсонської області – 46°35'59.56" N, 32°07'12.75" E)			
<i>Perca fluviatilis</i>	137	93,4	4–13
<i>Sander lucioperca</i>	23	65,2	1–9
<i>Esox lucius</i>	66	56	1–10
Дніпро-Бузький лиман (поблизу с. Станіслав Білозерського району Херсонської області – 46°34'24.00" N, 32°10'33.59" E)			
<i>Perca fluviatilis</i>	42	100	1–14
<i>Esox lucius</i>	37	75,6	1–8
Дніпро-Бузький лиман (поблизу с. Софіївка Білозерського району Херсонської області – 46°35'17.09" N, 32°15'57.41" E)			
<i>Perca fluviatilis</i>	118	84,7	2–11
<i>Sander lucioperca</i>	44	68,1	3–5
<i>Esox lucius</i>	43	60,5	1–13
Дельта Дніпра (поблизу с. Рибальче Голопристанського району Херсонської області – 46°28'40.63" N, 32°12'15.99" E)			
<i>Perca fluviatilis</i>	98	63,2	5–7
<i>Sander lucioperca</i>	32	43,7	1–6
<i>Esox lucius</i>	52	51,9	2–8
Дніпро-Бузький лиман (поблизу с. Геройське Голопристанського району Херсонської області – 46°30'27.88" N, 31°54'54.83" E)			
<i>Sander lucioperca</i>	<i>Sander lucioperca</i>	<i>Sander lucioperca</i>	<i>Sander lucioperca</i>

Відбір хижих видів риби проводили: весною (березень-квітень), літом (липень-серпень), восени (жовтень-листопад) та зимою (грудень-лютий). Для досліджень використовували судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) – 203 екз., окуня звичайного *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) – 481 екз. та щуку *Esox lucius* (Linnaeus, 1758) – 297 екз. Для іхтіопатологічного дослідження відбирали рибу масою не менше 50 г та віковою категорією не молодше 0+. За розтину у риби виявляли нематоди, що локалізувалися в міжреберних та черевних м'язах або вільно лежали на внутрішніх органах.

Ділянка акваторії Дніпро-Бузького лиману поблизу села Дніпровське (Миколаївська область) є перехідною частиною впадіння Бузького лиману в загальну систему естуарію. Характеризується ця ділянка мілководдям прибережної смуги, що дозволяє добре прогріватися воді. В різні сезони року вона характеризується зміною солоності води із-за пригінно-нагінних вітрів зі сторони Чорного моря. У теплу пору року, акваторія лиману поблизу села Дніпровське має тенденцію до заростання м'якою водною рослинністю. Берегова лінія утворена піщано-глинистим насипом з вапняковими включеннями. Ландшафт дна відносно рівний, із зміною глибини в ділянці фарватеру.

Для визначення поширення еустронгілідозу в акваторії Дніпро-Бузького лиману поблизу села Дніпровське було відібрано 174 хижі риби. За результатами лабораторних досліджень встановлено ураження риби личинками нематоди *E. excisus* (табл. 1.14).

Таблиця 1.14

Показники інвазованості хижих риби, що виловлені поблизу села Дніпровське (Миколаївська область);  $M \pm m$

Показники	Види риби			Всього
	<i>Perca fluviatilis</i>	<i>Sander lucioperca</i>	<i>Esox lucius</i>	
Досліджено	86	37	51	174
Інвазовано	74	23	23	120
ЕІ, %	86,04	62,1	45,09	68,9±1,28

Для паразитологічного дослідження у 2016 році відібрано 53 хижі риби, з них 35 виявилось ураженими личинками збудника еустронгілідозу, ЕІ становила 66,03 %. У 2017 році вдалося відібрати 32 хижі риби, із них 19 було уражено, ЕІ становила 59,3 %. У 2018 році досліджено 45 хижих риб, із них 32 було інвазованими, ЕІ становила 71,1 %. У 2019 році досліджено 44 хижі риби, із них 34 уражено, ЕІ становила 77,2 % (табл. 1.15).

Таблиця 1.15

Інвазованість хижих риб збудником еустронгілідозу у ділянці  
Дніпро-Бузького лиману, поблизу села Дніпровське

Види хижих риб	Роки							
	2016		2017		2018		2019	
	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено
<i>Perca fluviatilis</i>	28	25	13	9	19	17	26	23
<i>Sander lucioperca</i>	11	6	8	4	10	8	8	5
<i>Esox lucius</i>	14	4	11	6	16	7	10	6
Всього	53	35	32	19	45	32	44	34
ЕІ, %	66,03		59,3		71,1		77,2	

Показники екстенсивності інвазії хижих риб у динаміці по роках відображено на рис. 1.10.

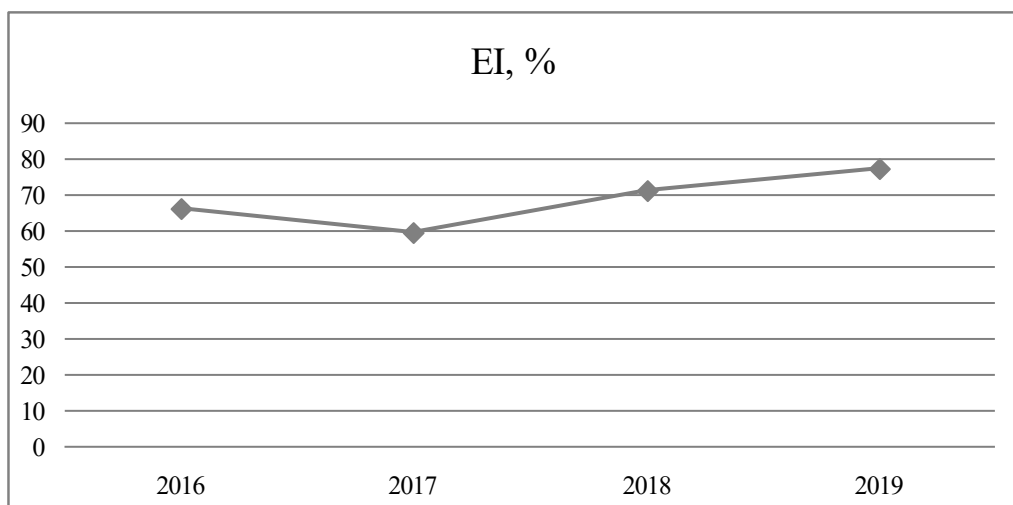


Рис. 1.10 Інвазованість хижих риб поблизу села Дніпровське

Інтенсивність інвазії за еустронгілідозу становила: 1–14 личинок в окуня звичайного, 1–9 екз. – у судака, 1–13 екз. – у щуки.

Таким чином, в акваторії Дніпро-Бузького лиману, поблизу села Дніпровське, сформувалося стаціонарне вогнище еустронгілідозу хижих риб, яке значно ускладнює епізоотичну ситуацію щодо гельмінтозоонозів природних водойм півдня України.

Характеризуючи ділянку Дніпро-Бузького лиману поблизу мису Аджигол, слід відмітити незначні низовини, які формують заплави та мілководні плеса, що є сприятливим середовищем для розвитку проміжних хазяїв – олігохет та хіронімід. Такі заплави приваблюють рибоїдних птахів, які годуються на мілководді та разом з послідом поширюють яйця *E. excisus*, утворюючи точкові вогнища інвазії.

Для визначення поширення еустронгілідозу у Дніпро-Бузькому лимані поблизу мису Аджигол (Миколаївська область) відібрано 76 основних промислових видів риб. За розтину риб виявлено паразитування у них личинок нематоди *E. excisus* (табл. 1.16).

Таблиця 1.16

Показники інвазованості хижих риб, що виловлені поблизу мису Аджигол (Миколаївська область);  $M \pm m$

Показники	Види риб		Всього
	<i>Sander lucioperca</i>	<i>Esox lucius</i>	
Досліджено	28	48	76
Інвазовано	17	48	65
ЕІ, %	60,7	100	85,5±1,07

Для паразитологічного дослідження у 2016 році відібрано 18 хижих риб, із них 14 було заражено збудником еустронгілідозу, ЕІ становила 77,7 %. У 2017 році відібрано 19 хижих риб, із них 15 було інвазовано, ЕІ становила 78,9 %. У 2018 році досліджено 16 хижих риб, із них 15 виявилось інвазованими, ЕІ становила 93,7 %. У 2019 році вдалося дослідити 23 хижі риби, у 21 із них знайдено личинок *E. excisus* (табл. 1.16).

Таблиця 1.16

Інвазованість хижих риб збудником еустронгілідозу у ділянці  
Дніпро-Бузького лиману, поблизу мису Аджигол

Види хижих риб	Роки							
	2016		2017		2018		2019	
	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено
<i>Sander lucioperca</i>	6	2	9	5	5	4	8	6
<i>Esox lucius</i>	12	12	10	10	11	11	15	15
Всього	18	14	19	15	16	15	23	21
EI, %	77,7		78,9		93,7		91,3	

Аналізуючи діаграму, можна відзначити збільшення екстенсивності інвазії за весь період спостережень (рис. 1.11).

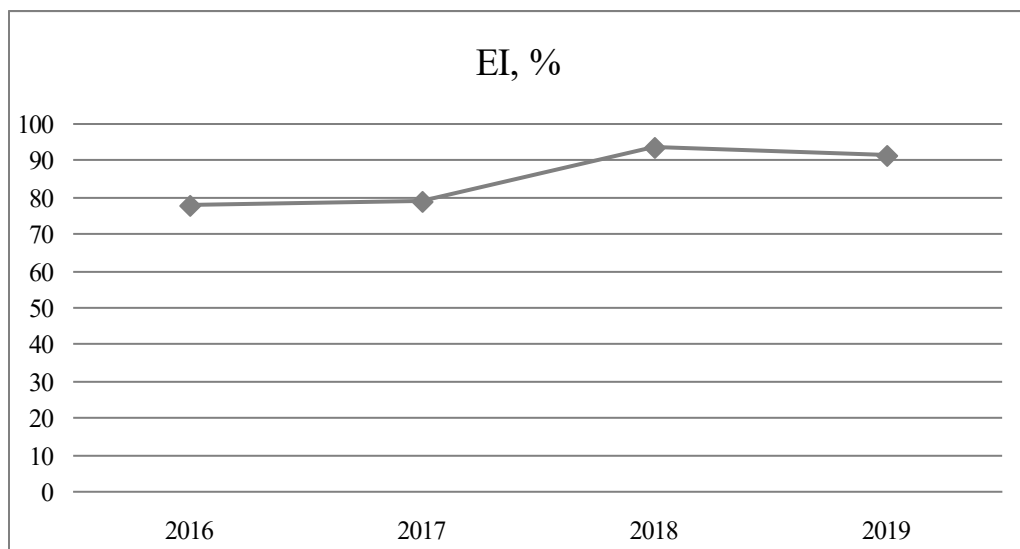


Рис. 1.11 Інвазованість хижих риб поблизу мису Аджигол

Амплітуда інтенсивності інвазії коливалася у межах: у судака 1–4 екз., щук – 1–6 личинок.

Отже, епізоотична ситуація щодо еустронгілідозу хижих риб у ділянці акваторії є вкрай складною, оскільки екстенсивність інвазії досить висока і становить 85,5 %. В той же час у судака екстенсивність інвазії становить

100 %. Це створює епідеміологічну небезпеку для населення, що споживає рибу.

Характеризуючи ділянку Дніпро-Бузького лиману поблизу села Олександрівка, слід відмітити різку зміну донного ландшафту та збільшення глибини водойми безпосередньо біля населеного пункту. Західніше населеного пункту, вздовж берегової смуги, розташовані мілководні, з піщаним дном, місцини.

Визначаючи показники екстенсивності інвазії у Дніпро-Бузькому лимані поблизу села Олександрівка (Херсонська область), дослідженню піддано 226 хижих риб. За результатами паразитологічного дослідження встановлено зараження хижих риб личинками еустронгілід (табл. 1.17).

Таблиця 1.17

Показники інвазованості хижих риб, що виловлені поблизу села Олександрівка (Херсонська область);  $M \pm m$

Показники	Види риб			Всього
	<i>Perca fluviatilis</i>	<i>Sander lucioperca</i>	<i>Esox lucius</i>	
Досліджено	137	23	66	226
Інвазовано	128	15	37	180
ЕІ, %	93,4	65,2	56	79,6±0,94

За результатами досліджень у 2016 році із 64 хижих риб у 49 знайдено личинки еустронгілід, ЕІ становила 76,5 %. У 2017 році відібрано 58 хижих риб, у 44 із них виявлено личинки, ЕІ становила 75,8 %. У 2018 році виловлено 59 хижих риб, у 50 із них знайдено личинки, ЕІ становила 84,7 %. У 2019 році досліджено 45 хижих риб, у 37 із них виявлено личинки *E. excisus* (табл. 1.18).



Таблиця 1.18

Інвазованість хижих риб збудником еустронгілідозу у ділянці  
Дніпро-Бузького лиману, поблизу села Олександрівка

Види хижих риб	Роки							
	2016		2017		2018		2019	
	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено
<i>Perca fluviatilis</i>	43	38	32	30	39	37	23	23
<i>Sander lucioperca</i>	8	4	5	3	6	5	4	3
<i>Esox lucius</i>	13	7	21	11	14	8	18	11
Всього	64	49	58	44	59	50	45	37
EI, %	76,5		75,8		84,7		82,2	

Згідно з аналізом діаграми, що зображена на рис. 1.12, слід зазначити, що екстенсивність інвазії має тенденцію до збільшення.

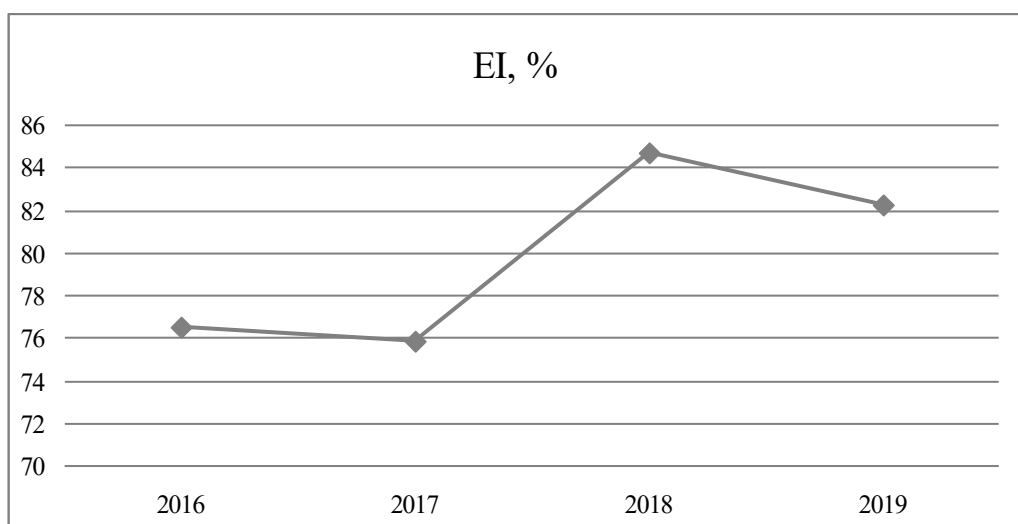


Рис. 1.12 Інвазованість хижих риб поблизу села Олександрівка

Досліджуючи амплітуду інтенсивності інвазії встановлено, що в окуня вона коливалася в діапазоні 4–13 екз., судака – 1–9 екз., щуки – 1–10 личинок.

Отже, епізоотична ситуація з еустронгілідозу в акваторії Дніпро-Бузького лиману поблизу села Олександрівка є складною, оскільки 79,6 % досліджуваної хижої риби уражено личинками збудника.

Акваторія Дніпро-Бузького лиману поблизу села Станіслав Херсонської області має вузьку берегову лінію, що утворена із піщаного насипу. Ландшафт лиманного дна є відносно рівним. Ця ділянка характеризується відносно сильною проточністю води за рахунок течії, яка сформована в дельті Дніпра. У теплі сезони року прибережні частини водойми характеризуються активним ростом м'якої водної рослинності, оскільки течії, які проходять вздовж берегової лінії, несуть значний вміст органічних та неорганічних речовин, що стимулюють ріст фіто- та зоопланктону.

Для дослідження відібрано 79 хижих риб з вод Дніпро-Бузького лиману. За результатами паразитологічних досліджень у хижих риб виявлено личинок еустронгілід (табл. 1.19).

Таблиця 1.19

Показники інвазованості хижих риб, що виловлені поблизу села Станіслав (Херсонська область);  $M \pm m$

Показники	Види риб		Всього
	<i>Perca fluviatilis</i>	<i>Esox lucius</i>	
Досліджено	42	37	79
Інвазовано	42	28	70
ЕІ, %	100	75,6	88,6±1,31

У 2016 році відібрано 16 хижих риб, у 14 із них виявлено личинок еустронгілід, ЕІ становила 87,5 %. У 2017 році виловлено 23 хижі риби, у 19 із них знайдено личинок, ЕІ становила 82,6 %. У 2018 році відібрано 24 хижі риби, у 22 із них виявлено личинок, ЕІ становила 91,6 %. У 2019 році досліджено 16 хижих риб, у 15 із них знайдено личинок еустронгілід (табл. 1.20).

Таблиця 1.20

Інвазованість хижих риб збудником еустронгілідозу у ділянці  
Дніпро-Бузького лиману, поблизу села Станіслав

Види хижих риб	Роки							
	2016		2017		2018		2019	
	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено
<i>Perca fluviatilis</i>	9	9	12	12	13	13	8	8
<i>Esox lucius</i>	7	5	11	7	11	9	8	7
Всього	16	14	23	19	24	22	16	15
EI, %	87,5		82,6		91,6		93,7	

Аналізуючи діаграму, слід відмітити, що рівень інвазування хижих риб збудником еустронгілідозу є досить високим, з піковим значенням у 2019 році (рис. 1.13).

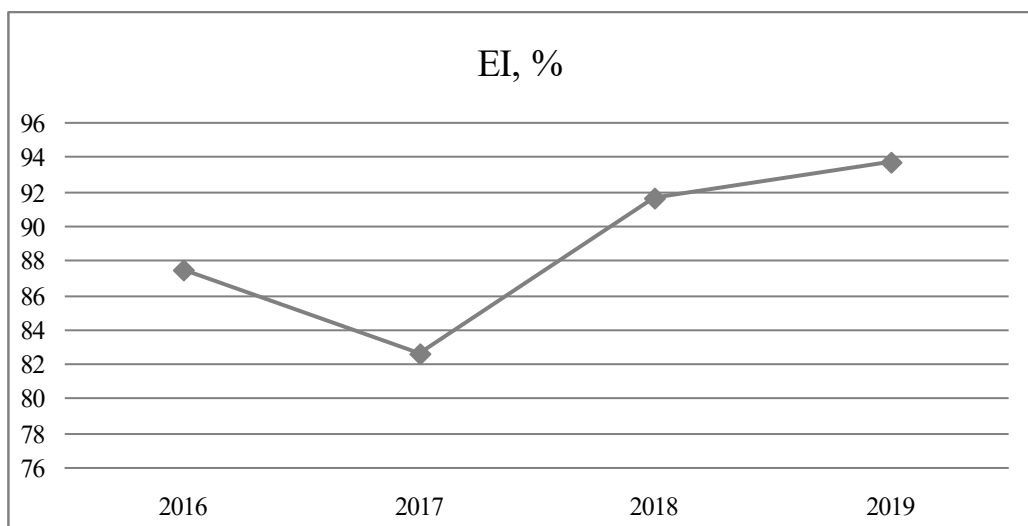


Рис. 1.13 Інвазованість хижих видів риб поблизу села Станіслав

Показники амплітуди інтенсивності інвазії незначно варіювали між видами хижих риб та були в межах: окунь – 1–14 екз., щуки – 1–8 личинок еустронгілід.

Таким чином, епізоотична ситуація з еустронгілідозу хижих риб має тенденцію до ускладнення щороку. На нашу думку, цьому сприяють додатково дніпровські течії, що несуть опріснену воду із великим вмістом біогенних елементів, які, збагачуючи поживними речовинами цю ділянку водойми, сприяють підтримці чисельності популяції водних черв'яків – перших проміжних хазяїв збудника.

Частина Дніпро-Бузького лиману поблизу села Софіївка характеризується опрісненими водами, які несе течія із дельти Дніпра. Ця ділянка, за загальними характеристиками біотопу, має всі ознаки прісної водойми: наявність у значній кількості м'якої та жорсткої водної рослинності, ландшафт дна переміжного характеру – суглинкові та піщані ділянки змінюються муловими нашаруваннями. Для дослідження у водах Дніпро-Бузького лиману поблизу села Софіївка відібрано 205 хижих риб. Встановлено їх зараження збудником еустронгілідозу (табл. 1.21).

Таблиця 1.21

Показники інвазованості хижих риб, що виловлені поблизу села Софіївка (Херсонська область);  $M \pm m$

Показники	Види риб			Всього
	<i>Perca fluviatilis</i>	<i>Sander lucioperca</i>	<i>Esox lucius</i>	
Досліджено	118	44	43	205
Інвазовано	100	30	26	156
ЕІ, %	84,7	68,1	60,5	76,09±0,58

У 2016 році досліджено 61 хижу рибу, у 46 із них виявлено личинок еустронгілід, ЕІ становила 75,4 %. У 2017 році відібрано 54 хижі риби, у 35 із них знайдено личинок, ЕІ становила 64,8 %. У 2018 році досліджено 46 хижих риб, 30 із них були уражені збудником еустронгілідозу, ЕІ становила 62,5 %. У 2019 році досліджено 54 хижих риби, 45 із них уражено личинками еустронгілід, ЕІ становила 83,3 % (табл. 1.22).

Таблиця 1.22

Інвазованість хижих риб збудником еустронгілідозу у ділянці  
Дніпро-Бузького лиману, поблизу села Софіївка

Види хижих риб	Роки							
	2016		2017		2018		2019	
	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено
<i>Perca fluviatilis</i>	41	34	29	21	22	13	36	32
<i>Sander lucioperca</i>	13	8	10	6	12	9	9	7
<i>Esox lucius</i>	7	4	15	8	12	8	9	6
Всього	61	46	54	35	46	30	54	45
EI, %	75,4		64,8		65,2		83,3	

Коливання показників екстенсивності інвазії за еустронгілідозу хижих риб зображено на діаграмі (рис. 1.14).

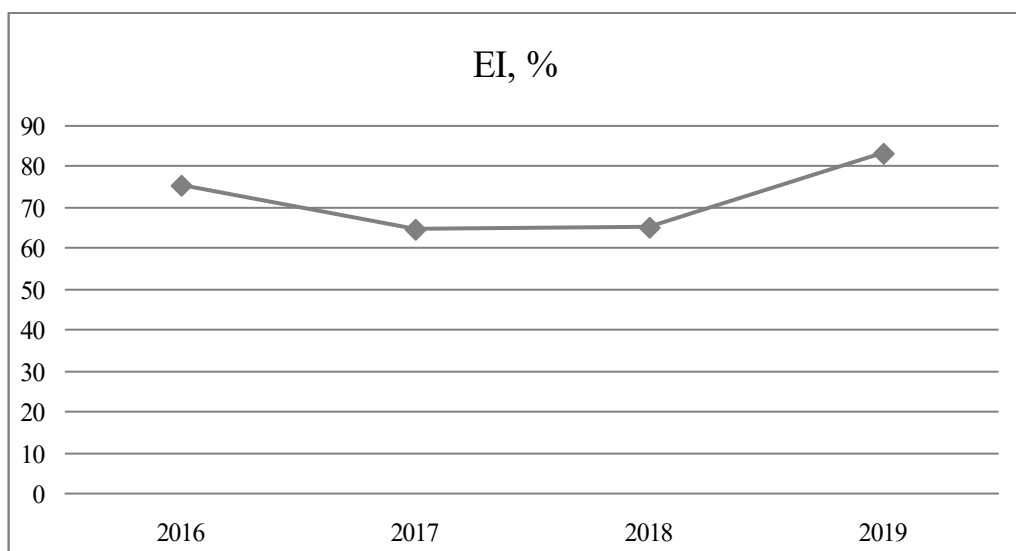


Рис. 1.14 Інвазованість хижих риб поблизу села Софіївка

Визначаючи показники амплітуди інтенсивності інвазії за еустронгілідозу, встановлено: в окуня – 2–11 екз., судака – 3–5 екз., у щуки – 1–13 личинок.

Отже, поширення еустронгідозу серед хижих риб природних водойм півдня України набуває загрозливих масштабів. При цьому екстенсивність інвазії є досить високою, що значно ускладнює епізоотичну ситуацію у регіоні.

Частина акваторії Дніпро-Бузького лиману поблизу села Рибальче (Херсонська область) характеризується утворенням нерівної берегової лінії, яка сформована суглинково-мулистими нашаруваннями. Ландшафт дна відносно рівномірний. Дно утворене значними муловими відкладаннями, що були нанесені течіями дельти Дніпра. Прибережна ділянка акваторії характеризується наявністю значної кількості жорсткої водної рослинності (комиш, рогоз). Сформована система заплавів.

Для проведення паразитологічного дослідження на еустронгідоз відібрано 182 хижих риби. За лабораторних досліджень встановлено зараження хижих риб збудником еустронгідозу (табл. 1.23).

Таблиця 1.23

Показники інвазованості хижих риб, що виловлені поблизу села Рибальче (Херсонська область);  $M \pm m$

Показники	Види риб			Всього
	<i>Perca fluviatilis</i>	<i>Sander lucioperca</i>	<i>Esox lucius</i>	
Досліджено	98	32	52	182
Інвазовано	62	14	27	103
ЕІ, %	63,2	43,7	51,9	56,6±1,18

У 2016 році відібрано 39 хижих риб, 19 із них уражено збудником еустронгідозу, ЕІ становила 48,7 %. У 2017 році виловлено 51 хижу рибу, у 28 із них виявлено личинок нематоди, ЕІ становила 54,9 %. У 2018 році досліджено 54 хижих риби, 34 із них були зараженими, ЕІ становила 62,9 %. У 2019 році досліджено 38 хижих риб, 20 із них уражено збудником еустронгідозу, ЕІ становила 52,6 % (табл. 1.24).

Таблиця 1.24

Інвазованість хижих риб збудником еустронгілозу у ділянці  
Дніпро-Бузького лиману, поблизу села Рибальче

Види хижих риб	Роки							
	2016		2017		2018		2019	
	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено
<i>Perca fluviatilis</i>	19	11	25	18	37	24	17	9
<i>Sander lucioperca</i>	7	3	9	2	6	4	10	5
<i>Esox lucius</i>	13	5	17	8	11	8	11	6
Всього	39	19	51	28	54	34	38	20
EI, %	48,7		54,9		62,9		52,6	

Зараження хижих риб з Дніпро-Бузького лиману поблизу села Рибальче має щорічні коливання екстенсивності інвазії. Динаміка поширення еустронгілозу по роках зображена на рис. 1.15.

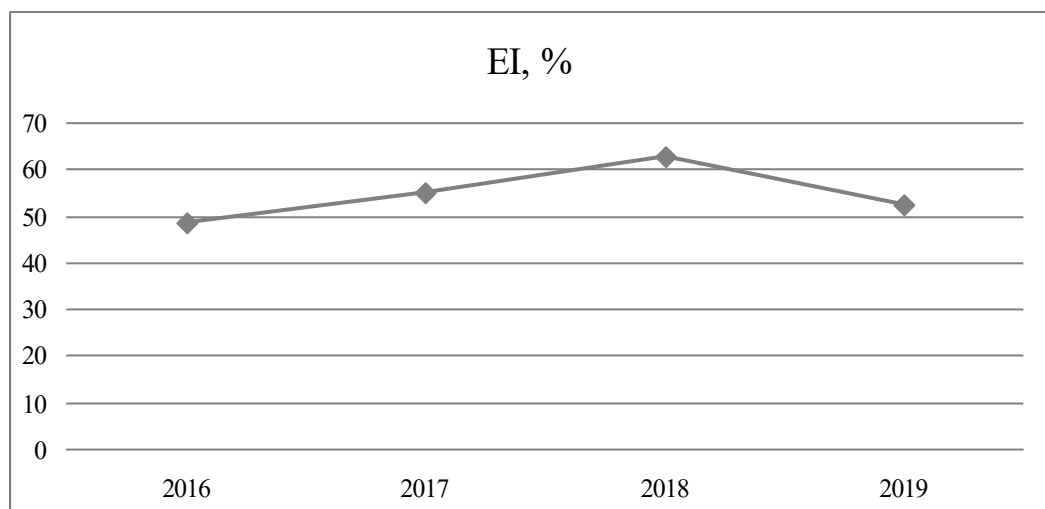


Рис. 1.15 Інвазованість хижих риб поблизу села Рибальче

Інтенсивність інвазії становила: в окунів – 5–7 екз., судака – 1–6 екз., щуки – 2–8 личинок еустронгілід.

Отже, епізоотична ситуація з еустронгілозу хижих риб в акваторії Дніпро-Бузького лиману щороку ускладнюється. Проте, враховуючи незначні коливання поширення та стабільно високі показники екстенсивності інвазії, слід говорити про сформоване та функціонуюче природне вогнище еустронгілозу.

Акваторія Дніпро-Бузького лиману поблизу села Геройське Херсонської області характеризується відносно широкою береговою лінією, яка сформована суглинково-піщаним насипом та значною кількістю жорсткої водної рослинності. Мілководні ділянки водного плеса чергуються із заглибленнями, що створює нерівномірність ландшафту дна лиману. За рахунок намитих піщаних кіс, утворені затоки із зниженим водообміном та добре прогрітим мілководдям. Вода у цій ділянці солонувата, що пов'язано із географічним розташуванням Чорного моря.

Для досліджень відібрано 39 судаків, інших хижих риб у цій акваторії добути не вдалося. Вочевидь, це пов'язано із тим, що судак є прохідним видом риб та умови солонуватих вод є комфортним середовищем існуванням, на відміну від окунів і щук, що приурочені більше до прісних та рідко – опріснених водойм. За результатами лабораторних досліджень у виловлених судаків зареєстровано паразитування личинок нематоди *E. excisus* (табл. 1.25).

Таблиця 1.25

Показники інвазованості судака, що виловлений поблизу села Геройське (Херсонська область);  $M \pm m$

Показники	Види риб
	<i>Sander lucioperca</i>
Досліджено	39
Інвазовано	17
EI, %	43,5±0,93

Для досліджень у 2016 році виловлено 9 судаків, 2 із них було уражено збудником еустронгілозу, EI становила 22,2 %. У 2017 році відібрано та



досліджено 13 судаків, у 8 із них виявлено личинок *E. excisus*, EI становила 61,5 %. У 2018 році досліджено 7 судаків, у 3 із них знайдено личинок еустронгілід, EI становила 48,8 %. У 2019 році вдалося добути 10 судаків, у 4 із них виявлено личинок нематод, EI становила 40 % (табл. 1.26).

Таблиця 1.26

Інвазованість судака збудником еустронгілідозу у ділянці  
Дніпро-Бузького лиману, поблизу села Геройське

Види хижих риб	Роки							
	2016		2017		2018		2019	
	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено	досліджено	уражено
<i>Sander lucioperca</i>	9	2	13	8	7	3	10	4
Всього	9	2	13	8	7	3	10	4
EI, %	22,2		61,5		48,8		40	

Відповідно до рис. 1.16, пік еустронгілідозу у судака припав на 2017 рік. Мінімальні значення екстенсивності інвазії зареєстровано у 2019 році.

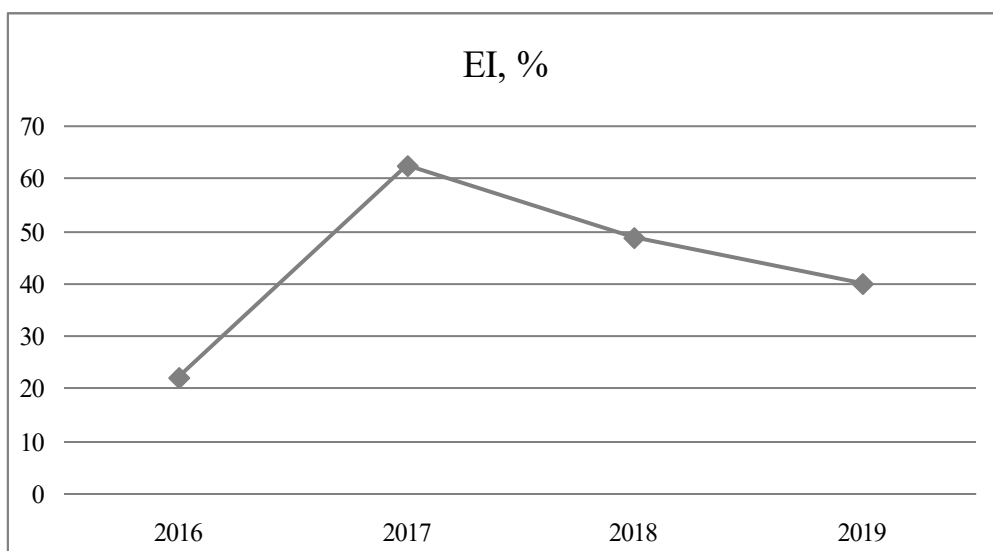


Рис. 1.16 Інвазованість судака поблизу села Геройське

Амплітуда інтенсивності інвазії у судака, виловленого у Дніпро-Бузькому лимані поблизу села Геройське, становила в діапазоні 3–6 личинок еустронгілід родини *Diostrophmatidae*.

Таким чином, епізоотична ситуація з еустронгілідозу судака у східній частині Дніпро-Бузького лиману викликає занепокоєння, оскільки показники екстенсивності інвазії коливаються незначно, що вказує на стаціонарність хвороби промислових риб.

Щороку ситуація щодо інвазування хижих риб збудником еустронгілідозу ускладнюється. У 2016 році екстенсивність інвазії становила 68,8 %, у 2017 році – 67,2 %, а у 2018 та 2019 роках – 74,1 та 76,5 % відповідно. Тобто, існує тенденція до поширення інвазії хижих риб у Дніпро-Бузькому лимані (рис. 1.17).

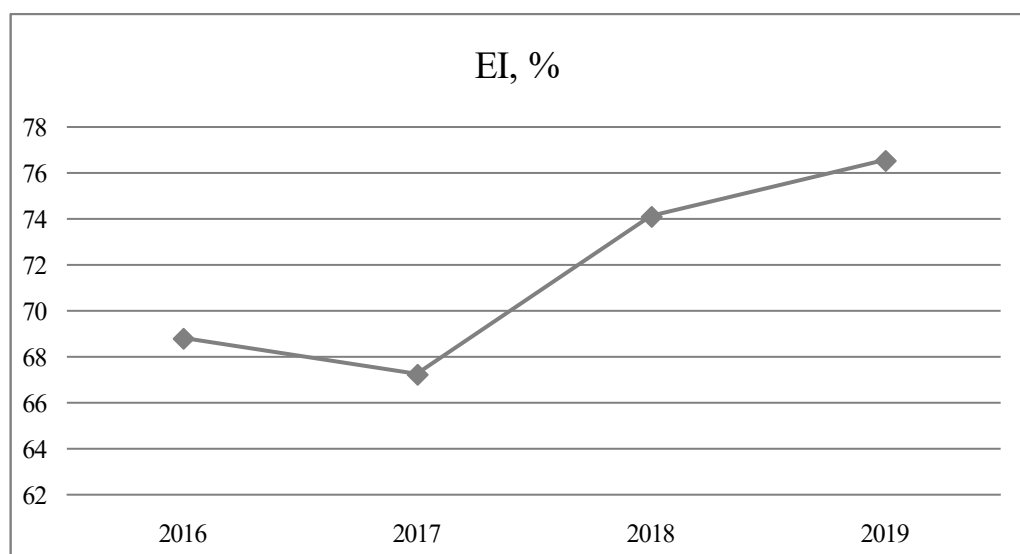


Рис. 1.17 Інвазування хижих риб в акваторіях Дніпро-Бузького лиману та Чорного моря Миколаївської і Херсонської областей

Згідно аналізу видового складу інвазованих риб встановлено, що найбільш ураженим виявився окунь, екстенсивність інвазії становила 85,1 %. Екстенсивність інвазії у судака становила 58,1 %, у щуки – 58,9 %. В окуня інтенсивність інвазії становила 1–14 личинок паразитів. Судак відзначався найменшою інтенсивністю інвазії серед досліджуваних хижих риб – 1–9

личинок *E. excisus*. Тому, можна зробити висновок, що еустронгілідоз відносно рівномірно поширений в акваторіях Дніпро-Бузького лиману та дельти Дніпра. Середня екстенсивність інвазії у хижих риб з водойм Миколаївської і Херсонської областей становить  $72,4 \pm 0,38\%$  ( $p < 0,05$ ).

Отже, епізоотична ситуація з еустронгілідозу ускладнюється щороку. Збудник *E. excisus* характеризується ураженням значної кількості видів гідробіонтів, що свідчить про його екологічну пластичність.

Лише у ділянці переходу лиману в прісні води дельти Дніпра, поблизу населених пунктів Олександрівка, Станіслав та Софіївка Херсонської області, відзначено високу екстенсивність інвазії у хижих риб порівняно з іншими пунктами її відбору. На нашу думку, високі показники екстенсивності інвазії у цих водоймах, вочевидь, пов'язані з особливістю течій, які несуть поживні речовини. Це створює сприйнятливі умови для розвитку першого проміжного хазяїна – олігохет. Ступінь ураження окуня вказує на присутність у його раціоні значної частки олігохет. Слід зазначити, що олігохети становлять до 30 % усього бентосу водойм [209].

Природні умови, що сформували заплави з прибережної жорсткої рослинності, відносна віддаленість від населених пунктів, створюють надзвичайно сприйнятливі умови для гніздування рибоїдних птахів – основних дефінітивних хазяїв інвазії.

Профілактика та ліквідація еустронгілідозу утруднена в умовах природних водойм. У той же час добре відомо, що умови навколишнього середовища, зокрема перенасичення води органічними рештками та температурні показники, створюють оптимальні чинники для збільшення чисельності популяцій першого проміжного хазяїна – олігохет. Таким чином, якість води є одним із вирішальних факторів поширення інвазії серед сприйнятливих видів риб [296]. Тому зменшення антропогенного навантаження на водойми, а саме, забруднення добривами та стоками, є одним із вирішальних та екологічно прийнятних заходів, які не лише дозволили б зменшити популяцію олігохет і, як наслідок, поширення

збудника еустронгілідозу серед іхтіофауни, але й покращили б гідрохімічні показники природних водойм.

### **Поширення еустронгілідозу тарані (*Rutilus rutilus*, Linnaeus, 1758) у Дніпро-Бузькому лимані та дельті Дніпра**

У спеціальній літературі досить мало відомостей щодо зараження тарані *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) збудником еустронгілідозу. Так Чернова Т. М. (1975) встановила зараження тарані нематодою *E. excisus*, яка була виловлена із озера Палеостомі, що у Грузії. Паразитування *E. excisus* виявлено у 9,1 % тарані від загальної кількості досліджуваних риб [196]. Ці дані, що мають більше узагальнюючий характер, подаються А. Мошу (2014), який встановив інвазування тарані нематодою *E. excisus* в акваторії Дністровсько-Прутського межиріччя [139].

Нині в існуючій науковій і спеціальній літературі відсутні дані щодо поширення еустронгілідозу серед тарані (*Rutilus rutilus*, Linnaeus, 1758) в Дніпро-Бузькому лимані та дельті Дніпра.

В той же час у природних водоймах України постійно відловлюється тарань. Так у 2018 році було виловлено близько 117,47 т тарані, з них 66,812 т добуто саме в акваторії Дніпро-Бузького лиману. Значна кількість добутого вилову експортується до третіх країн. Тому питання моніторингу та поширення еустронгілідозу в акваторіях природних водойм України є вкрай актуальним.

Упродовж 2016–2019 років було досліджено 595 тарані (*Rutilus rutilus*, Linnaeus, 1758). Відбирали тарань під час контрольних обловів, відловлювали засобами лову та купували у рибалок на місці вилову.

Відбір зразків тарані проводили вздовж берегової лінії Дніпро-Бузького лиману та дельти Дніпра, в адміністративних межах Миколаївської області (поблизу села Дніпровське Очаківського району, мис Аджигол) та у частині акваторії, що адміністративно розташована в Херсонській області (поблизу сіл Олександрівка, Станіслав та Софіївка Білозерського району;

поблизу сіл Рибальче та Геройське Голопристанського району). Паразитологічному дослідженню піддавали всю виловлену тарань.

Проводили дослідження тарані (*Rutilus rutilus*, Linnaeus, 1758). У товщі її м'язів з вентральної частини черевної стінки виявляли нематод блідо-червоного кольору. За мікроскопії та наступної морфометрії встановили, що знайдені нематоди належать до родини Dioctophymatidae, виду – *Eustrongylides excisus*, Jägerskiöld, 1909.

Дослідження тарані проводили упродовж 2016–2019 років. У тарані, що була відібрана поблизу села Дніпровське Очаківського району, максимальну екстенсивність інвазії відмічали у 2019 році – 30,4 % від дослідженої за звітний період. Найменша екстенсивність інвазії відмічалася у 2018 році – 10,5 %. Середня екстенсивність інвазії за еустронгілідозу по даній локації становила  $16,1 \pm 0,29$  % (рис. 1.18).



Рис. 1.18 Личинка нематоди *Eustrongylides excisus* в товщі вентральної частини черевної стінки тарані

У тарані, яка відбиралася поблизу мису Аджигол, у 2017 році було встановлено найбільшу екстенсивність інвазії – 18,1 %, а у 2018 році зареєстровано найменшу екстенсивність інвазії – 16,1 %. Середня екстенсивність інвазії за еустронгілідозу тарані становила  $17,04 \pm 0,47$  %.

У тарані, яку відбирали поблизу села Олександрівка Білозерського району у 2016 році, екстенсивність інвазії становила 22,7 %. Цей показник за

період досліджень був найменшим у цьому місці відбору. Найбільша екстенсивність інвазії відзначалася у 2019 році та становила 37,5 %. Середня екстенсивність інвазії в період 2016–2019 років була на рівні  $28,3 \pm 0,39$  %.

У тарані, яку відбирали поблизу села Станіслав Білозерського району, також знаходили личинки еустронгілід. Максимальну екстенсивність інвазії спостерігали у 2017 році – 21,4 %, а найменшу у 2018 році – 14,8 %, від загальної кількості добутої та дослідженої риби у цій акваторії. Середня екстенсивність інвазії за період спостережень становила  $17,5 \pm 0,34$  %.

За результатами паразитологічних досліджень тарані, яку відбирали в акваторії Дніпро-Бузького лиману поблизу села Софіївка Білозерського району, виявлено личинок еустронгілід. Найбільшу екстенсивність інвазії спостерігали у 2017 році – 20 %, а найменшу у 2019 році – 7,4 %. Середня екстенсивність інвазії становила  $11,5 \pm 0,26$  %.

За паразитологічного дослідження тарані, що була відібрана поблизу села Рибальче Голопристанського району, було встановлено максимальні показники інвазованості у 2019 році – 31,2 %, а найменші у 2018 році – 10,2 % від її загальної кількості за звітний період. Середня екстенсивність інвазії була на рівні  $18,3 \pm 0,43$  %.

Тарань, що відібрана з водойми поблизу села Геройське Голопристанського району, характеризувалася ураженням личинками еустронгілід. Найбільшу екстенсивність інвазії відмічали у 2019 році – 20 %, а найменшу у 2017 році – 6,25 % від загальної кількості дослідженої тарані за звітний період. Середня екстенсивність інвазії становила  $13,4 \pm 0,21$  %.

Отже, екстенсивність інвазії у тарані із Дніпро-Бузького лимана становить  $17,4 \pm 0,53$  %.

Слід зазначити, що амплітуда інтенсивності інвазії не відзначалася суттєвими коливаннями та не досягала статистично значущих показників. За досліджень частіше знаходили не більше 1–2 личинок паразитів. Лише в однієї тарані, відібраної з акваторії лиману поблизу села Олександрівка

Білозерського району, знайдено 3 личинки еустронгілід. Проте такий випадок був одиничним за час наших досліджень (табл. 1.27).

Таблиця 1.27

Показники інвазованості тарані (*Rutilus rutilus*, Linnaeus, 1758) личинками нематоди *E. excisus* Jägerskiöld, 1909; 2016–2019 рр.;  $M \pm m$

Роки досліджень	Кількість досліджених риб, екз	Екстенсивність інвазії, % (n)	Амплітуда інтенсивності інвазії, екз.
Дніпро-Бузький лиман (поблизу села Дніпровське Очаківського району Миколаївської області)			
2016	36	13,8 (5)	1
2017	8	виявлено в 1 екз.	1
2018	38	10,5 (4)	1
2019	23	30,4 (7)	1–2
Середнє значення	105	16,1±0,29 (17)	1,25±0,12
Дніпро-Бузький лиман (мис Аджигол, Миколаївської області)			
2016	2016	2016	2016
2017	2017	2017	2017
2018	2018	2018	2018
2019	2019	2019	2019
Середнє значення	88	17,04±0,47 (15)	1,34±0,32
Дніпро-Бузький лиман (поблизу села Олександрівка Білозерського району Херсонської області)			
2016	22	22,7 (5)	1–2
2017	17	35,2 (6)	1
2018	26	23,07 (6)	1–3
2019	16	37,5 (6)	1–2
Середнє значення	81	28,3±0,39 (23)	1,37±0,67
Дніпро-Бузький лиман (поблизу села Станіслав Білозерського району Херсонської області)			
2016	11	18,1 (2)	1
2017	14	21,4 (3)	1–2
2018	27	14,8 (4)	1
2019	22	18,1 (4)	1
Середнє значення	74	17,5±0,34 (13)	1,12±0,14
Дельта річки Дніпра (поблизу села Софіївка Білозерського району Херсонської області)			
2016	17	11,7 (2)	1
2017	10	20 (2)	1
2018	24	12,5 (3)	1
2019	27	7,4 (2)	1
Середнє значення	78	11,5±0,26 (9)	1
Дельта річки Дніпра (поблизу села Рибальче Голопристанського району Херсонської області)			

Продовження Таблиці 1.27

2016	19	21,05 (4)	1
2017	13	23,07 (3)	1–2
2018	39	10,2 (4)	1
2019	16	31,2 (5)	1–2
Середнє значення	87	18,3±0,43 (16)	1,16±0,28
Дніпро-Бузький лиман (поблизу села Геройське Голопристанського району Херсонської області)			
2016	13	15,3 (2)	1
2017	16	виявлено в 1 екз.	1
2018	28	10,7 (3)	1
2019	25	20 (5)	1–2
Середнє значення	82	13,4±0,21 (11)	1,1±0,21
Середнє значення за період спостережень	595	17,4±0,53 (104)	1,31±0,73

В той же час існує тенденція до щорічного збільшення рівня інвазованості тарані личинками нематоди *E. excisus*. Так у 2016 році екстенсивність інвазії за еустронгілідозу реєструвалась на рівні 16,9 %, у 2017 році – 20,2 %, у 2018 році – 13,6 %, а у 2019 році – 21,6 %. За період досліджень, з 2016 по 2019 роки, рівень інвазованості тарані зріс на  $27,8\pm 2,08$  % (рис. 1.19).

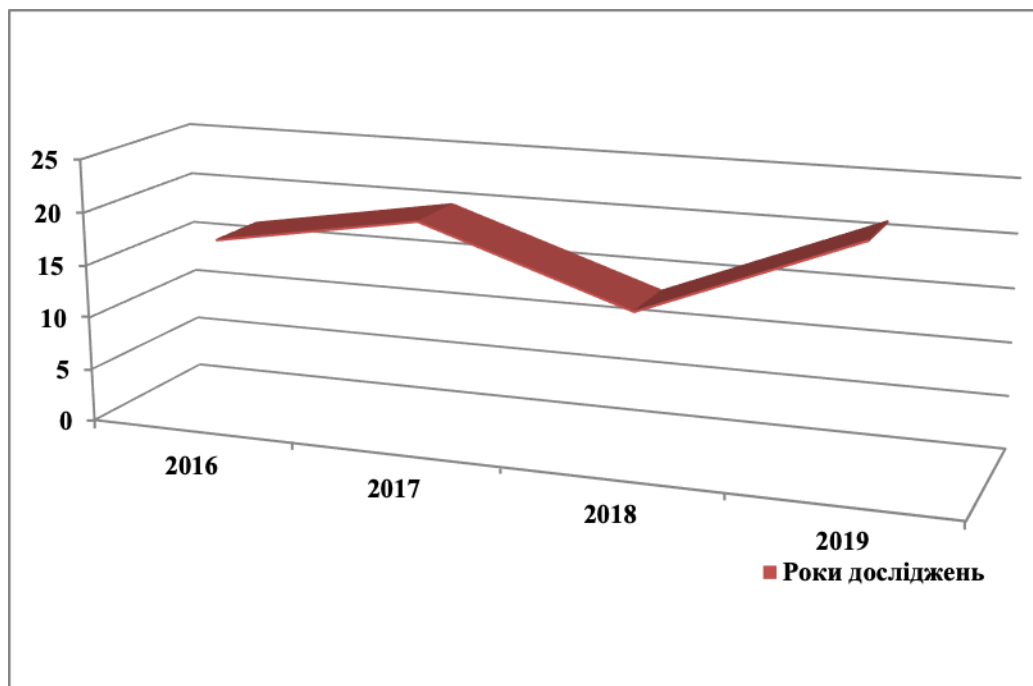


Рис. 1.19 Ступінь інвазованості тарані личинками нематоди *E. excisus* в акваторії Дніпро-Бузького лиману у період 2016–2019 років



Інвазування тарані збудником еустронгілідозу в акваторії Дніпро-Бузького лиману та дельти Дніпра підтверджує той факт, що до складу раціону цих риб входять хіроніміди та олігохети, оскільки саме ці водні безхребетні організми родини Tubificidae та Lumbriculidae, за даними ряду науковців, є проміжними хазяями нематоди *E. excisus* [431, 580].

Слід зазначити нерівномірне розподілення ступеня екстенсивності інвазії за еустронгілідозу у тарані, що була відібрана для досліджень в акваторії Дніпро-Бузького лиману. Так найбільші показники ураження тарані відмічено у ділянках акваторії поблизу сіл Олександрівка та Станіслав Білозерського району, а також поблизу села Рибальче Голопристанського району Херсонської області, порівняно із іншими ділянками відбору досліджуваних зразків.

Дніпро-Бузький лиман – це зона змішування прісних вод річок Дніпра та Південного Бугу із солоною водою Чорного моря. Такі природні умови створюють надзвичайно сприйнятливі умови для розвитку представників зообентосу (олігохети, хіроніміди, молюски). Течії несуть до акваторії лиману велику кількість органічних решток та біогенних елементів.

Окреме, й в більшості вирішальне, значення для поширення паразитів іхтіофауни мають рибоїдні птахи, які під час сезонних міграцій поширюють деяких гельмінтів далеко за ареали територій, де вони раніше не реєструвалися та формують природні вогнища інвазії.

В акваторіях Дніпро-Бузького лиману та дельти Дніпра присутня велика кількість болотистих заплавл та заростей прибережної жорсткої рослинності, відносна віддаленість від населених пунктів – створюють сприйнятливі умови для гніздування птахів-іхтіофагів – основних дефінітивних хазяїв збудника еустронгілідозу. Деякі птахи ведуть осілий спосіб життя (баклан, срібляста чайка і ін.) та постійно, упродовж року, поширюють яйця збудника у природних водоймах.

## **РОЗДІЛ 2. ЕПІЗООТОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ГЕЛЬМІНТОЗІВ ПРОМИСЛОВИХ РИБ ПРИРОДНИХ ВОДОЙМ УКРАЇНИ І СВІТУ**

Природні умови існування паразитів у біоценозі, забезпечуються певними складовими, зокрема наявністю необхідних проміжних та кінцевих (дефінітивних) хазяїв, факторів зовнішнього середовища та присутністю між ними (паразитом і хазяїном) біоценотичного зв'язку (головним чином трофічного). Всі ці складові й сприяють проникненню паразитів до тіла хазяїна. Вони можуть впливати прямо на стадії розвитку паразитів та стан самого хазяїна [147].

Важливим фактором, що впливає на склад паразитофауни, є вік хазяїна. Слід відмітити, що саме вік гідробіонтів має вирішальне значення у присутності в раціоні риб тих, чи інших організмів, які слугують їм кормом (водні рачки, дафнії, малощетинкові черви, молюски тощо) [1, 28, 111, 125, 294]. Представники зообентосу, переважно, є першими проміжними хазяями багатьох паразитозів риб. Тому молодші вікові групи риб, що споживають представників зообентосу, найчастіше інвазуються окремою категорією паразитів, які, як правило, знаходяться на проміжних стадіях свого циклу розвитку [494, 580, 601].

Риби старших вікових груп більше схильні до хижацтва, а тому їх жертвами є риби молодших вікових груп або меншого розміру, які й можуть слугувати джерелом інвазії для них. У такому ланцюзі розвитку риби-хижаки досить часто стають дефінітивними хазяями для багатьох паразитів [282]. Саме тому, ще у 1962 р. В. А. Догель сформулював правило, що із віком прісноводних риб збільшуються показники екстенсивності і інтенсивності інвазії [82].

Для морських і перехідних риб важливий вплив на стан паразитофауни мають екологічні особливості і їх розвиток. Оскільки, молодь риб, як правило, тримається окремими мікропопуляціями до досягнення ними певного віку. Тому, перезараження паразитами, які характерні для різних

вікових категорій риби, відбувається не так виражено, як у прісноводних популяцій [250, 540, 611].

За досліджень аборигенних видів риби з водойм Кенії, зокрема сардин, риби-папуг, іглиці, тунця, макрелі, було виявлено ураження їх паразитами. У цих риби виявляли трематод, цестод, нематод та ракоподібних. Дослідники відмічають, що із збільшенням віку риби ступінь її ураження пропорційно підвищується; самці, як правило, уражені більше, ніж самки [330, 473, 476, 501].

Важливу роль температурного чинника у визначенні напруги вродженого імунітету, а отже рівня сприйнятливості чи стійкості до хвороб, знаходить своє віддзеркалення в існуванні чітко вираженої сезонності епізоотії інвазійних хвороб. До того ж, слід мати на увазі, що сезонну динаміку має не лише фізіологічний стан риби, який визначає напруженість її природного імунітету, але і фізіологічний стан збудника хвороби, що визначає його чисельність [28, 607].

Аналізуючи сезонні зміни паразитофауни риби, можна дійти висновку, що таких досліджень проведено вкрай мало. В той же час дещо вивчено сезонну динаміку паразитофауни окремих риби (лящ, чехоня, судак, тарань, йорж, окунь) у верхній течії Волги, у Рибінському водосховищі. Дослідник встановив, що більшість видів мікроспоридій інтенсивно розвиваються у зимовий період року, а влітку вони майже відсутні. Цей факт пов'язаний з тим, що взимку відбувається скупчення малоактивної риби у зимувальних ямах. Тому така риба легко заражається мікроспоридіями, які інтенсивно розвиваються в цей період. У той же час максимальні показники багатьох гельмінтозів риби, особливо за дактилогірозу і диплозоозу, встановлено саме влітку [96, 97, 98]. Подібні результати досліджень були отримані М. А. Гусеновим (2011) у Девечинському лимані, що на території Азербайджану. Ним відмічено, що пік інвазії кровопаразитами (*Trypanosoma carassii*, *T. schulmani* і *Cryptobia guerneorum*) у щук припадає на зимовий період року [70]. Дослідники М. В. Рубанова і І. А. Євланов (2013) в озері

Лісне, що є ділянкою басейну Саратовського водосховища, серед популяції ротана (*Perccottus glenii*), реєстрували пік інвазії трематодами і цестодами вкінці весни та на початку літа, адже прогрівання води у цей час є найбільшим [165].

Щільність косяків риб також впливає на поширення гельмінтозів. Серед промислових риб підвищується ймовірність контакту заражених і незаражених особин [527].

Більш теплі кліматичні умови сприяють поширенню паразитарних хвороб риб. Оскільки саме за підвищених температурних режимів обмінні процеси інтенсифікуються, а ріст і розвиток паразитів у риб пришвидшується [536]. За умов підвищеної щільності існування риб та теплих температурних показників виникають сприйнятливі умови для епізоотій. Останні характеризуються високими показниками загибелі риб і представників зообентосу та швидким поширенням паразитарних хвороб у водоймах [424, 466]. Про значення температурних показників у циклі розвитку паразитичних ракоподібних – збудників лернеозу і аргульозу, відмічають окремі дослідники за вивчення паразитофауни промислових риб у водоймах Львівської області. Найвища екстенсивність і інтенсивність інвазії за лернеозу спостерігається у кінці липня, а найнижча – у вересні, оскільки самки паразитів у цей час інтенсивно відмирають. Упродовж зими та весни, до підвищення температури води, інвазованими все ж таки залишаються поодинокі риби, переважно старших вікових груп [157, 158, 217, 218].

Із сезонними та кліматичними змінами тісно пов'язані характер споживання корму і стан існування хазяїв у зовнішньому середовищі. Суттєвим моментом для паразитів є сезонні зміни активності хазяїв – їх рухливість, утворення косяків. Важливе значення має також і екологія розвитку проміжних хазяїв. Так О. І. Ріполовський (2011), вивчаючи ураження коропів метацеркаріями трематод роду *Diplostomum* у водоймах Львівської області встановив, що показники інвазії підвищуються з червня та набувають піку у вересні [160].

На ступінь інвазованості також впливають розмір риб та їх морфологічні особливості. При вивченні паразитофауни срібної атерини (*Menidia beryllina*) у проливі Mulatto Bayou та басейні Catfish (штат Флорида, США), встановлено її ураження копеподами (*Bomolochus concinnus* і *Ergasilus marticatus*). Показники екстенсивності інвазії коливались від 4,2 до 12,3 %. Як стверджують автори, ураженість паразитами залежить від температурних показників водного середовища існування атерини: чим нижче температура, тим показник інвазування менший і, навпаки. Також встановлено, що присутня позитивна кореляційна залежність від довжини риби і ступеня зараженості: чим більшою є довжина особини, тим менше вона заражена паразитами [251]. Подібні результати були отримані і R. Poulin (1999) під час дослідження паразитофауни риб у Новій Зеландії [522, 523, 524]. При вивченні паразито-хазяїнних відносин між копеподою *Lernanthropus cynoscicola* та океанічним горбилем *Cynoscion guatucupa*, дослідники J. T. Timi і A. L. Lanfranchi (2005) встановили ураженість риб з їх ростом. Так із збільшенням росту риб до середніх розмірів показники ураження найвищі, а потім вони знижуються із-за збільшення розміру зябрових пелюсток та сили току води, що пропускається через зябра під час дихання [593]. За досліджень паразитофауни річки Вичегда Архангельської області Російської Федерації, дослідники виявили моногенетичних сисунів (*Diplozoon paradoxum*, *D. scardinii*, *Paradiplozoon homoion*, *P. megan*), що паразитують на різних частинах зябер риб і залежать від віку і розміру останніх. Також розташування моногенетичних сисунів у риб залежить і від інтенсивності току води, яка проходить під час руху зябрових кришок [83, 84, 219, 255, 257, 547].

Вплив рівня інвазованості збудником лернеозу коропових риб на показники морфометрії та вгодованості вивчалися у водоймах Миколаївського району Львівської області. Дослідниками встановлено, що вихід риби з вільної від збудника лернеозу водойми був вищим на 17,98 %, а середня маса риби збільшилася на 13,75 % порівняно з контролем [157].

Риби, які здатні до значних географічних переміщень та міграцій, мають різноманітну паразитофауну порівняно з тими, для яких міграція не є характерною [334, 438, 439].

Відмічено, що паразитофауна тропічних широт представлена значною кількістю таксономічних груп, з яких переважна кількість це ектопаразити, для яких важливою передумовою паразитування є розмір хазяїна, а також філогенетична належність риб та географічний ареал їх поширення [540, 556, 557, 568]. В той же час існує твердження, що філогенез риб (хазяїна) взагалі не впливає або має незначний вплив на рівень інвазованості паразитами [216, 461]. На нашу думку, з цим важко погодитися, оскільки не приймаючи факт впливу філогенезу хазяїна на показники його інвазованості, слід нівелювати поняття «коеволюції», яка виникла у процесі становлення та формування паразито-хазяїнних відносин, а також на основі чого відбувалися пристосування та адаптації паразита до хазяїна і, навпаки. Так за твердженням В. І. Трухачьова і ін. (2005) зв'язок між специфічністю і філогенезом має на увазі те, що, коли паразит є моноспецифічним, то його інші хазяї, які є близькими за таксономічною спорідненістю, ведуть схожий спосіб існування та надають йому схожі умови [186].

За дослідження S. Morand і ін. (2000) паразитофауни риб-метеликів у акваторіях Нової Каледонії, прямого корелятивного зв'язку між рівнем інвазованості та розміром хазяїна не встановлено [471]. В той же час за дослідження кларієвих сомів (*Clarias gariepinus*), інвазованих личинками нематод *Contracaecum* sp. в озерах Зімбабве, автор засвідчує, що розмір хазяїна не впливає на ступінь поширення інвазії. Дослідник пов'язує із тим, що кларієві соми не поїдаються, як корм, рибоїдними птахами. Тому, із-за таких особливостей у циклі розвитку збудника, значного поширення інвазії не спостерігається. Також сезонних коливань ступеня інвазованості риб не відмічається. Ймовірно, це пов'язано із відносно сталим температурним режимом навколишнього середовища [240].

Деякі автори вважають, що різноманітність паразитофауни риб залежить і від діапазону їх глибини занурення [272, 439].

Стать риб також впливає на рівень інвазованості. Valtonen E. T. і Crompton D. W. T. (1990), досліджуючи камбалу (*Platichthys flesus*) в акваторії Балтійського моря (Фінляндія), виявили, що самці заражаються скребликами значно частіше, ніж самки [600]. В африканській тетри (*Hydrocynus forskahli*) і тиліпії (*Tilapia zillii*) з кенійського озера Туркана (Африка) виявлено зараження личинками нематоди *Contracaecum* sp. Слід відмітити, що у самок цих риб личинок паразитів знаходили значно частіше, ніж у самців. Автор досліджень пов'язує це явище із різними типами корму у самок і самців риб [501]. Kennedy C. R. (1996), за визначення інвазованості збудником акантоцефальозу – *Pomphorhynchus laevis* прісноводних риб з річки Ейвон (Англія), зокрема в'язя (*Leuciscus leuciscus*) і харіуса (*Thymallus thymallus*) виявив, що самки старших вікових груп заражаються цим паразитом частіше, ніж самці того ж віку. Проте дослідник це пов'язує з кормом самок і самців риб [393]. На думку M. Zuk і K. McKean (1996), такі явища асоційовані з рівнем тестостерону в організмі риб та віковими змінами імунної системи. На рівень екстенсивності і інтенсивності інвазії впливають також: розмір риби (хазяїна), вік, сезон року та тип годівлі (раціону) [629]. За дослідження впливу біотичних факторів та стану імунної системи у короїв, відібраних з промислових водойм Західної Померанії Чеської республіки, встановлено, що сезонність, а відповідно і зміни температурних показників, безпосередньо впливають на стан опірності імунної системи риб, зокрема проти паразитів. Доведено, що рівень 11-кетотестостерону напряду впливає на ступінь інвазованості короїв збудниками дактилогірозу і гіродактильозу. Так зазначений статевий гормон має імуносупресивну дію, зокрема впливає на рівень антитілоутворення та активність імуноглобулінів. Самці риб мали вищий показник екстенсивності інвазії моногеніями, ніж самки [543].

Кеннеді К. Р. (1981), за дослідження складу паразитофауни форелі (*Salmo trutta*) з десяти різних озер Великобританії, намагався зв'язати його з

певними фізико-хімічними особливостями водойм. Дослідник відмічає, що комбінація індивідуальних місцевих факторів та фізико-хімічні особливості, які змінюються в різних озерах, мають найбільший вплив на склад паразитофауни риб. Проте вірогідна кореляція була виявлена лише між розмірами та глибиною озер, з одного боку і, кількістю паразитів в однієї риби – з іншого боку [110].

Поширення паразитарних хвороб відбувається також і за допомоги малоцінних і сміттєвих видів риб, які здійснюють значні міграції та є переносниками великої кількості патогенних збудників. Однією із таких риб є європейський гірчак (*Rhodeus amarus*). Під час дослідження цієї риби з вод Дунаю та Ельби, що розташовані на території Болгарії, Словацької та Чеської Республік, басейну Рони у Франції та річки Вісла у Польщі, встановлено її переносником 41 виду паразитів. Так європейський гірчак є досить інвазованим метацеркаріями трематоди *Metorchis xanthosomus*. Цей вид паразитів досить небезпечний для здоров'я людини, а тому має епідеміологічне значення [305, 306, 307].

Причиною поширення паразитарних хвороб серед аборигенних риб є інтродукція видів риб, що нехарактерні для окремих територій, а досить часто вважаються заразними для інших аборигенних хазяїв [132, 294, 318]. Sheath D. J. і ін. (2015) досліджували інтродуковані види риб з Уельсу та їх значення в поширенні паразитів, яких раніше не реєстрували серед представників аборигенної аквакультури. Дослідники встановили, що сонячний окунь (*Lepomis gibbosus*), амурський чебачок (*Pseudorasbora parva*), верховка (*Leucaspis delineatus*) і чорний сомик (*Ameiurus melas*), сприяли появі більше 100 нових видів паразитів, які раніше не реєструвалися у цих водоймах [563]. Про значення риб-вселенців у поширенні збудників паразитарних хвороб у водоймах України зазначав О. М. Давидов і ін. (2011а, 2011б). Риби, що не є аборигенами для українських водойм, але були штучно або випадково інтродуковані (карась срібний, ротан-головешка, амурський чебачок), занесли із собою ряд паразитарних хвороб, які не реєструвалися в



Україні. Слід відмітити, що лише ці 4 види риб занесли у водойми 62 таксони паразитів, які належать до 7 типів, серед них є небезпечні для здоров'я людини, зокрема *Metagonimus* (родина Heterophyidae) [76, 78].

Таким чином, на склад та поширення популяції, як паразита так і хазяїна, впливає велика кількість різноманітних факторів абіотичної та біотичної природи. У зв'язку із відчутними кліматичними змінами у світі питання епізоотології паразитарних хвороб риб потребує додаткового вивчення та контролю, оскільки ареали поширення патогенних збудників гідробіонтів постійно змінюються.

### **Епізоотологічні дані гельмінтозів промислових риб природних водойм півдня України**

За даними ветеринарної звітності, отриманої від державних регіональних лабораторій Держпродспоживслужби південного регіону України, за останні п'ять років виявлено інвазування промислових видів риб збудниками гельмінтозів. Зокрема, встановлено поширення моногенетичних та дигенетичних сисунів серед представників іхтіофауни Дніпро-Бузького лиману та прибережної частини Чорного моря півдня України. Виявлено трематод – збудників диплостомозу, постодиплостомозу, параценогоніозу, нематод – збудників кукулянозу, а також збудників крустаціозів – ергазильозу і ін. Слід відмітити, що показники екстенсивності та інтенсивності інвазії за гельмінтозів промислових риб щороку збільшуються. Особливо ця тенденція щодо збільшення показників ураження риб природних водойм півдня України стосується біогельмінтів. У той же час значного поширення набувають гельмінтози, збудники яких здатні уражати велику кількість як проміжних, так і дефінітивних хазяїв – тобто виражене явище полігостальності: диплостомоз, криптокотильоз і еустронгілідоз.

Оскільки природні водойми півдня України знаходяться в умовах помірно-континентального клімату, то дія сезонних чинників та температурних показників, у більшості, є вирішальним фактором, що

безпосередньо впливає на щорічні коливання показників інвазування представників іхтіофауни. Так пікові показники дактилогірозу було встановлено в холодну пору року, по закінченню вегетативного періоду риб, тобто, коли температура води знижувалася нижче 12 °С. Проте ураження збудниками криптокотильозу і еустронгілідозу набувало своїх максимальних значень у риб лише в теплу пору року. Відмічено, що переважна більшість гельмінтозів промислових риб реєструється в теплі місяці року.

Важливим фактором, що безпосередньо впливає на поширення гельмінтозів риб, є стан водного середовища: показники гідробіологічного та гідрохімічного режимів. Незадовільні показники води є додатковим стрес-фактором для риб, що іноді можуть істотно впливати на поширення гельмінтозів риб. У зв'язку із значним забрудненням біогенними елементами та кліматичними змінами (підвищення середньорічної температури) в останні роки, упродовж теплого сезону, кілька разів було зареєстровано заморні явища гідробіонтів. Ці явища загибелі гідробіонтів досить часто пов'язані із так званим «цвітінням» води, що викликане бурхливим розвитком синьо-зелених водоростей, які, споживаючи розчинний у воді кисень, негативно впливають на стан іхтіофауни водойми, викликаючи гіпоксемію, гостру гіпоксію та масову загибель риб. Такі стресові умови негативно впливають і на опірність організму риби щодо гельмінтозів. Так після реєстрації незадовільних гідрохімічних режимів відзначали підвищення рівня інвазованості у досліджуваних риб, особливо в акваторії Дніпро-Бузького лиману. Проте в умовах підвищеного біогенного навантаження на водойми значно збільшуються популяції молюсків та водних червів – основних проміжних хазяїв більшості гельмінтозів риб Дніпро-Бузького лиману та акваторії Чорного моря.

Велике значення у поширенні паразитозів промислових риб та формуванні стаціонарних вогнищ інвазії відіграють перелітні та осілі рибоїдні птахи. Так за рахунок сформованих болотистих місцин і заплавл дельти Дніпра та основи Кінбурнської і Тендровської кіс, утворений

Чорноморський біосферний заповідник, де відбувається гніздування колоній птахів – основних переносників збудників гельмінтозів серед акваторій природних водойм півдня України.

Отже, встановлено ураження промислових риб півдня України збудниками гельмінтозів. Найбільше поширення мають ті паразити риб, які є біогельмінтами. Ряд біотичних та абіотичних факторів мають безпосередній вплив на епізоотичне благополуччя представників іхтіофауни Дніпро-Бузького лиману та Чорного моря.

### **Сезонна динаміка інвазованості *Cryptocotyle Lühe, 1899* (Trematoda: Heterophyidae) риб родини *Gobiidae* в лиманних водах та акваторії Чорного моря півдня України**

За результатами досліджень у бичка-мартовика (*Mesogobius batrachocephalus*) встановлено сезонну динаміку інвазованості збудником криптокотильозу. Так найбільші показники екстенсивності інвазії (ЕІ) спостерігалися восени та взимку. Восени показники ЕІ становили 28,5 %, а взимку – 16,6 %. Інтенсивність інвазії (ІІ) у бичків була найбільшою влітку та восени і коливалася в діапазоні 18–78 та 21–89 екз. відповідно. Показники ЕІ навесні були найменшими упродовж усього року спостережень і становили 7,14 %. Інтенсивність інвазії весною становила 54 метацеркарії. Така ситуація виникла, оскільки у вказаний період року була можливість дослідити лише одну рибину. Влітку ЕІ за криптокотильозу становила  $11,1 \pm 0,89$  %, а ІІ була на рівні 89 метацеркаріїв (виявлено в одній рибині за іхтіопатологічного дослідження).

Найбільші показники інвазування бичка-кругляка (*Neogobius melanostomus*) відзначалися восени: ЕІ становила  $72,7 \pm 1,12$  %, амплітуда ІІ – 93–211 метацеркаріїв трематод. Навесні ЕІ характеризувалася, як найменша упродовж року та становила  $44,4 \pm 1,54$  % (табл. 2.28).

Таблиця 2.28

Сезонна динаміка інвазованості бичкових риб метацеркаріями трематоди родини Heterophyidae в акваторії лиманних вод та Чорного моря півдня України (n=572); M±m

Сезон року	Вид риб								
	<i>Mesogobius batrachocephalus</i>			<i>Neogobius melanostomus</i>			<i>Neogobius fluviatialis</i>		
	n	EI (%)	II (екз.)	n	EI (%)	II (екз.)	n	EI (%)	II (екз.)
Весна	14	7,14 (1)	54	9	44,4±1,54	56–174	71	26,7±0,74	9–33
Літо	18	11,1±0,87	18–78	7	57,1±1,78	41–115	208	20,1±1,52	21–82
Осінь	21	28,5±1,81	21–89	22	72,7±1,12	93–211	133	48,1±1,08	23–124
Зима	6	16,6 (1)	13	11	45,4±1,10	67–141	52	30,7±1,36	37–74

Проте II порівняно з іншими сезонами, була високою, на рівні 56–174 метацеркарії трематоди родини Heterophyidae. Влітку показники інвазії, порівняно з весною, збільшувалися. Так EI влітку становила 57,1±1,78 %, а II – 41–115 личинок трематод. Показники II у бичка-кругляка були найнижчими за криптокотильозу саме влітку. Взимку кількість заражених риб зменшувалась до 45,4±1,10 % порівняно з попереднім сезоном року. Так само знижувалися і показники амплітуди II і становили 67–141 личинок паразитів.

Ступінь зараження криптокотильосами бичка-пісочника (*Neogobius fluviatialis*) набувала найбільших показників восени. Так EI становила 48,1±1,08 %, за середньої амплітуди II – 23–124 личинки паразита. Найменша EI за криптокотильозу у бичка-пісочника була влітку. Показники інвазованості влітку становили 20,1±1,52 % від загальної кількості досліджуваних риб. Показники II влітку були в діапазоні мінімальних та максимальних – 21–82 метацеркаріїв. Весною відзначали EI на рівні 26,7±0,74 %, а показники II були найнижчими із усіх досліджуваних сезонів року – 9–33 паразита. Взимку рівень інвазії йшов на спад порівняно із осіннім сезоном. Так EI взимку досягала 30,7±1,36 %, а показники II були на рівні 37–74 метацеркаріїв трематоди родини Heterophyidae.

Найбільше уражених бичків досліджуваних видів зареєстровано саме восени. В той же час ступінь зараженості бичкових риб збудником

криптокотильозу упродовж року відносно рівномірно розподілена та немає значних коливань показників (табл. 2.28). Це значить, що незалежно від сезону року, повної елімінації збудника із організму проміжного хазяїна – бичкових риб, не відбувається. Необхідно відмітити, що ступінь інвазованості гідробіонтів надзвичайно залежить від біологічних особливостей власне бичків: тип живлення та середовище існування, період нересту, поведінкові характеристики під час розмноження, наявності чи відсутності великих скупчень дефінітивних хазяїв – рибоїдних птахів.

Бички *N. melanostomus* та *N. fluviatialis* є типовими молюскофагами, які живляться в основному молюсками – *Mytilaster lineatus* та *Syndesmia ovata*, а також молюсками роду *Cardiidae*. Рідше основою раціону можуть бути і молюски – *Hydrobia ulvae*, які є першими проміжними хазяями для криптокотильосів. Бичок *N. fluviatialis* також збагачує свій раціон і ракоподібними, що відповідним чином відображається на різноманітті його паразитофауни. Поїдаючи молюсків, бички частіше інвазуються збудниками паразитарних хвороб. Для церкаріїв трематоди родини *Heterophyidae* є характерним наявність позитивного фото- та геотаксису. Бичкові риби є переважно донними чи придонними рибами, що додатково сприяє інвазуванню останніх. Зазначені види бичків надають перевагу прибережній місцевості, піщаним мілинам, іноді, з м'яким мулистим або кам'янистим дном [141].

Бичок-кругляк та бичок-пісочник є достатньо рухливими видами риб, що в пошуках кормової бази здійснюють незначні кормові та сезонні міграції, в межах певних ділянок лиманних та морських акваторій. Їхній стиль існування сприяє зараженню збудниками криптокотильозу, оскільки вони є переважно донними рибами. Під час пошуку молюсків інтенсивно заражаються церкаріями трематоди роду *Heterophyidae*, рух яких направлений до поверхні дна.

Бичок *M. batrachosephalus* є типовим хижаком, який переважно полює на інші види риб: чорноморську кильку, хамсу, атерину, тюльку, тощо. Роль

бентосу в раціоні цих бичків незначна, а тому і рівень інвазованості у них є найнижчим з усіх досліджуваних нами риб родини Gobiidae. Бичок-мартовик, як хижак, що полює із засідки, є менш рухливим видом, а тому ймовірність інвазуватися церкаріями трематоди є меншою.

Активність поїдання кормів у бичків зростає із початком вегетативного періоду гідробіонтів, тобто навесні. Саме у весняно-літній період року настає у них нерест. Досить важливо відзначати, що самки бичків лише відкладають ікру, а будова та охорона гнізда до моменту викльову личинок, покладається на самця. За час догляду за гніздом самці бички досить мало та недостатньо споживають корм, рухаючись в невеликому периметрі акваторії водойми та надзвичайно виснажуються [141]. Виснаження та обмежене споживання корму, зниження резистентності і опірності їх організму є додатковим фактором, що сприяє різноманіттю паразитофауни останніх. Саме тому, показники EI у самців бичків збільшуються на 25,3 % порівняно із самками. Велика кількість ослаблених самців бичків за високих показників інвазованості, незадовільної вгодованості та невідповідностей гідрохімічного режиму, гине по закінченню нерестового періоду, або незабаром після нього. За цієї причини, на нашу думку, відбуваються літні коливання показників інвазованості.

Дефінітивні хазяї цих паразитів також мають велике значення як у поширенні збудника, так і підтриманні постійних вогнищ інвазії на певних ділянках акваторій Дніпро-Бузького лиману та Чорного моря. Сміттезвалища поблизу великих міст: Миколаєва, Одеси, Южного та Чорноморська – сприяють створенню осілих колоній рибоїдних птахів, переважно чайкових, які цілорічно підтримують на одних і тих же територіях водойм невеликі осередки інвазії. Цьому сприяють обмежені та недовготривалі міграції бичкових риб. Лише бичок-мартовик після нересту переходить до більш глибоководного способу життя, що певною мірою обмежує інтенсивність зараження метацеркаріями криптокотилюсів.

Значний антропогенний вплив, який полягає в органічному забрудненні водойм, у кінцевому результаті, створює більш комфортні умови для першого проміжного хазяїна, збудника криптокотильозу – молюсків, що в подальшому лише поглиблює проблему поширення небезпечної хвороби. Зміна міграційних шляхів перелітних птахів або і відмова від міграцій, а також затримка їх на місцях відпочинку та масової годівлі із-за довготривалих, відносно теплих погодних умов в осінньо-зимовий період, є фактором, що призводить до пікових показників екстенсивності інвазії у бичкових риб за криптокотильозу, саме восени.

Колонії птахів, як правило, мають чіткі локалітети, що обумовлені відповідними умовами існування: наявність кормової бази, певна віддаленість від населених пунктів, наявність жорсткої водної рослинності та чагарників, мілинні піщані намиви – створюють комфортні умови для гніздування та виведення потомства. За такого скупчення кінцевих хазяїв разом з послідом у воду потрапляють і яйця криптокотильосів, що інвазують перших проміжних хазяїв – молюсків. Так формуються локальні осередки інвазії. Локальності також сприяє той факт, що молюски, зокрема й *Hydrobia ulvae* є не надто рухливими організмами. Вони скупчуються в місцях, що багаті на органічні рештки та мілководді, яке добре прогрівається.

Тому, ліквідація та профілактика гельмінтозоозів, у тому числі і, криптокотильозу, повинна ґрунтуватися на періодичному аналізі та вивченні їх поширення на певних локалітетах акваторій, а також визначенні причин, які сприяють цьому процесу. Вивчення біологічних особливостей збудника, зокрема, сезонної динаміки інвазування бичків, дозволяють більш глибоко зрозуміти вплив ряду факторів на процеси інтенсивності зараження. Отримані наукові дані можуть слугувати фундаментальною та науково обґрунтованою основою для розробки спеціальних заходів для профілактики зараження людини збудником криптокотильозу та недопущення подальшого поширення інвазії в басейнах природних водойм півдня України.

## Сезонна динаміка зараження хижих риб личинками *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatidae) у Дніпро-Бузькому лимані та дельті Дніпра

Досліджуючи сезонну динаміку еустронгілідозу хижих риб упродовж року, реєстрували два піки підвищення інвазії – навесні та восени. Проте відмічали, що максимальні показники екстенсивності (ЕІ) та інтенсивності (ІІ) інвазії, частіше спостерігаються навесні. Найбільшу кількість заражених риб виявляли серед окуня, екстенсивність інвазії становила  $95,4 \pm 1,12$  %. У судака і щуки ЕІ становила  $81,8 \pm 1,41$  і  $80,4 \pm 1,44$  % відповідно (табл. 2.29).

Таблиця 2.29

Сезонна динаміка інвазованості хижих риб *E. excisus* в акваторії Дніпро-Бузького лиману та дельти Дніпра (n=346);  $M \pm m$

Сезон року	Вид риб								
	<i>P. fluviatilis</i>			<i>S. lucioperca</i>			<i>E. lucius</i>		
	n	ЕІ (%)	ІІ (екз.)	n	ЕІ (%)	ІІ (екз.)	n	ЕІ (%)	ІІ (екз.)
Весна	87	$95,4 \pm 1,12$	1–14	22	$81,8 \pm 1,41$	1–9	41	$80,4 \pm 1,44$	1–13
Літо	11	$72,7 \pm 1,62$	1–4	12	$41,6 \pm 0,96$	1–3	9	$55,5 \pm 1,51$	1–7
Осінь	33	$75,7 \pm 1,56$	1–8	26	$57,6 \pm 1,33$	1–3	52	$51,9 \pm 1,24$	1–4
Зима	24	$66,6 \pm 1,03$	1–2	14	$35,7 \pm 1,18$	1–5	15	$26,6 \pm 1,68$	1–6

Влітку загальна кількість інвазованих риб була меншою, але екстенсивність інвазії найвищими показниками відзначалася в окуня –  $72,7 \pm 1,62$  %. У судака і щуки ЕІ була  $41,6 \pm 0,96$  і  $55,5 \pm 1,51$  % відповідно. Восени екстенсивність інвазії в окуня становила  $75,7 \pm 1,57$  %, судака –  $57,6 \pm 1,33$  % і щуки –  $51,9 \pm 1,24$  %. Найнижчі показники зараження хижих риб відмічалися взимку порівняно з іншими сезонами року. Екстенсивність інвазії за еустронгілідозу становила в окуня  $66,6 \pm 1,03$  %, судака –  $35,7 \pm 1,18$  %, щуки –  $26,6 \pm 1,68$  %.

Найбільш ураженим був окунь, екстенсивність інвазії становила 85,1 %. Менш ураженими були судак і щука, екстенсивність інвазії виявилася майже однаковою – 58,1 і 58,9 % відповідно. Поширення личинок нематоди *E. excisus* серед хижих риб було значним у досліджуваних водоймах, ЕІ



становила  $72,4 \pm 0,38$  %. Інтенсивність інвазії відзначалася найвищими показниками в окуня та коливалася від 1 до 14 личинок нематод в 1 екз. Найнижчі показники інтенсивності інвазії були у судака і становили 1–9 екз.

Так Н. Йосипова (2013) відмічає, що пік еустронгідозу хижих риб у районі Запорізького водосховища припадає на весну [91]. У Кучурганському водосховищі, що у Республіці Молдова, встановлено ураження хижих видів риб нематодою *E. excisus* на 90–100 %. Зараження збудником еустронгідозу, як відмічає автор досліджень, реєструвалося упродовж всього року, але пік інвазії спостерігався саме навесні [142]. Слід відмітити, що в озері Sığirci, Туреччина, пік інвазії в окуня (*P. fluviatilis*) припадає на осінь [576]. Південнокаспійський осетер (*Acipenser persicus*), що виловлений в акваторії Каспійського моря, яка територіально належить Ірану, також значно уражений личинками нематоди *E. excisus*. Автор досліджень зазначає, що показники цієї інвазії є максимальними восени [489].

Ймовірно, це пов'язано з особливостями біології нематоди *E. excisus*. Зараження риби відбувається упродовж всього року, оскільки розвиток *E. excisus* в олігохетах, з моменту потрапляння в їх організм яйця з інвазійною личинкою, до утворення личинки, здатної заразити другого проміжного хазяїна, триває 5–5,5 місяців. Територіальні води Каспійського моря та природних водойм Туреччини географічно значно південніше за водойми України, тому і температурні показники навколишнього середовища є вищими, а ніж в умовах Дніпро-Бузького лиману та дельти Дніпра. Cole R. (2013) зазначає, що температурні показники безпосередньо впливають на швидкість дозрівання яєць та ступінь поширення інвазії в умовах навколишнього середовища [293]. Тому можна припустити, що особливості біології розвитку та швидкість досягнення нематодою *E. excisus* інвазійної стадії залежить від температурних показників водного середовища, яке в різних географічних локаціях є неоднаковим.

Вочевидь, коливання рівня зараженості варіюють з динамікою сезонного споживання корму рибою, зокрема і, водних олігохет. Важливим аспектом є також період розвитку личинок в організмі гідробіонтів.

За результатами досліджень, можна зробити висновок, що олігохети в раціоні окуня представлені більше, ніж в інших досліджуваних видів риб. Відповідно, в раціоні щуки та судака кількість олігохет в раціоні є меншою. Оскільки, окунь характеризується всеїдністю, то така форма окуня як «трав'яний», повільно росте і живиться переважно безхребетними організмами, у тому числі і, водними олігохетами.

В акваторіях Дніпро-Бузького лиману та дельти Дніпра присутня велика кількість болотистих заплав та заростей прибережної жорсткої рослинності, відносна віддаленість їх від населених пунктів, це й створює сприятливі умови для гніздування птахів-іхтіофагів – основних дефінітивних хазяїв гельмінта. Деякі птахи ведуть осілий спосіб життя (баклан, срібляста чайка) та постійно упродовж року поширюють яйця збудника у природних водоймах.

В зв'язку з цим заходи боротьби з паразитарними збудниками і хворобами, які вони спричинюють у риб, повинні ґрунтуватися на постійному моніторингу гельмінтофауни, шляхів інвазування з урахуванням біотичних та абіотичних екологічних факторів, що пов'язують проміжного (водних олігохет і риб) та кінцевого (рибоїдні птахи, людина) хазяїв. Також досить необхідна розробка ефективних спеціальних заходів для недопущення подальшого поширення гельмінтозів іхтіофауни у природних водоймах України.

**Сезонна динаміка зараження тарані (*Rutilus rutilus*, Linnaeus 1758) личинками *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatidae) у Дніпро-Бузькому лимані та дельті Дніпра**

За час досліджень з вивчення сезонної динаміки та поширення еустронгілідозу у тарані відбір зразків здійснювали в різні сезони року (навесні, влітку, восени та зимою).

Було відмічено, що з 2016 по 2019 роки, статистично вірогідних відмінностей в залежності від сезону року, не зареєстровано.

Тому, аналізувати показники в розрізі кожного року окремо, недоцільно. Проте було відзначено, що найбільше інвазованих риб виявлялося навесні. Так екстенсивність інвазії весною становила  $20,1 \pm 1,41$  %. Літом відмічалось зниження рівня ураженості тарані збудником еустронгілідозу –  $12,8 \pm 1,08$  %. Осінній сезон року характеризувався незначним підвищенням кількості ураженої тарані до  $18,3 \pm 0,98$  %, але взимку рівень ураження знову знижувався до  $15,1 \pm 1,13$  % (табл. 2.30).

Таблиця 2.30

Сезонна динаміка інвазованості тарані *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) личинками нематоли *Eustrongylides excisus* в акваторії Дніпро-Бузького лиману, 2016–2019 рр.;  $M \pm m$

Сезон року	Кількість досліджених риб, екз.	Екстенсивність інвазії, (EI), % / (n)	Амплітуда інтенсивності інвазії, (II), екз.
Весна	n=208	$20,1 \pm 1,41$ (42)	1–2
Літо	n=101	$12,8 \pm 1,08$ (13)	1–2
Осінь	n=174	$18,3 \pm 0,98$ (32)	1–3
Зима	n=112	$15,1 \pm 1,13$ (17)	1–2

Показники амплітуди інтенсивності інвазії також не мали статистично істотних значень.

Відповідно до рис. 2.20 можна відмітити пікові спади та підйоми екстенсивності інвазії у тарані за ураження личинками нематоли родини Dioctophymatidae в залежності від сезону року.

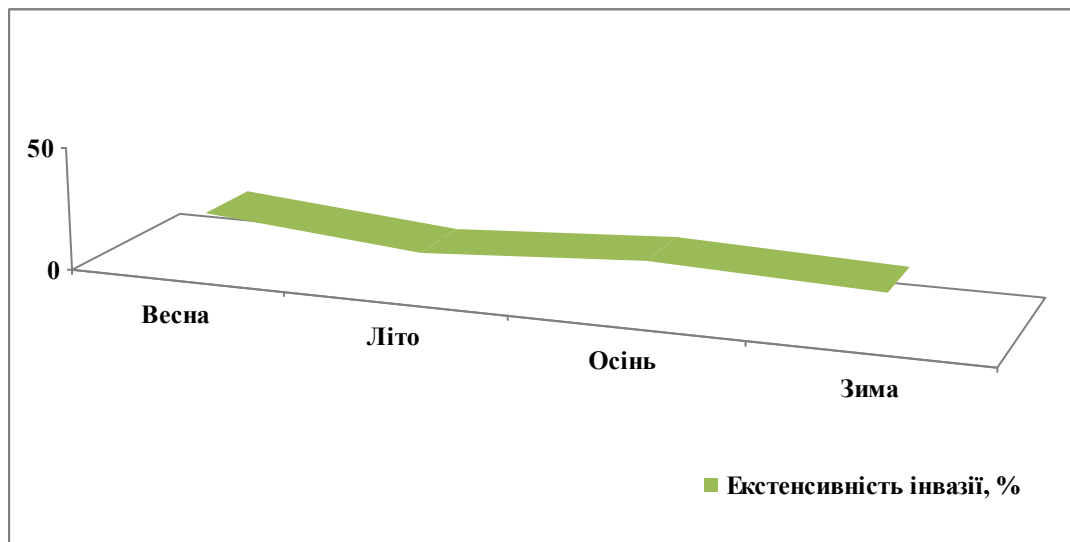


Рис. 2.20 Сезонна динаміка інвазованості тарані личинками нематоди *E. excisus* в акваторії Дніпро-Бузького лиману

Отже, поширення еустронгілідозу та рівень ураженості тарані має тенденцію до збільшення щороку. Збудник еустронгілідозу інвазує значну кількість видів гідробіонтів, птахів, ссавців і, зокрема людину. Цей факт свідчить про значну «біологічну гнучкість» та полігостальність самого збудника.

### **Вікова динаміка зараження бичкових риб трематодами роду *Cryptocotyle* Lühe, 1899 (Trematoda: Heterophyidae) в лиманних водах та акваторії Чорного моря півдня України**

За результатами досліджень криптокотильоз був зареєстрований у бичкових риб. Екстенсивність інвазії у бичка-мартовика *Mesogobius batrachocephalus* вікової категорії 0+–1+ становила  $25 \pm 1,22$  %, індекс рясності – 10,46 екз. Кількість уражених бичків у групі категорії 2+–3+ зменшувалась порівняно із попередньою групою та становила  $18,1 \pm 1,14$  %. Індекс рясності, серед риб родини Gobiidae цього віку, також зменшився – 9,88 екз. Кількість бичків-мартовиків, що були уражені метацеркаріями криптокотильосів віком 4+–5+, відзначалися тенденцією до збільшення показників зараження –  $33,3 \pm 1,48$  % (табл. 2.31).

Таблиця 2.31

Показники інвазування бичка-мартовика *Mesogobius batrachocephalus* личинками трематод родини Heterophyidae в залежності від віку;  $M \pm m$

Вікова категорія	EI, %	IP, екз.
0+–1+	25±1,22	10,46
2+–3+	18,1±1,14	9,88
4+–5+	33,3±1,48	13,5
6+–7+	46,6±1,37	24,08

Індекс рясності у вказаній групі був на рівні 24,08 екз. Аналізуючи показники екстенсивності інвазії у бичків *Mesogobius batrachocephalus* відмічали, що найбільш зараженою групою риб була вікова категорія 6+–7+ – 46,6±1,37 %, індекс рясності становив 24,08 екз.

Бичок-кругляк *Neogobius melanostomus* вікової категорії 0+–1+ заражений збудником криптокотильозу, EI становила 61,5±1,19 %; індекс рясності був у межах 37,5 екз. (табл. 2.32).

Таблиця 2.32

Показники інвазування бичка-кругляка *Neogobius melanostomus* личинками трематод родини Heterophyidae в залежності від віку;  $M \pm m$

Вікова категорія	EI, %	IP, екз
0+ – 1+	61,5±1,19	35,7
2+ – 3+	50±0,38	28,8
4+ – 5+	72,2±1,28	34,25
6+ – 7+	100±0,12	29

У риб вікової категорії 2+–3+, відзначали незначне зменшення показників екстенсивності інвазії – 50±0,38 %, індекс рясності становив 28,8 екз. Збільшенням показників екстенсивності інвазії (72,2±1,28 %) порівняно із попередньою дослідною групою риб, характеризувалася вікова категорія бичка-кругляка 4+–5+, індекс рясності становив 34,25 екз. Максимальні показники екстенсивності інвазії (100±0,12 %) відмічалися серед бичків цього виду вікової категорії 6+–7+, індекс рясності дещо зменшився і становив 29 екз.

Кількість уражених бичків-пісочників *Neogobius fluviatialis* вікової категорії 0+–1+ була найменшою серед всіх дослідних категорій, EI становила  $31,2 \pm 1,16$  %. Індекс рясності відмічався на рівні 10,96 екз. Вікова категорія бичків 2+–3+ характеризувалася незначним підвищенням EI –  $35,1 \pm 1,32$  %. Індекс рясності також підвищувався порівняно із молодшою віковою групою риб та становив 12,26 екз. Цей показник був найбільшим серед усіх вікових категорій бичків. Екстенсивність інвазії у бичків-пісочників вікової категорії 4+–5+ також збільшувалася порівняно із попередньою групою і становила  $47,6 \pm 1,17$  %, індекс рясності дещо зменшився – 10,35 екз. Найстарша вікова категорія досліджуваних риб 6+–7+ характеризувалася найбільшими показниками екстенсивності інвазії –  $54,3 \pm 1,69$  %. Індекс рясності у цієї вікової категорії був у межах 10,58 екз. (табл. 2.33).

Таблиця 2.33

Показники інвазування бичка-пісочника *Neogobius fluviatialis* личинками трематод родини Heterophyidae в залежності від віку;  $M \pm m$

Вікова категорія	EI, %	IP, екз.
0+–1+	$31,2 \pm 1,16$	10,96
2+–3+	$35,1 \pm 1,32$	12,26
4+–5+	$47,6 \pm 1,17$	10,35
6+–7+	$54,3 \pm 1,69$	10,58

Отже, найбільш інвазованим був бичок-мартовик вікової категорії 6+–7+, екстенсивність інвазії становила  $46,6 \pm 1,37$  %. Найменш інвазованим був бичок-мартовик віком 2+–3+ –  $18,1 \pm 1,14$  % (рис. 2.21).

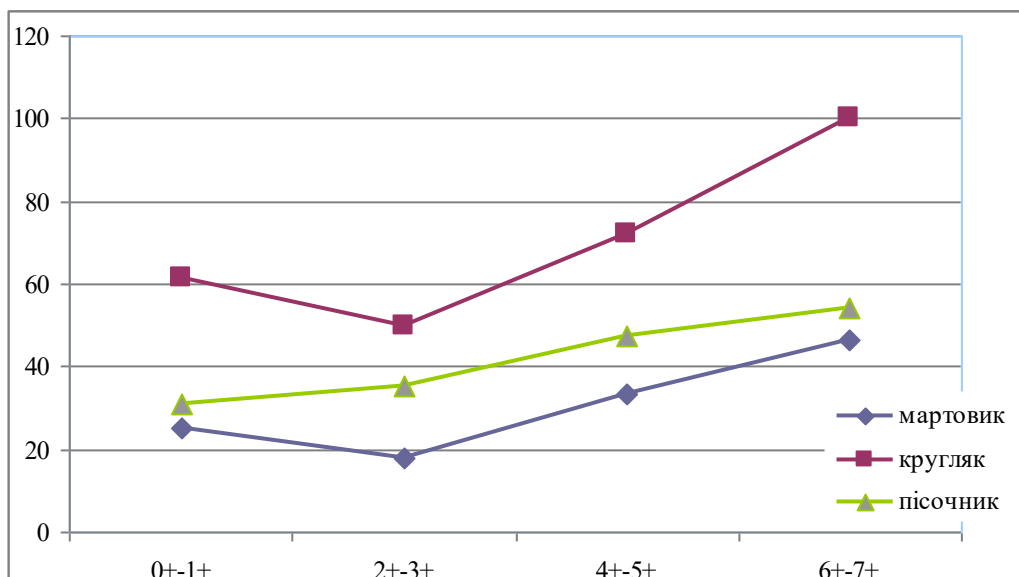


Рис. 2.21 Показники екстенсивності інвазії за криптокотильозу у бичкових видів риби різних вікових груп

Бичок-кругляк вікової категорії 6+-7+ відзначався максимальними показниками інвазування –  $100 \pm 0,12$  %, а вікової категорії 2+-3+ мінімальними –  $50 \pm 0,38$  %. У бичків-пісочників вікової категорії 6+-7+ були найвищі показники екстенсивності інвазії –  $54,3 \pm 1,69$  %, найнижчі у вікової категорії 0+-1+ –  $31,2 \pm 1,16$  %.

Значення індексу рясності у бичка-мартовика набувало найбільших показників у вікової категорії 6+-7+ та становило 24,08 метацеркаріїв трематод родини Heterophyidae, а найменші показники реєструвалися у 2+-3+ – 9,88 екз. У бичка-пісочника вікової категорії 0+-1+ індекс рясності набував найвищого значення та становив 35,7 екз. Найнижчими показниками індексу рясності відзначався бичок-кругляк вікової категорії 2+-3+ – 28,8 метацеркаріїв трематод (рис. 2.22).

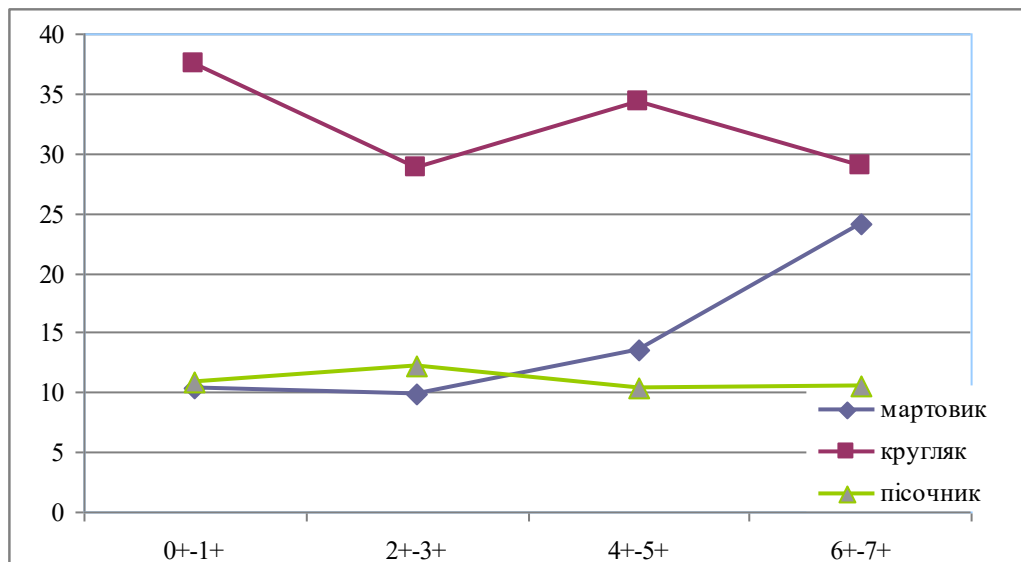


Рис. 2.22 Показники індексу рясності за криптокотильозу у бичкових риб різних вікових груп

Серед бичків-пісочників 2+–3+ відзначено максимальні показники індексу рясності – 12,26 екз., а мінімальні у віковій категорії 4+–5+ – 10,35 метацеркаріїв.

Представником родини Gobiidae та типовим хижаком є бичок-мартовик, який переважно полює на інші види риб, зокрема риб роду Clupeidae, Engraulidae, Atherinidae і ін. Значення двостулкових молюсків у ланцюзі живлення цього виду бичків є незначним, а тому і рівень зараження збудником криптокотильозу є найнижчим.

Бичкові риби набувають статевої зрілості у дворічному віці. Самки лише відкладають ікру, а будова та охорона гнізда до моменту викльову личинок, покладається на самця. За час догляду за гніздом самці мало та недостатньо споживають корм, рухаючись в невеликому периметрі акваторії водойми та надзвичайно виснажуються. Їх такий стан та обмежене споживання корму знижують резистентність і опірність організму, що є додатковим фактором, який сприяє різноманіттю паразитофауни останніх [141].

Аналізуючи результати досліджень, слід зазначити загальну тенденцію: збільшення показників екстенсивності інвазії та, частково, індексу рясності відбувається паралельно із віком бичкових риб. Тобто, чим старшим є хазяїн,



тим ступінь інвазованості паразитами буде вищою. Тому криптокотильоз реєструється у бичкових риб вікової категорії 6+–7+. Проте відмічаються максимальні показники екстенсивності інвазії, з незначними коливаннями та відхиленнями у цифрових значеннях. Вочевидь, одним із важливих факторів інвазування також є залежність окремих вікових груп бичкових риб від стилю споживання корму та його різноманіття. Власне ряд зазначених факторів і визначає взаємодію паразита та хазяїна і формує загальні аспекти паразито-хазяїнних відносин.

За індексу рясності подібної чіткої закономірності у бичкових риб не відстежується. Так, наприклад, у бичка-мартовика найбільшу кількість паразитів реєструється саме у старшої вікової категорії. У бичка-кругляка, навпаки, спостерігається найбільший показник індексу рясності саме у молодшої вікової групи. Це, ймовірно, пов'язано із рядом індивідуальних особливостей опірності та загальної резистентності організму бичків різних видів, а також надання переваги середовищу існування та характеру споживання корму.

Слід відзначити, що достатньо високий рівень інвазування бичків збудником криптокотильозу відбувається ще серед їх молодших вікових груп. Надалі, збільшення показників інвазії за криптокотильозу досить рівномірно та логічно відбувається із віком, без особливо різких коливань. Ймовірно, це пояснюється тим, що упродовж життя риба постійно контактує із церкаріями криптокотильосів у водному середовищі. Бички інвазуються, а частина метацеркаріїв, якими вона була заражена раніше, елімінується. Через певний час відбувається повторне зараження. Саме тому і відзначається поступове збільшення рівня ураження бичків та досягає максимуму у старших вікових групах.

Отже, встановлено поширення криптокотильозу серед бичкових видів риб *M. batrachosephalus*, *N. melanostomus*, *N. fluviatialis* Дніпро-Бузького лиману і акваторії Чорного моря Миколаївської та Одеської областей. Досліджено, що із збільшенням віку риб збільшується і екстенсивність

інвазії. Індекс рясності не відзначався подібною закономірністю. Виявлено, що максимальних значень ураження бичкових риб збудником криптокотильозу набувало серед старших вікових груп – 6+–7+.

### **Вікова динаміка зараження хижих риб личинками *Eustrongylides excisus* у Дніпро-Бузькому лимані та дельті Дніпра**

За результатами досліджень в окуня річкового максимальні показники за еустронгілідозу реєструються у молодших вікових груп 0+–2+, екстенсивність інвазії становила  $48,8 \pm 0,57$  %, індекс рясності – 1,71 екз. Вікова група окуня 3+–4+ відзначалася зменшенням екстенсивності інвазії до  $44,4 \pm 1,07$  %, індекс рясності становив 1,77 екз. (табл. 2.34).

Таблиця 2.34  
Показники інвазування окуня річкового личинками нематоди *Eustrongylides excisus* в залежності від віку;  $M \pm m$

Вікова категорія	ЕІ, %	ІР, екз
0+–2+	$48,8 \pm 0,57$	1,71
3+–4+	$44,4 \pm 1,07$	1,77
5+–6+	$33,3 \pm 1,31$	1,95
7+–8+	$65,2 \pm 1,25$	2,33
9+	$58,8 \pm 1,69$	3,52

Незначним зменшенням екстенсивності інвазії характеризувався і окунь віком 5+–6+ –  $33,3 \pm 1,31$  %. Індекс рясності становив 1,95 екз. В окуня річкового віком 7+–8+ та 9+ екстенсивність інвазії набула максимального значення –  $65,2 \pm 1,25$  та  $58,8 \pm 1,69$  % відповідно. Індекс рясності становив 2,33 та 3,52 екз. відповідно.

У щук вікової категорії 0+–2+ екстенсивність інвазії становила  $52,9 \pm 1,13$  %, індекс рясності – 1,05 екз. (табл. 2.35).

Таблиця 2.35

Показники інвазування щуки звичайної личинками нематоди  
*Eustrongylides excisus* в залежності від віку;  $M \pm m$

Вікова категорія	ЕІ, %	ІР, екз
0+–2+	52,9±1,13	1,05
3+–4+	56,7±1,89	1,13
5+–6+	57,1±1,67	1,71
7+–8+	54,5±1,31	2,18
9+	85,7±1,53	3,42

У щук вікової категорії 3+–4+ екстенсивність інвазії становила 56,7±1,89 %, індекс рясності – 1,13 екз. У щук вікової категорії 5+–6+ ступінь зараженості незначно збільшувався – 57,1±1,67 %, індекс рясності становив 1,71 екз. У щук вікової категорії 7+–8+ встановлена тенденція до незначного зменшення екстенсивності інвазії – 54,5±1,31 %, проте індекс рясності, навпаки, збільшувався – 2,18 екз. Найвища екстенсивність інвазії була у щук вікової категорії 9+ – 85,7±1,53 %, індекс рясності – 3,42 екз.

Судаки віком 0+–2+ були заражені збудником еустронгілідозу, екстенсивність інвазії становила 47,8±1,12 %, індекс рясності – 0,95 екз. (табл. 2.36).

Таблиця 2.36

Показники інвазування судака личинками нематоди  
*Eustrongylides excisus* в залежності від віку;  $M \pm m$

Вікова категорія	ЕІ, %	ІР, екз
0+–2+	47,8±1,12	0,95
3+–4+	43,7±1,74	1,31
5+–6+	66,6±2,09	2
7+–8+	60±1,56	1,8
9+	100±0,19	4

Незначне зменшення екстенсивності інвазії відмічали у судаків віком 3+–4+ – 43,7±1,74 %, індекс рясності, навпаки, збільшувався і становив

1,31 екз. Екстенсивність інвазії у судаків віком 5+–6+ становила  $66,6 \pm 2,09$  %, індекс рясності – 2 екз.

Дещо нижчі показники були у судаків вікової категорії 7+–8+, при цьому екстенсивність інвазії становила  $60 \pm 1,56$  %, індекс рясності – 1,8 екз. Максимальні показники екстенсивності інвазії були у судаків вікової групи 9+ –  $100 \pm 0,19$  %, індекс рясності – 4 екз.

Аналізуючи показники ураження хижих видів риби збудником еустронгілідозу, слід відмітити, що найбільш зараженою була вікова категорія окуня 7+–8+, EI –  $65,2 \pm 1,25$  %. Найменші показники відмічали в окуня річкового вікової групи 5+–6+, EI –  $33,3 \pm 1,31$  %. Найбільш ураженою була щука вікової категорії 9+, EI –  $85,7 \pm 1,53$  %, а найменш, вікової категорії 0+–2+, EI –  $52,9 \pm 1,13$  %. У судаків вікової категорії 9+ екстенсивність інвазії становила  $100 \pm 0,19$  %. Найнижчі показники ураження відмічали у судаків вікової категорії 3+–4+, EI –  $43,7 \pm 1,12$  % (рис. 2.23).

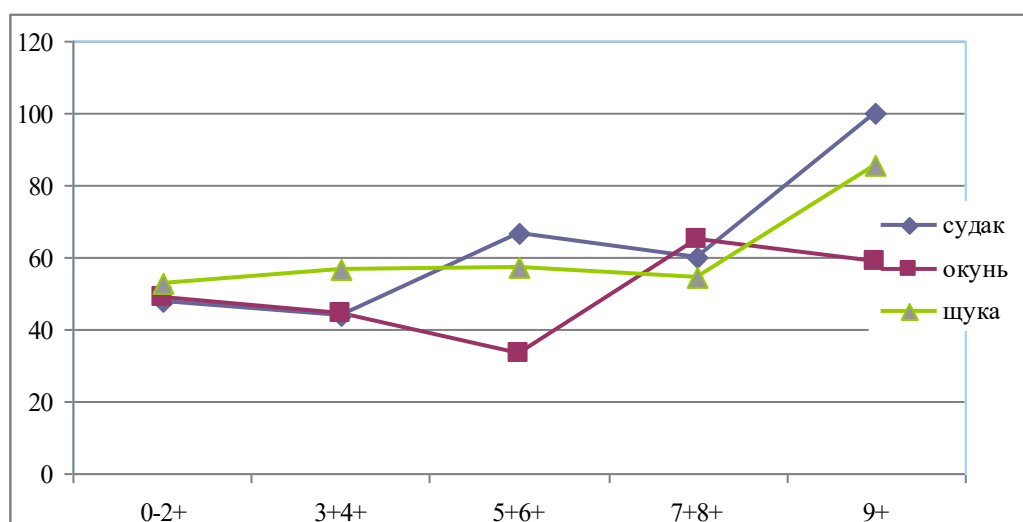


Рис. 2.24 Екстенсивність інвазії за еустронгілідозу хижих риби

Індекс рясності в окуня був максимальним у вікової категорії 9+ та становив 3,52 екз, мінімальним, у вікової категорії 0+–2+ – 1,71 екз. У щуки звичайної індекс рясності був найвищим у вікової категорії 9+ – 3,42 екз, найнижчим, у вікової категорії 0+–2+ – 1,05 екз. (рис. 2.25).

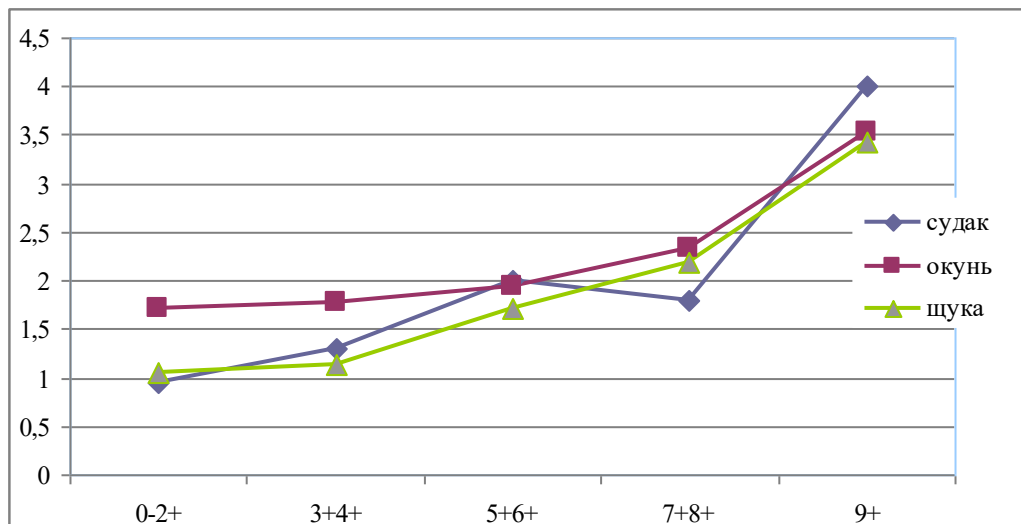


Рис. 2.25 Індекс рясності за еустронгілідозу хижих риб

У судака максимальний індекс рясності був у віковій категорії 9+ – 4 екз, мінімальний, у віковій категорії 0+–2+ – 0,95 екз.

Слід зазначити, що у хижих видів риб виявлено позитивний корелятивний зв'язок: із збільшенням віку, збільшується екстенсивність інвазії та індекс рясності. Лише в окуня річкового вікової категорії 9+ відмічалось незначне зменшення екстенсивності інвазії.

Кормовий спектр окуня може включати до 40 представників: гіллястовусі і веслоногі рачки, гамариди, личинки і лялечки хірономід, олігохети тощо. Підвищення споживання корму в окуня спостерігається в кінці літа, коли збільшується кількість молоді бичкових і корошових риб, які є легкодоступним кормом. Нерідко жертвами великих окунів стає молодь власного виду [203].

Молодші вікові групи хижих видів риб заражаються збудником еустронгілідозу, оскільки основу їх раціону складають безхребетні організми, у тому числі і, олігохети, які, як відомо, є проміжними хазяями личинкової стадії нематоди *E. excisus* [101]. Наступне зараження риби більш старших вікових груп є, в більшості, спонтанним та випадковим, оскільки вона веде переважно хижацький тип існування. Слід припустити, що в окунів старших вікових груп проходить поетапне зараження щороку і, тому у віковій категорії 7+–8+ та 9+ показники індексу рясності були найвищими. Так

R. Cole (2013) зазначає, що личинкові стадії нематоди можуть перебувати в організмі олігохет та прісноводних видів риби більше одного року [293].

Отже, встановлено, що із збільшенням віку хижих риби збільшуються і показники зараження: екстенсивність інвазії та індекс рясності. Виявлено, що найвищі показники ураження хижих риби збудником еустронгідозу.

### **Морфологічні особливості метацеркарій роду *Cryptocotyle* Lühe, 1899 (Trematoda: Heterophyidae)**

За мікроскопії гепатопанкреаса, жовчного міхура, кришталика ока, а також тканин серця, нирок, головного та спинного мозку бичкових риби – метацеркарій не виявляли. У той же час за мікроскопії поверхневих тканин, відібраних з різних ділянок тіла риби, зокрема плавців та зябер, знаходили метецеркарії *C. jejuna* і *C. concava* (рис. 2.26).

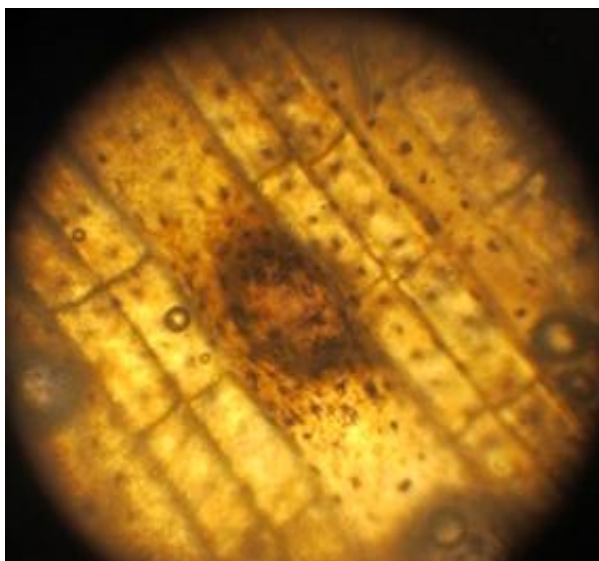


Рис. 2.26 Метацеркарій *C. concava* на поверхні плавця бичка-пісочника (збільш.  $\times 80$ )

Екцистовані метацеркарії *C. concava* мали тіло овальної форми, завдовжки 0,42 мм, завширшки – 0,37 мм.

Ротова присоска термінальна, округла, 0,055 мм у діаметрі. Префаринкс короткий – 0,011 мм, фаринкс овальний, 0,038 мм; за ним слідує

розгалуження кишечника, стволи якого направлені до каудальної частини тіла та сліпо закінчуються позаду сім'яників. Статевий синус з рудиментарною черевною присоскою, округлої форми, знаходиться у задній частині тіла. Сім'яники овальної форми, симетрично розміщені в кінці тіла. Попереду сім'яників лежить яєчник довжиною 0,088 мм. Екскреторний орган відкривається на кінці тіла (рис. 2.27–2.28).

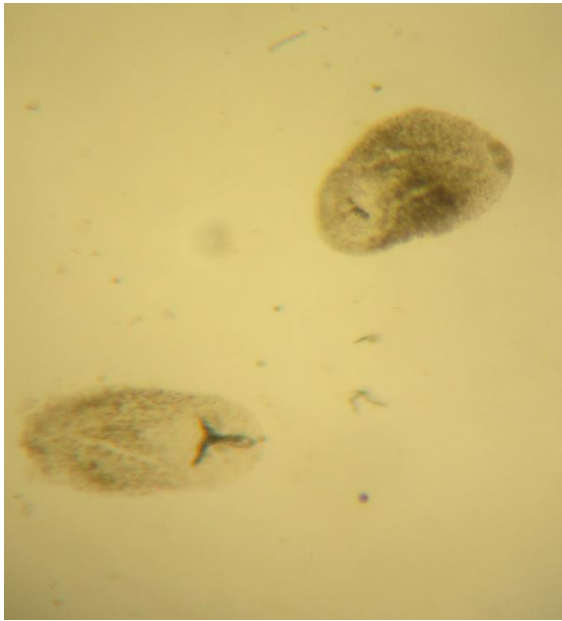


Рис. 2.27 Екцистовані метацеркарії *S. concava* (нативний препарат; збільш. x80)



Рис. 2.28 Екцистований метацеркарий *S. concava* (фарб. оцтово-кислий кармін; збільш. x280)

Велику зацікавленість становили метацеркарії *S. jejuna*, оскільки раніше в акваторіях зазначеної ділянки природних водойм півдня України їх не реєстрували. Цисти у них мали овальну форму. Тіло метацеркарія було видовжено-овальної форми, дещо загострене спереду та заокруглене ззаду. Кутикула вкрита дрібними шипиками. Ротова присоска субтермінальна, 0,048 мм. Префаринкс добре виражений, 0,013 мм, фіринкс невеликий, шароподібний. Стравохід за довжиною дорівнює префаринксу. Кишкові стволи добре візуалізуються та сліпо закінчуються в задній частині тіла, огинаючи зачатки сім'яників. Генітальний синус розміщується у середній частині тіла. Редукована черевна присоска знаходиться біля переднього краю синуса, відділена від нього мембраною. Зачатки сім'яників та яєчників лежать у задній частині тіла [171, 335, 336, 337].

Слід відмітити, що екзистування метацеркаріїв трематод родини *Heterophyidae* проводити достатньо просто за рахунок не надто щільної їх цисти.

Після експериментального зараження каченят метацеркаріями *C. jejuna* та терміну очікування, було виявлено статевозрілих трематод.

При подальшому дослідженні та мікроскопії зскрібків слизу з поверхні кишок виявляли велику кількість рухливих трематод *C. jejuna*. Добре була помітна, характерна для цього виду трематод, S-подібна форма ексекреторного міхура (рис. 2.29).



Рис. 2.29 Трематода *C. jejuna* від експериментально інвазованого каченяти (нативний препарат; збільш. x280)

Відібраних трематод промивали у фізіологічному розчині та фарбували квасцевим карміном за Гренахером за загальноприйнятою методикою [182]. Статевозрілі трематоди *C. jejuna* мали витягнуте тіло, 0,94–1,47 мм завдовжки та 0,3–0,5 мм завширшки. Їх кутикула вкрита дрібними шипиками. Ротова присоска субтермінальна, 0,085–0,072 мм у діаметрі. Генітальний синус розміщується по середині тіла. Черевна присоска рудиментарна та вкрита мембраною. Статева присоска має вигляд сосочка, що складається з двох частин. Поряд з статевою присоскою в геніальному



синусі відкривається статевий отвір. Префаринкс порівняно широкий, фаринкс овальної форми – 0,062 мм. Стравохід довгий. В той же час біфуркація кишкової трубки розташована ближче до ротової присоски, ніж до черевної. Кишкові гілки тягнуться по боках майже до заднього краю тіла. Сім'яники трикутні, розміщені у задній частині тіла. Лівий сім'яник більший за правий, розміром 0,121 та 0,085 мм відповідно. Сім'яний міхур представлений видовженою трубкою, розміщений на рівні яєчника. В той же час яєчник лежить позаду правого сім'яника та має неправильну трикутну форму, розміром 0,68x0,101 мм. Жовточник складається з дрібних фолікулів, які тягнуться до заднього краю тіла і з'єднуються між собою перетяжкою. Матка займає простір між лівим сім'яником, яєчником та генітальним синусом і між гілками кишкової трубки. Яйця 0,03–0,034 мм. Екскреторний міхур з S-подібним стовбуром, що згинається між сім'яниками, від нього відходять дві гілки (n=24) (рис. 2.30) [171, 335, 336, 337].

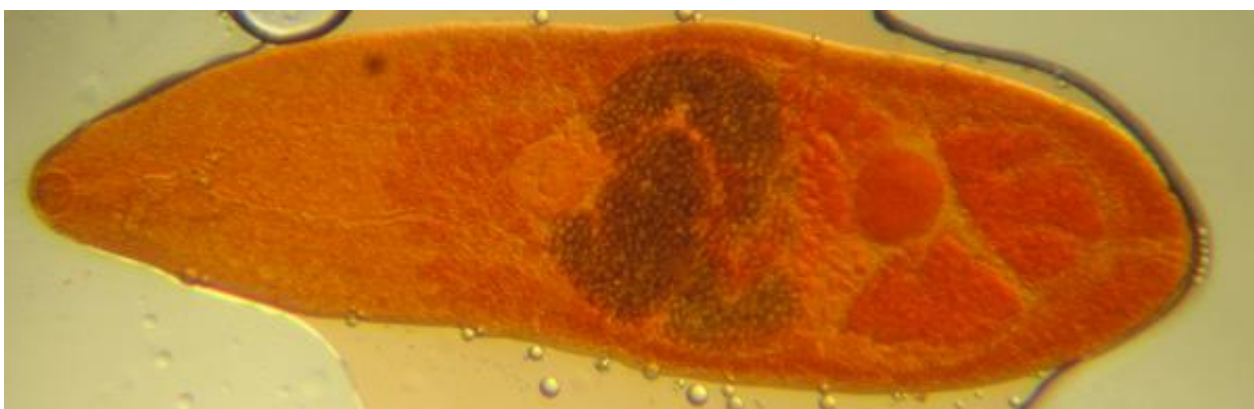


Рис. 2.30. Трематода *C. jejuna* (фарбування квасцевим карміном за Гренахером; збільш. x400)

Отже, у бичкових риб виявлено метацеркарії *C. jejuna* і *C. concava* трематоди родини Heterophyidae. Метацеркарії мають специфічні морфологічні ознаки для гетерофїїд, зокрема наявність Y-розгалуження екскреторного міхура. За результатами експериментального зараження отримано статевозрілих марит *C. jejuna*.

## Морфологічні особливості личинок *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatidae)

Іхтіопатологічному дослідженню піддавали хижих риб (окунь, судак і щука). За їх розтину виявляли личинок нематод, червоного кольору (рис. 2.31).

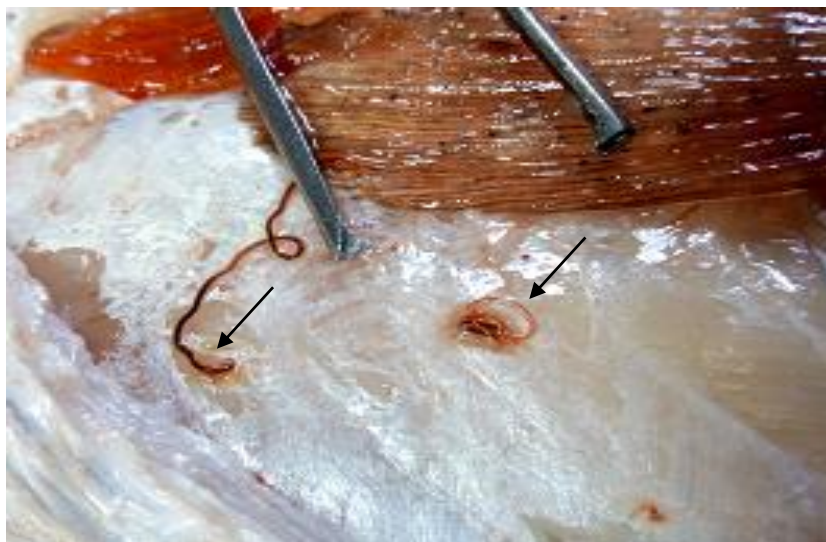


Рис. 2.31 Личинки нематоди *E. excisus* в товщі черевної стінки окуня

Виявлених паразитів фіксували у 70 % етиловому спирті. Після фіксації занурювали в розчин молочної кислоти для просвітлення (рис. 2.32).

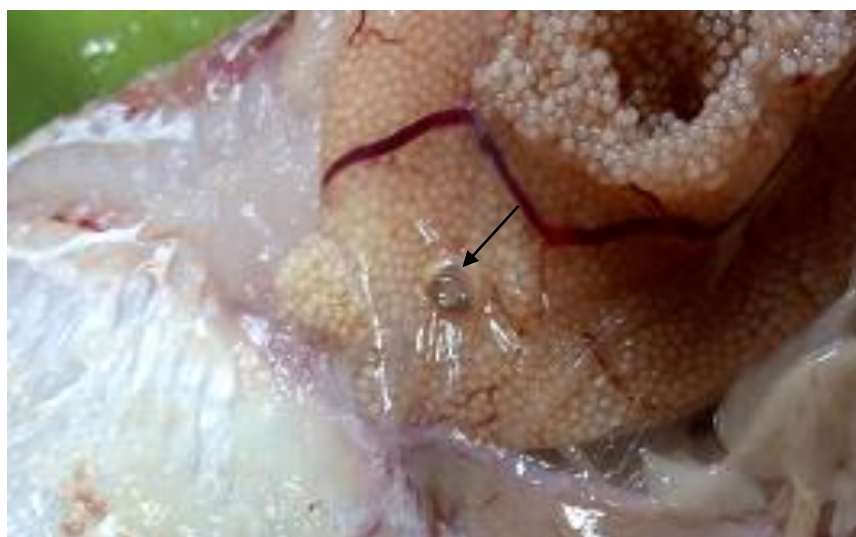


Рис. 2.32 Личинки нематоди *E. excisus* в товщі тканин гонад окуня

Встановлених личинок нематод поміщали в чашку Петрі та досліджували за допомогою мікроскопа стереоскопічного Micromed XS-6320.

Морфологічні характеристики паразитів вивчали за визначником Bauer (1987) [148, 229].

Виділені личинки паразитів проявляли ознаки життя та були завдовжки до 55 мм, завширшки – 18–0,5 мм. Під нервовим кільцем виявляли 7 цервікальних залоз. Нервове кільце розміщувалося на відстані 0,092–0,0105 мм від головного кінця (рис. 2.33).



Рис. 2.33 Головний кінець личинки нематоди *E. excisus* від щуки. Добре візуалізуються два ряди папіл (збільш. x280)

Довжина стравоходу варіювалася від 2,44 до 4,6 мм. Тіло гельмінтів темно-червоного кольору, вкрите кутикулою, без шипів та сосочків. Головний кінець дещо притуплений, на ньому в 2 ряди розташовані папіли по 6 у кожному, утворюючи вінчик.

Папіли заднього ряду більш пласкі та мають вигляд горбків. Папіли переднього ряду порівняно високі, пальцеподібні. Задня ділянка тіла дещо потовщена та звужена наприкінці. Анус розміщений термінально. В окремих личинок *E. excisus* нижче нервового кільця відмічали S-подібний вигин кишкової трубки. Морфологічно добре візуалізується перехід шлункової трубки в кишкову (рис. 2.34).

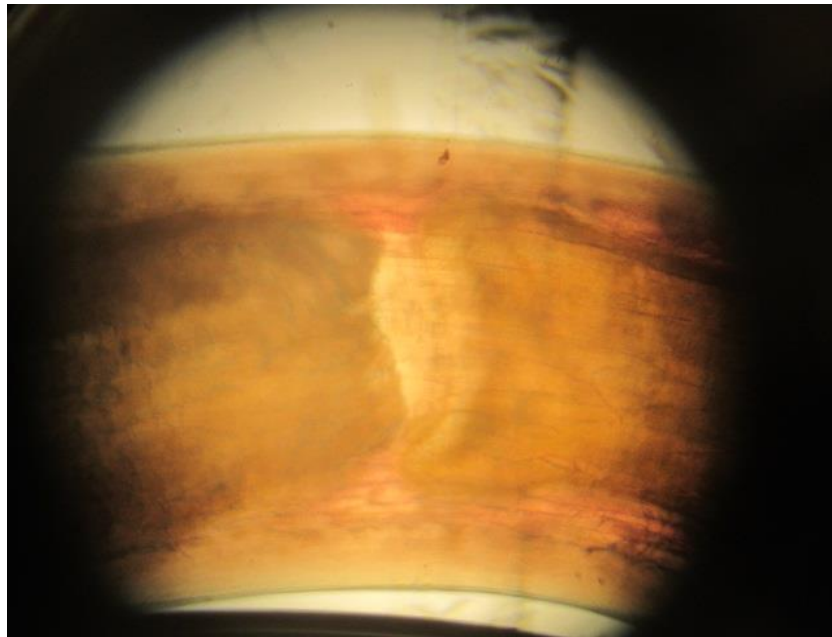


Рис. 2.34 Будова кишкової трубки личинки *E. excisus*

Карманова Є. (1968), вказує на присутність у личинок нематоди цього виду ознак статевого диморфізму, стверджуючи, що з личинок із звуженим кінцем розвиваються самки, а із розширеним – самці. Догель В. О. (1939), повідомляє про наявність у личинок *E. excisus* слаборозвинутої статевої трубки [104].

Різними вченими було доведено, що статевої зрілості в організмі дефінітивного хазяїна збудник досягає через 10–15 діб після проникнення. Проте відкладання яєць починається не раніше 23–25 доби. До цього часу в них чітко проявляється статевий диморфізм [296].

За іхтіопатологічного дослідження тарані виявлено личинок збудника еустронгілідозу. Личинок *E. excisus* знаходили в товщі м'язів вентральної частини черевної стінки. Личинки були завдовжки від 16 до 22 мм, а завтовшки – від 0,5 до 0,8 мм. Вони мали колір від блідо-червоного до рожевого. Личинки проявляли всі ознаки життя та були блідо-червоного кольору.

Таким чином, за результатами клініко-лабораторних досліджень встановлено ураження хижих риб личинками нематод *E. excisus*. Визначено особливості будови личинок нематод, а саме: будова кишкової трубки, наявність S-подібного згину кишкової трубки у деяких особин та присутність

двох рядів папіл на їх головному кінці. Відзначено зміну показників морфометрії личинок, що відібрані від тарані.

### **РОЗДІЛ 3. ОСНОВИ ПАРАЗИТО-ХАЗЯЇННИХ ВІДНОСИН ТА ЇХ ПРОЯВИ НА ПОПУЛЯЦІЙНОМУ РІВНІ У ПРОМІМСЛОВИХ РИБ ПРИРОДНИХ ВОДОЙМ УКРАЇНИ І СВІТУ**

Академік К. І. Скрябін (1928), констатує «велич» феномену паразитизму, його поширення серед багатьох груп тваринного і рослинного царства, відкрив ряд закономірностей, які обумовлюють зв'язки між ступенем біорізноманіття паразитичних форм та складністю їх організації [171, 194]. Паразитизм – еволюційно необхідна та обов'язкова для прогресивного розвитку тваринного і рослинного світу форма життя на Землі [5, 6, 161, 508].

За О. О. Маркевичем (1985), «паразитизм» не є шкідливим явищем «взагалі», його не можна «вигнати із біосфери, оскільки він необхідний в природних угрупованнях, але і не можна ним не керувати у зооценозах» [135].

Накопичені знання про паразитизм та його прояви дали змогу дослідникам розглянути чимало аспектів та формулювань даного явища. Перш за все це пов'язано із встановленням та отриманням нових даних і результатів наукових досліджень щодо взаємодії у паразито-хазяїнних систем [118]. Так Р. С. Шульц і Є. В. Гвоздєв (1970) стверджували, що паразитизм це «така форма симбіозу двох різнойменних організмів, при якому один (паразит) використовує іншого (хазяїна) в якості середовища існування, джерела енергії та деяких інших субстанцій» [203, 204]. Пізніше, у кінці 80-х років ХХ сторіччя, було запропоновано більш лаконічне формулювання, яке містило дещо інший смисловий сенс даного терміну: «паразитизм – це антагоністичний спосіб життя патогенних видів та популяцій, які локалізуються в організмі інших видів (хазяїв) та отримують енергію за їх рахунок» [6]. На думку науковців сучасності, «паразитизм» – це спосіб співіснування організмів, який ґрунтується на рухомій рівноважній системі, що складається з двох біологічних компонентів (партнерів), які відносяться до різних видів, один з них володіє патогенністю, а інший організм – хазяїн.

Останній виступає в ролі джерела поживних речовин та середовища існування. Проте принциповість сучасних поглядів полягає саме у наявності сформованих у ході еволюції пристосувальних взаємовідносин між паразитичним організмом та хазяїном [162, 478]. Ці відносини представляють собою багатокомпонентні рівні адаптацій паразита та хазяїна, включаючи: морфологічні зміни, генетичний поліморфізм на клітинному рівні, фізіологічні та біохімічні пристосування, тощо [419, 420,]. Також, важливим аспектом є можливість переходу адаптативної взаємодії між паразитом та його хазяїном, у ряді випадків або у визначених умовах, в антагоністичні відносини [133, 399]. Тому, провівши ретроспективний огляд наукової літератури, можна чітко відслідкувати зміну поглядів щодо паразитизму – від «симбіозу» до вираженого «антагонізму».

В останні роки вкрай велике значення надається вивченню відносин у системі паразит-хазяїн. Відомо, що еволюція відносин паразита і хазяїна призвела до появи у ендopазитів специфічних механізмів контролю фізіологічного статусу хазяїна для перебудови його організму та для створення у себе оптимальних умов розвитку і розмноження [12].

Система паразит-хазяїн – це система функціонування на основі принципів подвійного зв'язку. Не всі реакції паразитів на сигнали, які надходять від хазяїна, потрібно розглядати, як адаптації. Зниження плодючості або навіть загибель частини паразитів за перезараження хазяїна, хоча і може на деякий час стабілізувати існування паразито-хазяїнні системи, але ці випадки не можна розглядати як адаптивну систему [370, 525].

Тривала сумісна еволюція системи паразит-хазяїн призвела до певної взаємоприспосованості [399]. Проте паразитизм відноситься до антагоністичної форми міжвидових взаємовідносин, коли один вид використовує інший, як джерело живлення та середовище існування. Вираженість цього антагонізму досить різна і склалась вона у процесі філогенетичного розвитку. У філогенетично молодих системах паразит-хазяїн, антагонізм більш виражений, а тому перебіг хвороби у хазяїна більш

важчий. В той же час у філогенетично старих, добре збалансованих системах, прояв антагоністичних відносин слабший. Прийнято вважати, що згладжування антагонізму у цій системі обумовлено біохімічним «зближенням» антигенних структур обох складових системи. Тому, як правило, за гельмінтозів стійкого імунітету не виникає, тоді людина або тварина може хворіти одним і тим же гельмінтозом кілька разів. У високо збалансованих системах взаємовідносини між паразитом і хазяїном частіше проявляються у формі латентної інвазії, яка перебігає безсимптомно, але при цьому зберігається здатність бути джерелом збудника [184].

Антагоністичний характер відносин у системі паразит-хазяїн апріорно передбачає в якості одного з основних критеріїв паразитизму – шкідливість для організму хазяїна [7].

Взаємодія між паразитом і хазяїном може визначатися на рівні окремих особин. Така взаємодія може закінчуватися по різному: викликати гострі патологічні стани та хвороби. Патогенність паразитів та хвороби, що ними викликаються, представляють важливу прикладну проблему для ветеринарної медицини [81, 244].

За даними О. М. Давидова і ін. (2011) в процесі адаптації та спільної еволюції на шляху формування гнучких і стабільних паразито-хазяїнних відносин паразити використовують різні стратегії [75].

Для реалізації стратегії паразитизму, паразити використовують так звану R-стратегію – ідуть шляхом різкого збільшення своєї репродуктивної діяльності. При цьому, дана стратегія досягається паразитом різними шляхами: примноження статевих комплексів, гермафродитизм, партеногенез, перехресне запліднення, безстатеве розмноження [76]. Таким чином, збільшується ймовірність зустрічі паразита з потенційним хазяїном. Догель В. О. (1962) назвав таке явище законом великої кількості яєць [82] (рис. 3.35).



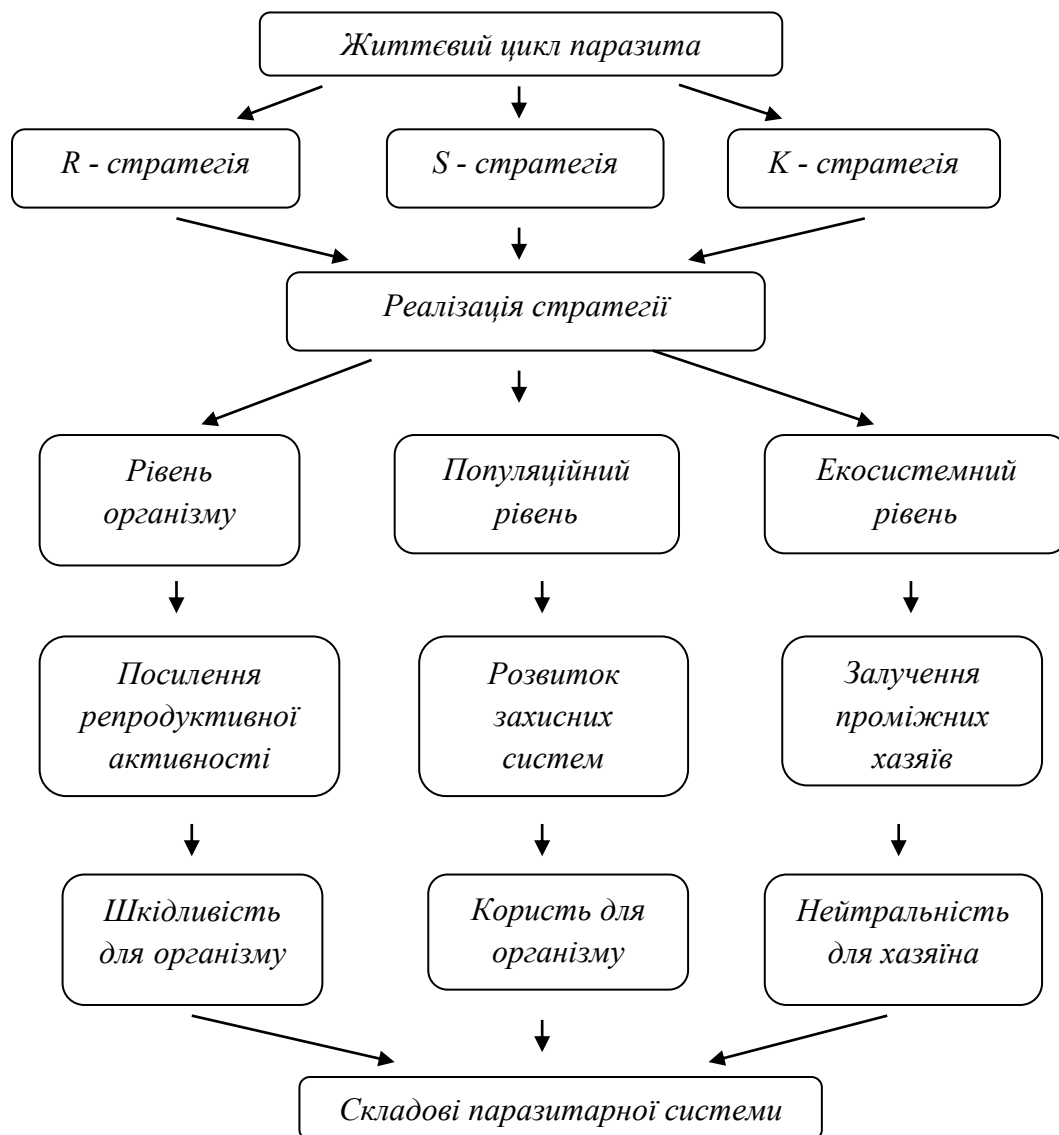


Рис. 3.35 Основні шляхи, що забезпечують життєздатність паразитарної системи (за Давидовим О. М. і ін., 2011).

Однак, часто однієї лише R-стратегії є недостатньо. Для реалізації та завершення життєвого циклу, тоді додається S-стратегія. Вона проявляється у формуванні міцних та стійких оболонок, які захищають, як правило, паразитів на стадіях спокою (метацеркарії, інкапсульовані личинки нематод або цестод) від агресивних стрес-факторів зовнішнього середовища. Наявність захисної оболонки подовжує строк життя паразита та підвищує шанси на зустріч з хазяїном [75].

Відомо, що розселення паразитів та їх поширення на нових територіях відіграє провідну роль. Це завдання реалізується двома шляхами – за рахунок

пересування вільно існуючих стадій (якщо вони є присутніми у життєвому циклі) та за допомогою хазяїв, що мігрують [185].

Міжвидова конкуренція між паразитами – є потенційно важливим явищем у паразито-хазяїнних відносинах та структурі угруповань паразитів [369]. Іноді паразитування двох споріднених видів не лише не створює конкуренції, а навпаки, призводить до симбіотичного співіснування, що усуває пряму конкуренцію. Так паразитування на зябрах кількох видів дактилогірусів сприйнятливо впливає на розвиток їх мікропопуляції на зябрах плямистого окуня – луціана (*Lutjanus guttatus*) [577].

Для максимального зниження контакту з агресивним оточуючим середовищем, паразит застосовує так звану К-стратегію, яка полягає у використанні одного або кількох проміжних хазяїв, щоб мінімізувати час перебування поза організмом хазяїна. Найбільш давні групи паразитів – трематоди та цестоци мають багатохазяїнні життєві цикли. Це важлива стратегія динамічного підтримання стійкості популяції паразитів [202].

Щоб сформувати такі, на перший погляд, нескладні стратегії ендопаразитам необхідно було пройти складний шлях еволюції у десятки тисяч років. У даному аспекті вони проявили еволюцію «винахідливості» настільки, що вже ніколи не зможуть покинути хазяїна [74].

Отже, для протидії агресивному зовнішньому середовищу, перш за все, використовується R-стратегія, а потім додаються S- та К-стратегії. Еволюційно вони мали таку саму послідовність виникнення [202].

Коливання чисельності популяції паразитів і хазяїв можуть вторинно впливати на стабільність усієї екосистеми, що підтверджується біосферним значенням феномену паразитизму [25]. В зв'язку з цим паразитизм представляє собою одну із форм стратегії єдиного коеволюційного принципу розвитку органічного світу [200]. Як вказує I. Leonardos і ін. (2003), відносини паразита та хазяїна мають усі ознаки еволюційного процесу адаптативної стратегії, в якому паразит дозволяє підтримувати трофічну здатність хазяїна на належному рівні. Ці твердження ґрунтувалися на

прикладі паразито-хазяїнних відносин ізоподи *Mothocya epimerica* та атерини у природних водоймах Греції [426].

В більшості випадків паразит обирає в якості середовища існування більш високоорганізовані організми до яких функціонально адаптується [66].

Для паразитів, всі стадії розвитку, які перебігають в хазяях, що існують в одному середовищі (водному), реалізація циклу розвитку через трофічні зв'язки не є складною. Це пов'язано з тим, що частина популяції об'єктів, які використовуються рибами в якості корму, заражена тим, чи іншим збудником інвазії [92, 421].

В циклі розвитку трематод, нематод та інших паразитів, личинки яких паразитують в тканинах або порожнині тіла риб, є характерним зміна середовища існування з водного (проміжний хазяїн) на наземно-повітряне (дефінітивний хазяїн). Для проходження стадій (фаз) розвитку паразитів з водного середовища в наземно-повітряне еволюційно сформувалися складні механізми [92, 154].

Так мірацидії трематод, що вийшли із яєць, завдяки фото- та геотаксису, переміщуються в такі шари води, де найбільше шансів інвазувати потрібного молюска-хазяїна. Проте поширення личинок паразитів у воді все одно відбувається не рівномірно, що забезпечує реалізацію стратегії максимальної дисперсії розподілення [168, 169]. Під впливом ряду біотичних та абіотичних факторів личинки змінюють характер своєї поведінки та можуть переміщатися в шарах води в пошуках молюсків. У водоймах, як правило, відбувається незначне скупчення молодих личинок, особливо в місцях найбільш ймовірного перебування молюсків [30]. Проте з часом швидкість руху мірацидіїв значно знижується, як і траєкторія їх руху. Це пов'язано із зменшенням «рухового» глікогену [168].

В той же час, слід зазначити, що чіткої та закономірної поведінкової реакції руху личинок окремих трематод у товщі води не існує. Так, наприклад, О. Ю. Семенов (1977) вказує, що серед одновікових мірацидіїв, які були отримані з яєць від однієї марити *Philophthalmus rhionica*, у 62 %

переважав позитивний фототаксис, а у 38 % фототаксис був негативний або вони взагалі не реагували на світло. Ця стратегія дає можливість збільшити шанси інвазування молюсків-хазяїв [169].

Проте, слід відмітити, що з віком у мірацидіїв переважає негативний фототаксис. Поведінка мірацидіїв є адаптивною, але адаптації проявляються не на рівні одного паразита, а на рівні окремої локальної геміпопуляції паразитів, що знаходиться в цей момент та у цій водоймі. Саме тому досягнути рівномірного розподілення личинок по всій площі водойми не можливо. Личинки утворюють своєрідні «хмари» з досить вираженим градієнтом щільності, але самі ці «хмари» не залишаються постійними – в них постійно відбуваються перерозподіл мірацидіїв у відповідності із швидкими змінами умов навколишнього середовища [30].

Материнські спороцисти трематоди локалізуються, як правило, в гемоцелі мантийного комплексу органів молюска або в його серці [361, 466]. В подальшому підростаючі редії мігрують до ділянки внутрішнього мішка печінки та гонад [183]. Ниткоподібні спороцисти пронизують печінку молюска та утворюють каналоподібні перфорації, через які паразит отримує поживні речовини з током гемолімфи, а також кисень [576].

Адаптивні здатності трематод проявляють себе ще на ранніх етапах життєвого циклу, які виражені в протективних здатностях тегумента. Реалізація захисної функції тегумента проявляється в присутності надмембранного комплексу (глікокаліксу), який імітує тканини молюска-хазяїна і тому паразити не розпізнаються його амебоцитами як сторонні (чужорідні) елементи [177, 252]. Тобто, мова йде про так звану антигенну мімікрію [215]. На користь такого твердження говорить відсутність інкапсуляції спороцист та редій в організмі молюска. Капсула формується лише навколо старих особин, що перестають функціонувати, тегумент яких підданий деструктивним процесам [404]. За час перебування в організмі молюска і проходження у ньому певних етапів перетворення, що лежать в основі життєвого циклу трематоди родини *Heterophyidae*, відбуваються

значні механічні пошкодження внутрішніх органів першого проміжного хазяїна – моллюска [30]. Такий вплив закономірно призводить до зниження життєздатності моллюска, втрати у нього відтворення або його загибель. Реалізація стратегії розвитку полягає в завершенні першого етапу функціонального онтогенезу – проникнення в другого проміжного хазяїна на стадії церкаріїв [169].

Церкарії родини *Heterophyidae* досить добре пристосовані до пошуку та проникнення у тіло проміжного хазяїна. Для цього вони мають ряд морфологічних особливостей: присутність дорсовентральної плавальної мембрани, цистогенних та інших чисельних залоз проникнення, які на цьому етапі не диференціюються на окремі групи [182].

Проникнення церкарія в організм риб відбувається за допомогою стилета, який занурений в окремий карман, що утворений інвагінацією тегумента. Рухливість стилета забезпечують пучки м'язових волокон, які прикріплені до донної фіброзної пластинки карману стилета. На поверхні церкарія знаходяться чисельні мукоїдні залози. Останні є похідним тегумента церкарія. Вони виділяють секрет, що формує складний надмембранний комплекс, який і забезпечує нормальне функціонування личинки в зовнішньому середовищі [32].

Після проникнення церкарія в тканини хазяїна відбувається процес перетворення, так званої «трансформації». Він займає біля трьох годин та супроводжується змінами покривів личинки. У личинки, яка щойно потрапила до організму хазяїна та відкинула хвіст, на поверхні тегумента формуються численні мікрворсинки, але через 40–60 хв після проникнення вони злущуються [460]. Вірогідно встановлено, що в ході трансформації, разом із мікрворсинками, злущується вся «церкаріальна» плазматична мембрана та асоційований разом з нею глікокалікс, до складу якого входять глікопротеїни, які володіють антигенними властивостями [274]. Ці пристосування зменшують зв'язування антитілами і фіксацію комплементу хазяїна та відповідно підвищують резистентність церкарія, який проходить

певні етапи циклу розвитку [564]. Всі зазначені вище структурні пристосування, що є елементами взаємодії паразито-хазяїнних відносин, дозволяють уникати розпізнавання імунною системою хазяїна та контактувати із таким «імуниним» середовищем, як кров хребетних [573, 587, 588, 589].

З часом на поверхні тегумента утворюються складки, які поглиблюються та утворюють систему анастомозуючих каналців. Завдяки таким адаптаціям значно збільшується площа тегумента, що необхідно для покращення всмоктування поживних речовин, які розчинні у плазмі крові та міжтканинній рідині хазяїна [574].

Незважаючи на те, що церкарії трематод прийнято вважати такими, що пасивно інвазують хазяїна. Проте пасивно вони себе поведуть лише до первинного контакту з рибами. Після контакту вони ведуть себе досить активно. Зміст поведінкової програми визначається рангом проміжного хазяїна. Оскільки риби є другими проміжними хазяями, то церкарії проникають в їх тканини та інкапсулюються [565].

Такі адаптивні особливості мають глибокий фізіологічний сенс, оскільки на забезпечення первинного контакту затрачається енергія хазяїна, а не паразита. Проникнення через бар'єри (поверхневий слиз гідробіонтів та покриви) також дозволяє здійснювати економію енергії за рахунок спрощеного пенетраційного апарату (стилета) [213, 505, 528, 606].

Відомо, що церкарії використовують окремі стимули-сигнали, які надходять від риб [264, 265, 266, 267]. Крім того, дослідники відмічають, що температурний фактор взагалі для них не має жодного значення. Так виявлено, що первинний контакт можуть провокувати турбулентність, яка утворюється у воді під час руху риби. При цьому з хімічних сигналів може бути підвищення вмісту вуглекислоти у воді. Також реакція може бути спровокована присутністю в покривах риб глікопротеїнів із сіаловою кислотою та глюкозамінгліканів [250, 411]. Комбінації поведінкових реакцій, що забезпечують проникнення паразита в організм хазяїна, можуть

запускатися різноманітними складовими жирних кислот, протеїнів, глікопротеїнів із сіаловою кислотою. Саме глікопротеїни із сіаловою кислотою дозволяють церкаріям відрізнити слиз риб від слизу, що виділяється покривами безхребетних тварин [493, 621].

Із включенням до циклу розвитку другого проміжного хазяїна зникає необхідність наявності другої капсули, яка утворюється в організмі риб після проникнення та переходу до стадії метацеркарія. Більше того, зникає перешкода на проникнення поживних речовин, які циркулюють в організмі хазяїна, безпосередньо до паразита, що розвивається [278]. В процесі пристосування трематод родини *Heterophyidae* до паразитування в організмі хазяїна, циста стала більш тонкостінною. Кількість шарів цисти таких трематод не перевищує двох. Проте процес утворення цисти проходить дещо пізніше і, лише після проникнення паразита в організм риб, його міграції і, тільки потім, відбувається його інцистування. У трематод родини *Heterophyidae* обидва шари цисти утворені за рахунок послідовного виведення із зовнішньої пластинки тегумента, акумульованого у ній секрету субтегументальних залоз, що мають чотири типи [247, 248, 310]. Внутрішній шар цисти утворений із секрету цистогенних залоз. До складу цього шару входять білки та вуглеводи [32]. Експериментально доведено, що перший шар цисти забезпечує хімічну стійкість, а внутрішній – механічну міцність [248].

Молекулярна мімікрія є одним із видів протиімунного захисту. Полягає вона у тому, що паразит вкривається речовинами, які є кінетичні з білками хазяїна. В зв'язку з цим паразит досить часто не розпізнається факторами імунної системи хазяїна [602, 604].

Слід відмітити, що навіть за присутності антигенної мімікрії у паразитів, які проникають до тканин хазяїна та відносну імунологічну толерантність – цисти такими властивостями не володіють, а тому сприймаються організмом риб, як ксеногенний об'єкт [199]. Саме тому відбувається перетворення захисної капсули в органоподібну структуру, яка

забезпечує стабілізацію взаємовідносин у системі паразит-хазяїн. При цьому навколо інцистованого метарцерарія формується сполучнотканинна капсула, як захисна реакція хазяїна, на проникнення паразита [30].

Деякі паразити можуть секретувати розчинні псевдоантигени, які відсутні на його поверхні. Таким чином, паразит індукує імунну відповідь організму хазяїна проти цих антигенів, «відволікаючи» увагу імунної системи від антигенів його поверхні [359].

Метацеркарії, які використовують другого проміжного хазяїна, є морфологічно більш досконалішими, ніж церкарії. Наступне поглиблення взаємовідносин у паразито-хазяїнній системі метарцерарія – другого проміжного хазяїна дає можливість досягти значних морфо-функціональних перебудов в організмі паразита [320].

Отже, паразито-хазяїнна система метацеркарія – другий проміжний хазяїн виконує три основні функції: забезпечення за рахунок енергетичного потенціалу хазяїна визначеного об'єму онтогенетичних перетворень та досягнення останнім інвазійного стану; збереження інвазійного паразита упродовж відносно довгого періоду часу; передача, за можливості, паразита дефінітивному хазяїну [481, 530, 554].

Після потрапляння метацеркарія або личинки до організму дефінітивного хазяїна, паразит завершує останній етап онтогенетичного перетворення особин гермафродитного покоління і настає нова фаза – марити або статевозрілої особини [31].

Руйнування капсул метацеркаріїв родини Heterophyidae відбувається за рахунок дії шлункових та кишкових ферментів організму хазяїна [182].

Слід відмітити, що адаптація паразитів до організму хазяїна та умов навколишнього середовища є лише однією із складових паразито-хазяїнних відносин. Проте відносини між паразитом та хазяїном не можна розглядати односторонньо, лише з позиції паразитарної стратегії [30]. Так встановлено, що гірчак європейський (*Rhodeus amarus*) із природних водойм Польщі, в якості інкубатора для розвитку своєї ікри, використовує інтродукованого із



Китаю молюска *Anodonta woodiana*, який досить часто є збудником глохідіозу [532].

Взаємовідносини паразита і хазяїна є складним процесом, який залежить від різних факторів біотичної та абіотичної природи і супроводжується фізіологічними, морфологічними та імунологічними адаптаціями [425]. В той же час боротьба організму хазяїна з паразитами є важливим фактором еволюції самих паразитів [198, 608].

Тому, протистояння двох компонентів паразитарних систем – «паразита і хазяїна» забезпечує функціонування паразито-хазяїнної взаємодії. При цьому спостерігається розширення та збереження меж таких відносин. Крім того, паразити постійно пристосовуються до «нових хазяїв», тим самим збільшують свій «хазяїнний» склад (явище полігостальності), а відповідно і, ареали свого поширення.

### **Поширення личинок паразитів у тілі риб**

В процесі тривалої коеволюції паразита та хазяїна відбулося напрацювання не лише адаптацій (антигенна мімікрія, утворення захисних сполучнотканинних оболонок тощо), але було створено паразитичну стратегію дисперсії паразита в навколишньому середовищі, для більш рівномірного розподілення його у воді та підвищення ймовірності інвазування потенційного хазяїна [30]. Трематоди родини *Heterophyidae* для проникнення та ураження хазяїна використовують явище гео- та фототаксису, яке ґрунтується на сприйнятті світлового потоку та турбулентні коливання води сенсорними ділянками церкарія. Для збудника еустронгілідозу переносником слугують переважно рибоїдні птахи, які разом з послідом розподіляють яйця паразита в акваторії водойм. Саме, в залежності від паразитарної стратегії та особливостей біології розвитку, залежать показники розподілення личинок паразитів у тілі риб. Так церкарії роду *Cryptocotyle*, мігруючи в товщі води, уражають рибу, переважно в ділянці голови та плавців, адже саме ці ділянки задіяні в утворенні

максимальної турбулентності води. Для збудника еустронгілідозу, вочевидь, провідну роль у розподіленні відіграють закони гравітації, оскільки після потрапляння до травного каналу риб та перфорування стінки кишок вони опускаються на дно черевної порожнини і проникають в товщу стінки та паренхіму внутрішніх органів, або можуть вільно розташовуватися в череві. Це вказує на те, що личинки нематоди *E. excisus* в процесі циклу розвитку не схильні до значних міграційних процесів у тілі риб-хазяїв.

### **Розподілення метацеркаріїв роду *Cryptocotyle* Lühe, 1899 (Trematoda: Heterophyidae) у тілі риб родини *Gobiidae***

Проводили іхтіопатологічне дослідження відібраних зразків риб родини *Gobiidae*. При зовнішньому клінічному огляді на поверхні тіла риб, їх плавцях, виявляли чорні пігментні плями, що мали чітке окреслення порівняно з навколишніми тканинами. Плями були інтенсивно чорного кольору. Гострих запальних процесів оточуючих тканин у риб не відмічали (рис. 3.36–3.37).



Рис. 3.36 Метацеркарії трематоди родини *Heterophyidae* на поверхні тіла та плавцях *N. fluviatialis*



Рис. 3.37 Метацеркарії трематоди родини *Heterophyidae* на поверхні хвостового плавця *N. fluviatialis*

За досліджень виявляли метацеркаріїв, підраховували їх у певних ділянках тіла бичків (рис. 3.38).

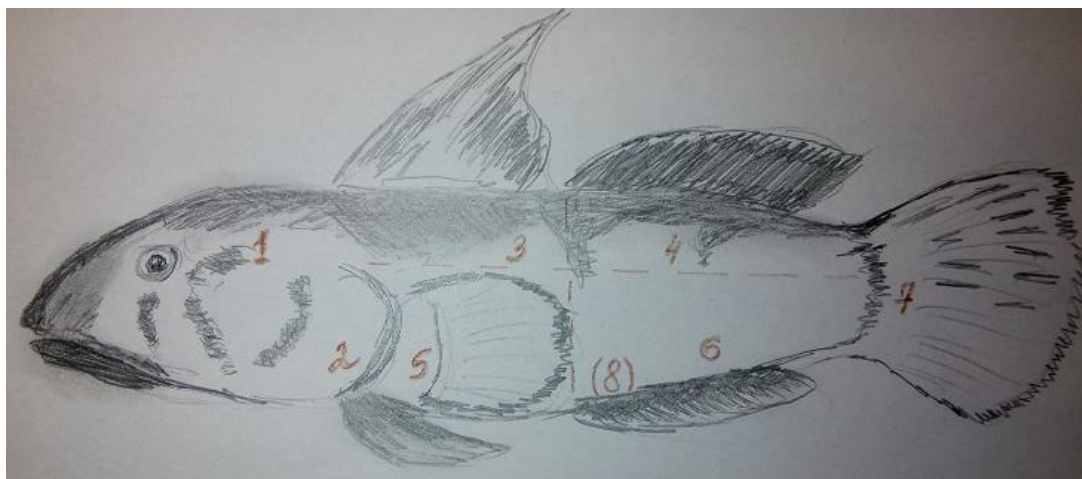


Рис. 3.38 Ділянки тіла риб в яких проводили підрахунок метацеркаріїв паразитів

Розмежування ділянок проводили за умовними анатомічними межами: поверхня голови (1), зябра (2), дорсально – ділянки першого (3) та другого спинного плавців (4), вентрально – ділянки грудного (5) та анального плавців (6), хвостовий плавець (7) та внутрішній бік черевної стінки (8).

Так ділянка голови, обмежувалася краніально – кінчиком носових кісток черепа та каудально – потиличною кісткою. У цій ділянці тіла було виявлено  $19,4 \pm 1,4$  % метацеркаріїв криптокотиліусів, від їх загальної кількості. У деяких випадках відзначали доволі високий ступінь ураженості голови бичків. Іноді реєстрували ураження рогівки ока бичків метацеркаріями паразитів. Цей процес супроводжувався помутнінням рогівки, утворенням секвестрів, а за хронічних процесів спостерігали утворення щільних сполучнотканинних потовщень, що піддавалися меланізації.

За дослідження зябер відмічали наявність пігментованих цист на поверхні зябрових пелюсток. За високої інтенсивності інвазії зябра були вкриті невеликою кількістю в'язкого непрозорого слизу. Деякі зяброві пелюстки були дещо анемічнішими за інші. При стереоскопічній мікроскопії відмічали набряк та повнокровність зябрових пелюсток, які були уражені метацеркаріями, що мали менш інтенсивну пігментацію (рис. 3.39).

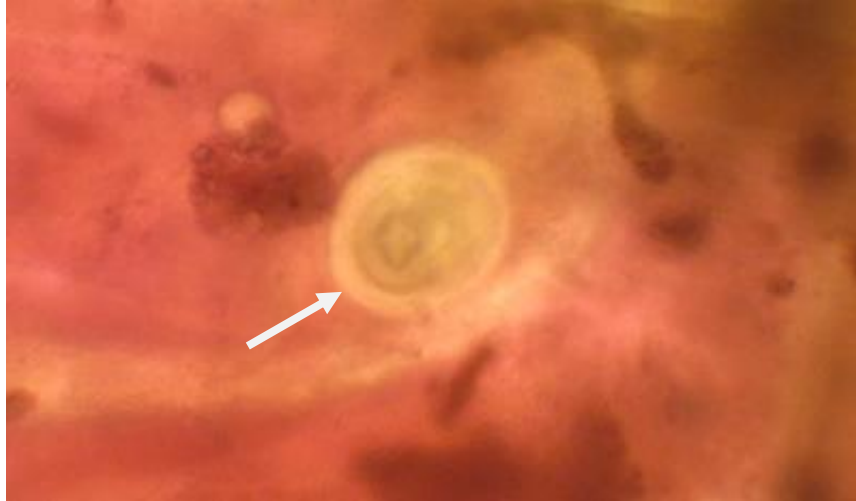


Рис. 3.39 Метацеркарій трематоди *Cryptocotyle concava* на поверхні зябрової пелюстки (нативний препарат, збільш. x280)

Зяброві пелюстки, на поверхні яких розташовувалися метацеркарії із більш інтенсивним чорним забарвленням, були менш повнокровними, дещо анемічними. Такий контраст відтінків створював «певну мозаїчність» зябер. Ймовірно, метацеркарії із менш інтенсивним забарвленням є такими, що нещодавно інвазували бичків та в процесі проникнення викликали запальні процеси оточуючих тканин, які проявилися гіперемією зябрових пелюсток.

Личинки паразита, що забарвлені більш інтенсивно – довше перебувають в організмі риби і, в процесі паразитування, призводять до хронічного запалення зябрової тканини із значними проліферативними явищами. Метацеркаріїв знаходили і на тканинах зябрових дуг. Слід відмітити, що інтенсивність пігментації метацеркаріїв була менш насиченою, аніж пігментація цист, виявлених на поверхневих тканинах бичків, зокрема тканинах голови та тіла. Кількість личинок криптокотиліусів, що були виявлені на поверхні зябер, становила  $11,5 \pm 0,9$  % від їх загальної кількості у дослідних бичків. Ділянка першого спинного плавця обмежувалася з переду потиличною кісткою черепної коробки, а позаду – каудальним краєм зазначено плавця. Вентральні межі ділянки формувалися умовною

серединною лінією тіла бичка. Так кількість метацеркарій у третій ділянці становила  $20,8 \pm 1,1$  % від загальної кількості виявлених цист (табл. 3.37).

Таблиця 3.37

**Локалізація метацеркарій тремадоди родини Heterophyidae у тілі бичкових риб,  $n=50$ ,  $M \pm m$  ( $p < 0,05$ )**

Ділянки тіла бичка	Голова	Зябра	Ділянка першого спинного плавця	Ділянка другого спинного плавця	Ділянка грудного плавця	Ділянка анального плавця	Хвостовий плавець	Внутрішній бік черевної стінки
Номер досліджуваної ділянки	1	2	3	4	5	6	7	8
Середня кількість паразитів, %	19,4	11,2	20,8	19,9	10,7	2,6	15,1	0,3
$M \pm m$	1,4	0,9	1,1	1,5	0,87	0,38	1,61	0,07

Четверта ділянка анатомічно мала такі межі: краніально – передній край другого спинного плавця. Каудальні межі були сформовані початком променів хвостового плавця. Вентралью ця ділянка обмежувалася серединною лінією. Цей локалітет тіла риб характеризувався екстенсивністю інвазії  $19,9 \pm 1,5$  % від загального числа паразитів. П'ята ділянка була обмежена краніально зябровою дугою, а каудально – уявною лінією, що проведена від переднього краю другого спинного плавця. Дорсальні межі сформовані серединною лінією тіла. У цій ділянці екстенсивність інвазії становила  $10,7 \pm 0,87$  %. Шоста ділянка відмічена краніально уявною лінією, що проходила від переднього краю другого спинного плавця. Каудальні межі були окреслені початком променів хвостового плавця. Ділянка анального плавця характеризувалася найменшими показниками інвазованості. Так екстенсивність інвазії становила  $2,6 \pm 0,38$  %. Ділянка хвостового плавця характеризувалась анатомічно початком променів плавця краніально та їх закінченням – каудально. Дорсальні та вентральні межі співпадали із верхнім та нижнім краями хвостового плавця, відповідно. Показники інвазії були в межах  $15,1 \pm 1,61$  % від загальної кількості встановлених метацеркарій

трематод родини Heterophyidae. Велику зацікавленість становила восьма ділянка – внутрішній бік черевної стінки (рис. 3.40).

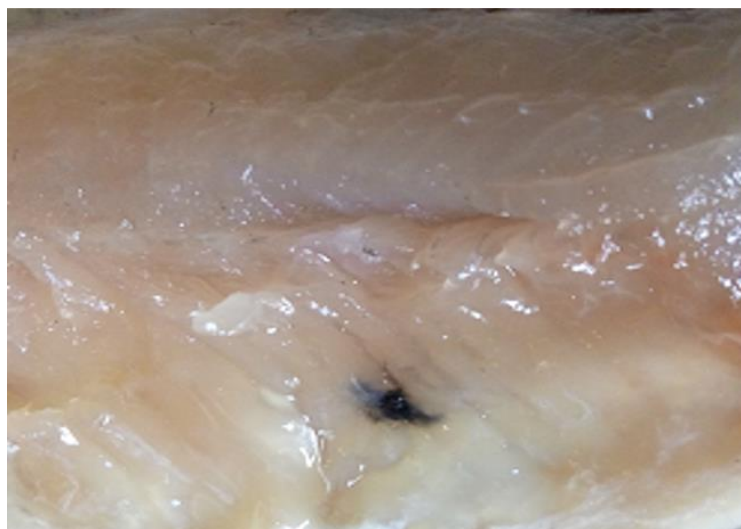


Рис. 3.40 Личинка трематоди родини Heterophyidae під серозною оболонкою черевної стінки бичка-кругляка

При розтині під парістальним листком очеревини знаходилися поодинокі метацеркарії *C. jejuna* і *C. concava*, які мали добре пігментовані тканини, що оточували капсулу паразита.

Ця ділянка тіла бичків не є характерною для паразитування, враховуючи цикл розвитку трематоди. За детального препарування черевної стінки ознак того, що церкарій проник ззовні не встановлено. Вочевидь, поява метацеркаріїв з внутрішнього боку черевної стінки пояснюється заковтуванням церкаріїв криптокотиліозів, на етапі міграції та проходження їх через стінку кишкової трубки. Ймовірно, за певних умов церкарії у травному каналі риб не завжди інактивуються під дією травних соків та ферментативних систем. На нашу думку, враховуючи частоту ураження даної ділянки, ЕІ –  $0,3 \pm 0,07$  %, це скоріше випадковість, аніж закономірність у циклі розвитку вказаного паразита, яку необхідно враховувати як за діагностики паразитозів, так і за ветеринарно-санітарної оцінки рибної продукції.

Певну зацікавленість становить факт віднесення криптокотиліозу, до так званих, «чорноплямистих» або «чорнильних» хвороб риб. Так за цієї

хвороби відмічають значне відкладання пігменту меланіну навколо капсули метацеркарія криптокотиліозів. Процес меланогенезу проходить під впливом альфа-меланінстимулюючого гормону, який синтезується в середній долі гіпофізу хребетних тварин, зокрема і, гідробіонтів. Цей гормон взаємодіє із поверхневою мембраною меланоцита та запускає каскадний процес утворення меланіну в тканинах організму [211]. Слід відмітити цю особливість не лише для криптокотиліозу, але й для інших метацеркарних трематодозів, зокрема, такими властивостями володіють паразити родини Diplostomatidae: *Postodiplostomum cuticola* і ін. Зазначимо, що це забарвлення набувається ще й за рахунок утворення гемомеланіну – продукту розпаду гемоглобіну. На нашу думку, гемомеланін утворюється в результаті деструктивного впливу паразита на тканини хазяїна. В той же час не всі метацеркарні трематодози володіють такими властивостями. Так, зокрема трематоли родини Cyathocotylidae, Opishtorchiidae та ряд інших, не викликають відкладання пігменту навколо капсули метацеркарія [410].

Тому, можна припустити, що в процесі паразитування трематоли родини Heterophyidae виділяють у внутрішнє середовище хазяїна не лише продукти своєї життєдіяльності, але й біологічно-активні речовини, що можливо стимулюють підвищений синтез альфа-меланінсинтезуючого гормону. Проте підвищена меланізація відбувається не хаотично, а лише в місцях фіксації метацеркаріїв у тканинах. Вочевидь, тканини навколо метацеркарія слугують «мішенню» для процесу меланогенезу, а продукти розпаду тканин і продукти життєдіяльності паразита – індуктором деструктивних процесів у тканинах та, як результат – утворення гемомеланіну.

Отже, місцем локалізації збудників криптокотиліозу є дорсо-краніальна частина тіла риби. Найбільше ураження відмічалось у ділянці першого та другого спинного плавця, EI –  $20,8 \pm 1,1$  та  $19,9 \pm 1,5$  % відповідно. На поверхні голови, EI –  $19,4 \pm 1,4$  % від їх загальної кількості. Ділянка хвостового плавця також відзначалась досить високим показником інвазії –

15,1±1,61 %. Зябра, із дорсально розміщених ділянок, мали найменший показник ураженості – 11,2±0,9 %. Ймовірно, це пов'язано із тим, що певною мірою зябра захищені зябровими кришками. У ділянці грудного плавця ЕІ становила 10,7±0,87 % від усіх паразитів. Найменшим показником відзначалася ділянка анального плавця, ЕІ – 2,6±0,38 %. В той же час збудник криптокотильозу може локалізуватися і в місцях, що нехарактерні для його циклу розвитку, зокрема з внутрішнього боку черевної стінки. У цьому локалітеті ЕІ становила лише 0,3±0,07 % криптокотиліосів.

### **Розподілення личинок *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatidae) у тілі хижих риб**

За детального аналізу переважна кількість личинок *E. excisus* локалізується у товщі міжреберних м'язів. Так у цій ділянці ЕІ становила 47,2±1,45 % личинок від їх загальної кількості (табл. 3.38).

Таблиця 3.38

#### **Розподілення личинок нематоди *Eustrongylides excisus* у тілі хижих видів риб, n=346, M±m, p<0,05**

Ділянки тіла	Спинні м'язи	Міжреберні м'язи	М'язи черевної стінки	Гепато-панкреас	Черевна порожнина	Гонади	Стінки порожнистих органів
Середня кількість паразитів, %	12,3	47,2	26,8	6,4	2,3	3,1	1,9
M±m	0,87	1,45	1,58	1,28	1,04	0,22	0,13

Також було зареєстровано випадки формування напівпрозорої капсули з внутрішньої поверхні черевної стінки (рис. 3.41).





Рис. 3.41 Личинка нематоди *E. excisus* в цисті внутрішнього боку черевної стінки окуня

У таких новоутворених капсулах, які сформовані із тканин хазяїна, знаходилися личинки *E. excisus*. Личинки розміщувалися щільною спіраллю або широким кільцем.

Відмічено невелику кількість напівпрозорої рідини жовтуватого кольору, яка витікала разом з паразитами за розтину таких цист. Ймовірно, рідина, що формує вміст цисти, є елементом запального ексудату та продуктів життєдіяльності личинок нематод.

Під час міграцій у тілі хазяїна, відзначено формування специфічних цист у стінках порожнистих органів – шлунка і кишок. У стінках внутрішніх органів виявляли  $1,9 \pm 0,13$  личинок нематоди *E. excisus* (рис. 3.42).



Рис. 3.42 Капсула з личинкою нематоди *E. excisus* в стінці шлунка щуки

Так у черевній порожнині виявлено  $2,3 \pm 1,04$  % вільно розміщених личинок нематоди – збудника еустронгілідозу.

На нашу думку, личинки, які вільно розташовані на поверхні внутрішніх органів, є такими, що продовжують міграцію. В подальшому вони досягають тканин та органів, формують специфічні капсули із тканин риб, де і проходить наступне їх линяння (рис. 3.43).



Рис. 3.43. Личинка нематоди *E. excisus* вільно розташована у черевній порожнині щуки

Рідше личинок знаходили в м'язовій тканині спини. У цій ділянці тіла риб виявляли  $12,3 \pm 0,87$  % личинок паразитів. У черевній стінці (вентральна частина) знаходили  $26,8 \pm 1,58$  % від усіх личинок нематод *E. excisus*. Гепатопанкреас та гонади уражалися значно рідше. Так у цих органах знаходили  $6,4 \pm 1,28$  та  $3,1 \pm 0,22$  % личинок паразитів відповідно.

Overstreet R. M. (2003) повідомляє, що личинки *E. excisus* можуть вільно розміщуватися в черевній порожнині тіла, або бути скрученими у спіраль в товщі м'язів. Личинки призводять до збільшення об'єму черевної порожнини. Проте загибель риби спостерігається порівняно рідко. Можливі випадки загибелі із-за проникнення вторинної інфекції в організм інвазованої риби [504].

Слід зазначити, що в окремих випадках помітними були навколо капсули ознаки запалення: гіперемія, ущільнення оточуючих тканин та набряк. Особливо чітко запальні явища виявлялися в тканинах брижі та

м'язах. Навколо капсул, що містили личинок нематод, ознак запалення не спостерігали. Ймовірно, реактивність тканин внутрішніх органів та м'язів на механічне травмування личинками паразита під час міграції є різною. На нашу думку, такі явища також пов'язані із строками проникнення та міграцією личинок у тканинах проміжного хазяїна.

У досліджуваних риб різних видів (окуня річкового, щуки та судака) індивідуальних особливостей розподілення паразитів не виявлено.

Тому місцем, де локалізується переважна більшість личинок нематоди *E. excisus*, є вентральна частина тіла. Найбільше личинок виявляли у ділянці міжреберних м'язів, ЕІ –  $47,2 \pm 1,45$  %. Найменш ураженими були стінки внутрішніх порожнистих органів (шлунка та кишок), ЕІ становила  $1,9 \pm 0,13$  % від загальної кількості личинок. Встановлено, що розташування личинок нематод *E. excisus* у тілі риб не залежить від її видової належності.

#### **РОЗДІЛ 4. ВПЛИВ ПАРАЗИТІВ НА ОРГАНІЗМ ХАЗЯЇНА**

На рівні організму паразити можуть викликати у хазяїна різкі і навіть незворотні зміни його гомеостазу. В той же час на популяційному рівні вони виконують роль природного регулятора чисельності, а в екосистемі – стабілізатора [8, 119].

Вплив, що призводить до загибелі хазяїна, досить часто є кінцевим результатом життєдіяльності паразитів. Іноді, як за лігульозу, загибель є бажаним результатом паразито-хазяїнної взаємодії, яка потрібна для переходу до наступного циклу розвитку [66, 130].

Взаємна антагоністичність у системі паразит-хазяїн може закінчитися загибеллю одного з них. Для збудника загибель хазяїна «не є вигідною», оскільки може призвести до елімінації, а відповідно до скорочення репродуктивного періоду та неможливості до продовження циклу розвитку. Як правило, така загибель відбувається при порушенні балансу в паразито-хазяїнній системі. Паразиту необхідно не лише залишитися живим, але й завершити свій цикл розвитку, не причиняючи значної шкоди хазяїну [66].

Інвазування такими паразитами, як трематоди родини *Heterophyidae* або нематоди родини *Diostrophmatidae*, в більшості не викликають помітних розладів у життєдіяльності хазяїна. Однак за високих показників інтенсивності інвазії характер патогенезу загострюється, що часто має місце за епізоотій. Останні часто виникають при підвищенні в силу природних або антропогенних причин чисельності або концентрації хазяїв [335, 339].

Неспецифічний захист проявляється в основному шляхом розвитку запальних реакцій на клітинному і тканинному рівнях. У відповідь на пошкодження тканин і клітин, спричинених паразитами і продуктами їх життєдіяльності, в організмі хазяїна виділяються біологічно активні речовини: серотонін, гістамін, простагландини, які є медіаторами запалення [474]. Вони спричиняють підвищення проникності судин, внаслідок чого виникає інфільтрація тканин лейкоцитами, стази і тромбози в судинах, накопичення в запальному ексудаті специфічних клітин білої крові [229, 316,

536]. Паразити сенсibiliзують організм хазяїна, викликаючи його «алергізацію» та інші імунологічні реакції різних типів [12]. У місцях проникнення паразитів або їх локалізації, формуються сполучнотканинні капсули, які певною мірою ізолюють паразитів від організму хазяїна. Також, завдяки таким механізмам, знижується потрапляння метаболітів та продуктів метаболізму до організму хазяїна [7].

За гельмінтозів імунітет має особливості, відмінні від вірусних чи бактеріальних інфекцій та обумовлюється певними чинниками: переважна кількість гельмінтів не здатна розмножуватися в організмі, але пройшовши складний цикл розвитку, від яйця до статевозрілої особини, значно змінюють свій антигенний склад; гельмінти мають досить великі розміри, тому для їхнього ураження ефективною стає клітинна форма імунітету, як фактор боротьби з боку хазяїна; гельмінти – це конгломерат антигенів, у відповідь на які виділяється велика кількість антитіл; за гельмінтозів імунна відповідь проходить за Th-шляхом, тому в живому організмі розвиваються алергічні реакції [154, 424, 513].

Слід відмітити, що за повідомленнями вчених, проти багатоклітинних паразитів такі фактори клітинного імунітету, як фагоцитоз, є неефективним, оскільки з неушкодженим покривом гельмінта антитіла не взаємодіють. Тому, імунітет за гельмінтозів є частковим і дієвим, переважно проти ларвальних стадій [222, 243, 264, 533]. Так мігруючі личинки нематод, при активній взаємодії з імунними тілами хазяїна, можуть уповільнювати або припиняти свій розвиток. Деякі типи лейкоцитів, зокрема еозинофіли, здатні фіксуватися на мігруючих личинках. Поверхня тіл личинок при цьому піддається впливу лізосомальних ензимів, що сприяє в подальшому більш інтенсивному впливу антитіл хазяїна на паразита. Така оборонна реакція елементів клітинного імунітету досить часто призводить до загибелі паразитів в організмі хазяїна [215, 287, 448]. Гельмінти, які локалізуються в травному каналі, також піддаються впливу клітинного імунітету хазяїна. В

кишковому слизі у великій концентрації містяться ферменти, імуноглобуліни, еозинофіли, лаброцити [234, 458, 533, 611].

Імунна відповідь, за ураження паразитами, розвивається за гуморальним типом. Т-хелпери продукують інтерлейкіни, які викликають посилену проліферацію еозинофілів, лаброцитів та утворення специфічних імуноглобулінів Е, М, А, G. Характерним для гельмінтозів є синтез Ig E, що складають основу алергічних реакцій в організмі за паразитарних хвороб. Фіксуючись на мембрані лаброцитів і базофілів і, згодом, взаємодіючи з антигеном, вони викликають дегрануляцію клітин із виділенням величезної кількості медіаторів запалення: гістаміну, серотоніну, факторів хемотаксису, простагландинів, цитокінів, тощо [222, 224, 266, 463]. Ig E фіксують еозинофіли на поверхні паразитів. Еозинофіли – основні клітини-ефектори, що мають протигельмінтну властивість, оскільки система фагоцитозу не спрацьовує проти гельмінтів великих розмірів. Антитіла блокують роботу ферментних систем паразита, а також запускають каскад реакцій компліменту [80, 388, 474].

Паразити індукують запальні реакції у тканинах, активуючи макрофаги з утворенням цитокінів, включаючи фактор некрозу пухлин (TNF), інтерлейкіни (IL-1, IL-6, IL-8), лізоцим, антимікробні білки та пептиди, ферменти, що провокують утворення оксиду азоту та інші окиснювальні процеси [222, 386, 387].

Так інвазія однорічок коропа ектопаразитами *Argulus foliaceus* та *Lernaea cyprinacea* супроводжується зниженням загальної кількості Т-лімфоцитів і Т-хелперів. За змішаної інвазії водночас спостерігають незначне зниження кількості В-лімфоцитів [120].

Додатковим фактором захисту риб від паразитів є гіперсекреція поверхневого слизу. Вона перешкоджає зараженню, утруднюючи доступ паразитів до епітеліальних шарів, а також видалення їх за допомогою слизу. Поверхневий слиз містить деякі фактори гуморального імунітету: речовини із бактерицидною та бактеріостатичною активністю – імуноглобуліни,

C-реактивний білок, лектини, лізоцим та антимікробні пептиди [210, 296, 325, 351, 386, 583, 585, 595, 596, 620, 628]. Імунна система слизу володіє також лімфоцитами з високою специфічністю пам'яті щодо патогенних клітин [341]. Зокрема, слиз має захисні функції проти опортуністичної мікрофлори та інших патогенних клітин [242, 254, 423, 529, 615]. Lowrey L. і ін. (2015) встановили, що слиз райдужної форелі (*Oncorhynchus mykiss*) володіє вираженим протигрибковим ефектом і, це особливо важливо при ураженні ізоподами, копеподами та іншими паразитичними ракоподібними, які травмують її шкіру [435]. Лектини слизу шкіри риб здатні аглютинувати поверхневі білки кутикули паразитичної нематоди *Heterobothrium okamotoi* і ін. [270, 326, 595, 597].

У взаємовідносинах «паразит-хазяїн» головну увагу приділяють патогенному впливу паразитів на організм хазяїна [524]. Найбільш збалансовані відносини складаються тоді, коли паразити локалізуються в органах травлення хазяїна. Проте незважаючи на такий тип відносин паразити не лише використовують енергетичний потенціал хазяїна, але й здійснюють токсичний вплив продуктами власного метаболізму [30]. Однак паразити можуть наносити й безпосередній негативний вплив на організм хазяїна: це пошкодження, пов'язані із закупоркою і розривами тканин, судин, органів; кровотечі, які спровоковані їх механічним впливом [212, 466]. Паразити можуть травмувати тканини під час міграції. Пошкодження значних масивів тканин неминуче призводить до серйозних порушень фізіологічної рівноваги в організмі хазяїна [30, 526]. Часто хазяїн, намагаючись відмежуватися від паразитів, утворює навколо них захисну капсулу (цисти метацеркаріїв, сполучнотканинні утворення). При намаганні відновити пошкоджені тканини в організмі підвищується активність клітин, що здатні до поділу. Такі зміни нерідко є індукторами початку пухлиноподібних процесів (досить часто спостерігається за ураження печінки і жовчних проток, наприклад, збудником опісторхозу) [17, 384, 389, 395, 504, 581, 582, 598]. Також є відомості, що утворення капсул та пухлин в

організмі хазяїна, є наслідком впливу продуктів життєдіяльності паразитів. Токсичними властивостями володіють: продукти метаболізму паразитів (азотовмісні сполуки); речовини, що утворюються під час руйнування власне паразитів в організмі хазяїна; безпосередньо токсини (кожен паразит продукує свій) [66, 499].

Також, загибель хазяїна може відбуватися за причиною зміни резистентності організму останнього до факторів зовнішнього середовища. Це є поширений варіант паразитарного впливу. Характер впливу на резистентність хазяїна також визначається специфічністю взаємовідносин, що складаються в окремій паразито-хазяїнській системі [30].

Як було зазначено вище, паразити можуть знижувати репродуктивну здатність хазяїна або взагалі виключати його із процесів відтворення, тобто відбувається повна або часткова кастрація. Феномен паразитарної кастрації є надзвичайно поширеним та розглядається як стратегія паразитів, що направлена на забезпечення їм кращих умов для виживання в хазяїні та реалізацію життєвого циклу [68, 370, 412]. Оскільки, наслідки вказаного феномену зменшують або повністю виключають репродуктивні зусилля хазяїна, що значно вивільняє його енергетичні ресурси, які й використовуються паразитами. Так, перебуваючи в тілі молюска, кастрація провокується механічним впливом (редії використовують, як джерело енергії генеративні клітини, відбувається некроз тканин із-за тиску, що викликаний партенітами, які ростуть та розвиваються) [31]. Також, ряд хімічних чинників безпосередньо впливають на репродуктивну здатність молюска-хазяїна. Мова йде про виділення паразитами хімічних сполук, що мають негативний вплив на репродуктивну функцію молюска-хазяїна, – інгібування спермато- та овогенезу [592]. За даними деяких вчених, причиною порушення репродуктивної здатності хазяїна під впливом паразитів, пов'язано із гормональним дисбалансом в організмі заражених молюсків. Під впливом речовин білкової природи, які виділяються нейросекреторними клітинами паразитів, відбувається редукція діяльності альбумінових залоз молюска –



органів, що синтезують багату на поживні речовини рідину, в якій розвиваються яйця та ембріони [154].

Paperna I. і Thurston J. P. (1968), досліджуючи вплив міксоболусів на організм смугастого барбуса (*Barbus lineatus*) з озера Джорджія (Африка), встановили, що окрім викривлення тіла, патогенний вплив паразита поширюється і на репродуктивну функцію: локалізуючись в яєчниках риб, викликає їх паразитарну кастрацію [507].

Сам еволюційний перехід до статевого розмноження в еукаріот був пов'язаний саме із ураження їх паразитами. Така здатність паразитів може бути розцінена, як «управління ресурсами» хазяїна [30, 168, 169].

Окремою категорією взаємодії паразита з хазяїном є поведінкові зміни. Зокрема, маніпуляції з поведінкою хазяїна, які є досить поширеним явищем. Так, маючи досить відчутний вплив на екологію хазяїв, паразити відіграють значну роль в їх еволюції [629]. Під паразитичною маніпуляцією розуміють зміни фенотипу хазяїна, що викликані паразитом та підвищують його пристосованість [309, 523]. Паразитичні маніпуляції це не випадковість в еволюції, а поширений феномен, що має велике значення у тваринному світі [308, 358, 371, 470].

Досить часто ураження сифону або м'язової ноги молюска личинками трематоди призводить до порушення його рухливої здатності та робить більш зручною здобиччю для риб – молюскофагів. У той же час за специфічного паразитарного впливу має місце цілеспрямована дія на нервову систему хазяїна [30].

У випадку поведінкових змін серед уражених паразитами риб, слід відзначити такі особливості: поки паразит не досяг «зрілості» він робить поведінку свого хазяїна більш обережною, а пізніше – здатність хазяїна не уникати хижака (рибоїдного птаха чи ссавця) [238]. При цьому захисна реакція неінвазованих риб залишається приблизно однаковою [506]. Так М. Горко і ін. (2015, 2017) відмічали «маніпулятивні» властивості трематоди *Diplostomum pseudospataceum*, що уражає прісноводних риб [346, 347, 348,

349]. Подібні наукові дані отримані за інвазування райдужної форелі личинками трематоди родини Diplostomidae. Така інвазована риба стає менш рухливою [400].

Паразити можуть підвищувати доступність своїх хазяїв для одних хижаків (або залишати незмінною) і для інших [252, 353]. Іноді паразит буде сприяти тому, щоб хазяїн більшу частину часу проводив у незвичайних для незаражених хазяїв місцях [469, 610]. Паразити здатні змінювати становище хазяїна, зокрема розташування у товщі води. В окремих випадках уражена риба опускається на дно або постійно знаходиться у верхніх шарах води. За ураження кумжі (*Salmo trutta*) із річки Влтава (Чеська Республіка), личинкою *Glochidia* прісноводної перлівниці *Margaritifera margaritifera*, відмічалось її постійне переміщення на глибині водойми, тобто, вона намагалась знаходитись у межах температурних режимів, які були оптимальні для розвитку паразитичного молюска [366].

В інших випадках паразит буде намагатись змінити умови існування. Так трьохголова корюшка, інвазована цестодою *Schistocephalus solidus*, надає перевагу більш теплій воді порівняно із незараженими особинами. Паразит, маніпулюючи поведінковими особливостями риби, змушує залишатися в умовах підвищених температурних режимів, що прискорює його метаболізм та сприяє більш інтенсивному росту і розвитку [443].

Так за диплостомозу у щуки спостерігається зміна активності, навіть у добуванні корму. Крім того, паразити здатні впливати і на ефективність полювання цих риб. Таким чином, паразити можуть впливати як на нижчі трофічні рівні, так і на розвиток захисних властивостей у жертв [346, 348].

За повідомленням О. М. Давидова і ін. (2011), паразити можуть сповільнювати процеси старіння хазяїна та стимулювати його стійкість до стресів [76].

За результатами досліджень паразити здатні виділяти у кров хазяїна водорозчинні речовини (амінокислоти, пептиди, глікопротеїни), які виконують роль антидепресантів та нейромедіаторів. Частина паразитів гине

із-за впливу антитіл, що утворилися на присутність водорозчинних речовин, зокрема на них згубно діє імунна система хазяїна. «Слабких» паразитів на ранніх стадіях розвитку знищують макрофаги і, лише частина їх долає імунний бар'єр хазяїна. За допомогою імунної системи хазяїн регулює чисельність паразитів, а зайвих піддає елімінації [363, 385, 480].

Вчені припускають, що окремі паразити здатні ввести в організм хазяїна «ген довголіття». Це можуть бути гени, які знаходяться у багатьох тканинах та виконують однакові функції в різних організмах. Це гени антиоксидантної системи, регуляторних систем, які контролюють стійкість організму хазяїна до гіпоксемії та гіпоксії. У цьому випадку паразит та хазяїн виступають як елементи саморегульованої відкритої біологічної системи, що об'єднана зв'язками різної екологічної природи. В силу саморегуляції ця система направлена на збереження обох партнерів [10, 77, 130].

Отже, адаптація паразитів до організму хазяїна носить своєрідний характер, оскільки середовище, до якого вони пристосовані є живим організмом, що реагує на проникнення та перебування паразита відповідним чином: запальними реакціями, імунологічними та патофізіологічними пристосуваннями. Саме тому, адаптаційні характеристики паразита виражаються не лише в його морфологічних пристосуваннях, що виробились у процесі коєволюції, а й у здатності долати бар'єри, які створені організмом хазяїна.

### **Експериментальне зараження лабораторних щурів личинками *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatidae)**

Експериментальні дослідження провели у два досліди у червні 2019 року на 35 нелінійних лабораторних щурах, одного віку, масою тіла 190–230 г. У першому досліді визначали референтні значення показників рН шлункового соку лабораторних щурів при введенні різних кількостей 1 % розчину соляної кислоти. Другий дослід ґрунтувався на одночасному

введенні 1 % розчину соляної кислоти та 10 живих личинок нематоди *Eustrongylides excisus*.

Крім того, для виживаності личинок паразитів в організмі лабораторних щурів було запропоновано авторську схему обробки 1 % розчином соляної кислоти для підвищення кислотності їх шлункового вмісту.

За результатами досліджень 1 % розчин соляної кислоти, який вводили до травного канал лабораторних щурів за допомогою ротошлункового зонда. (рис. 4.44).

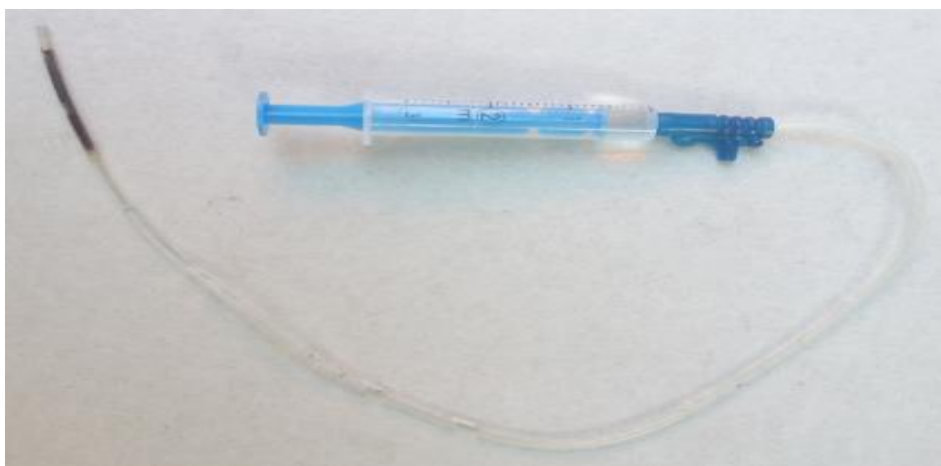


Рис. 4.44 Ротошлунковий зонд готовий до використання

Розчин вводили упродовж 3 діб поспіль, що спричиняло збільшення об'єму шлункового соку та зниження його рН.

Виявлено, що рН шлункового соку інтактних лабораторних щурів був на рівні  $3,7 \pm 0,67$  ( $p > 0,001$ ), а об'єм останнього становив  $2,1 \pm 0,07$  мл ( $p < 0,01$ ). При введенні через ротошлунковий зонд 0,5 мл 1 % розчину соляної кислоти, встановлено зміни рН, які були на рівні  $2,17 \pm 0,1$  ( $p > 0,01$ ), а об'єм шлункового соку становив  $2,47 \pm 0,11$  мл ( $p < 0,01$ ). Введення 1 мл 1 % розчину соляної кислоти в організм дослідних тварин характеризувалось зниженнями рН до  $1,2 \pm 0,13$  ( $p > 0,02$ ) та об'єму шлункового соку –  $2,59 \pm 0,12$  мл ( $p < 0,01$ ). Зниження рН шлункового соку у лабораторних щурів дозволяє зімітувати умови травного каналу природного хазяїна – рибоїдного птаха.

Референтні значення показника рН шлункового соку та його секреції у дослідних тварин наведено у табл. 4.39.

Таблиця 4.39

Референтні значення шлункової секреції дослідних лабораторних щурів за експериментального введення розчину соляної кислоти

№ дослідної тварини	Інтактні тварини		За умови введення 0,5 мл 1 % розчину соляної кислоти		За умови введення 1 мл 1 % розчину соляної кислоти	
	pH	Об'єм шлункового соку, мл	pH	Об'єм шлункового соку, мл	pH	Об'єм шлункового соку, мл
1	3,7	2,2	2,24	2,33	1,16	2,52
2	3,0	2,16	2,04	2,51	1,24	2,71
3	4,6	2,02	2,32	2,49	1,4	2,48
4	3,1	2,11	2,18	2,61	1,08	2,74
5	4,1	2,07	2,11	2,42	1,12	2,5
Середнє значення	3,7±0,67	2,1±0,07	2,17±0,1	2,47±0,11	1,2±0,13	2,59±0,12
M±m	p>0,001	p<0,01	p>0,01	p<0,01	p>0,02	p<0,01

Наступними дослідженнями встановлено залежність виживаності личинок нематоди *Eustrongylides excisus* в організмі експериментально заражених лабораторних щурів від pH шлункового соку. Так за зниження pH виживаність личинок паразитів підвищується. Виживаність в організмі інтактних лабораторних щурів становила 18 %. У лабораторних щурів, яким штучно знижували pH шляхом введення розчину соляної кислоти у дозі 0,5 мл, виживаність личинок паразитів становила 38 %, а тим, яким вводили 1 мл розчину соляної кислоти – 52 %.

За результатами досліджень відзначено позитивний корелятивний зв'язок виживаності личинок нематод у травного каналі дослідних лабораторних щурів від показника pH шлункового соку інвазованих. Тобто, чим нижчий показник pH шлункового соку, тим більше личинок виживають в організмі хазяїна – лабораторного щура (табл. 4.40).

Показники виживаності личинок *Eustrongylides excisus* в організмі лабораторних щурів за експериментального зараження

№ дослідної тварини	Інтактні тварини (кількість личинок, екз)	За умови введення 0,5 мл 1 % розчину соляної кислоти (кількість личинок, екз)	За умови введення 1 мл 1 % розчину соляної кислоти (кількість личинок, екз)	Контроль
1	2	4	7	-
2	3	7	4	-
3	1	2	5	-
4	-	2	6	-
5	3	4	4	-
Загальна кількість виявлених личинок, екз	9	19	26	-
Відсоток виживаності личинок паразита, %	18	38	52	-

Вочевидь, такі результати досліджень, певною мірою, пояснюються біологічними особливостями збудника та власною паразитарною стратегією нематоди *E. excisus*, де в якості дефінітивного хазяїна виступають переважно рибоїдні та хижі птахи ряду Ciconiiformes, Anseriformes, Gaviiformes і Pelecaniformes [490]. Згідно наукових даних показник рН шлункового соку деяких хижих та рибоїдних птахів становить 0,7–1,0. Завдяки таким фізіологічним особливостям травлення птахи здатні перетравлювати кістки, хрящі, луску та інші грубі і важко засвоювані частини тіла риб. Висока кислотність шлункового соку рибоїдних птахів дозволяє використовувати в якості корму також і тканини гідробіонтів, що піддані навіть значному аутолізу [122].

Визначали адаптаційні можливості личинок *E. excises*, що відібрані від тарані, в організмі неспецифічного хазяїна – лабораторного щура. Встановлено, що виживаність личинок у травному каналі лабораторних щурів першої групи становила 4,6 %, другої – 7,3 %, третьої – 12,6 % від їх загальної кількості (табл. 4.41).

Показники виживаності личинок *Eustrongylides excisus* в організмі лабораторних щурів за експериментального зараження

Кількісні характеристики виживаності	I група	II група	III група	IV група
Загальна кількість виявлених живих личинок, екз. (n=150)	7	11	19	Не виявлено
Відсоток виживаності личинок паразита, %	4,6	7,3	12,6	Не виявлено

Примітки: Кожній тварині у трьох дослідних групах введено по 10 личинок *E. excisus*. I група – референтних тварин; II – за умови введення 0,5 мл 1 % розчину соляної кислоти; III – за умови введення 1 мл 1 % розчину соляної кислоти; IV – контроль (введено 0,5 мл фізіологічного розчину).

У процесі сумісної еволюції – коеволуції, ймовірно, нематоди даного виду достатньо добре адаптувалися до екстремальних умов травного каналу дефінітивних хазяїв – птахів.

Організми, які ведуть непаразитичний спосіб життя, в еволюційному відношенні є більш самостійними у процесах розвитку. Тому опосередковано залежать від інших організмів, оскільки вони лише частково можуть скласти їхнє навколишнє середовище. Паразити – прямо залежать від еволюції хазяїна. І тому, в певній мірі, розвиток паразитів носить направлений, дуалістичний характер, оскільки еволюція та їхня стратегія виживання тісно пов'язані з еволюцією специфічного хазяїна. Тобто, за таких умов можна говорити про явище «паралелізму» [82].

Саме тому, цими дослідженнями продемонстровано, що в організмі неспецифічного хазяїна паразит почувається некомфортно. Так про це говорить ступінь виживаності личинок *E. excisus* в інтактних лабораторних щурів (18 %) та за зараження личинками, які попередньо були відібрані від тарані (4,6 %). Показник рН шлункового соку інтактних тварин, що становив  $3,7 \pm 0,67$ , був менш прийнятним для розвитку в травному каналі лабораторних щурів. При зниженні показника рН шлункового соку, що

досягалося введенням різної кількості 1 % розчину соляної кислоти, створювалися умови, які імітували інвазування дефінітивного хазяїна – рибоїдного птаха. Тому, за таких умов, кількість личинок паразитів, що були знайдені під час розтину травного каналу лабораторних щурів, була значно більшою. Такі результати досліджень, безперечно, відображають еколого-фізіологічні взаємовідносини паразита та хазяїна, що склалися упродовж тривалого історичного періоду.

За результатами розтину лабораторних щурів встановлено гострий катаральний та геморагічний гастрит, а також локальний та дифузний перитоніт, як наслідок перфорації личинками *E. excisus* стінки шлунка.

Слід відмітити, що рН шлункового соку у людини становить 0,8–1,5 од. [94]. Тому, враховуючи показники рН, можна стверджувати, що людина заражається збудником еустронгілідозу при споживанні недостатньо термічно та кулінарно обробленої рибної продукції. Ці припущення також підтверджують L. S. Narr і ін. (1996), які вказують, що *E. excisus* є типовим зоонозом [482]. Також, виходячи із результатів наших досліджень, логічним було б припустити, що категорія людей, яка має патологію травного каналу зі зниженням рН шлункового соку, є більш чутливою до зараження личинками *E. excisus*. Такі умови для збудника є більш сприятливі для виживання в організмі нехарактерного хазяїна – людини.

Отже, введення за допомогою зонду у шлунок дослідним лабораторним щурам 1 % розчину соляної кислоти відзначається зниженням рН шлункового соку. Визначено позитивний корелятивний зв'язок між зниженням рН шлункового соку лабораторних щурів і відсотком виживаності личинок паразита.

### **Експериментальне зараження каченят метацеркаріями роду *Cryptocotyle Lühe, 1899* (Trematoda: Heterophyidae)**

Для вивчення анатомо-морфологічних особливостей гельмінта та більш точного визначення таксономічної належності проводили зараження 20



каченят пекінської породи 15-добового віку, масою тіла 285–370 г, метацеркаріями *C. jejuna* і *C. concava*.

Каченят поділили на дві групи, по 10 у кожній. Перша група піддавалася інвазуванню метацеркаріями. Каченятм згодовували відібрані тканини, що містили метацеркарії трематод родини Heterophyidae (*C. jejuna* і *C. concava*) по 100 метацеркаріїв кожному. Друга група каченят була контрольною.

Після експериментального зараження, вже починаючи з третьої доби, у деяких каченят відмічались слабкість, пригнічення та пронос. Слід відмітити, що у рідкому посліді знаходили недорозвинуті трематоди *C. jejuna* і *C. concava*, які вочевидь, елімінувалися під впливом підвищеної перистальтики кишок каченят. У подальшому, починаючи з п'ятої доби, за проносів, елімінація паразитів не фіксувалася. Це, ймовірно, свідчить що з цього часу паразити надійно фіксувалися до слизової оболонки кишок, росли і розвивалися. Загибелі каченят не відмічалось.

Через 25 діб каченят піддавали евтаназії за допомогою наркотизації етиловим ефіром та проводили їх розтин. Визначали зміни в органах травлення та знаходили статевозрілих трематод.

Інтенсивність інвазії у першій групі була неоднаковою та становила: у першого каченяти – 79 марит, у другого – 82 марити *C. jejuna* і *C. concava*. При розтині третього каченяти виявлено 68 екз., четвертого – 92 екз., п'ятого – 77 екз., шостого – 85 екз., сьомого – 90 екз., восьмого – 83 статевозрілих трематод. У дев'ятого та десятого каченят налічували по 87 паразитів відповідно. Таким чином, виживаність трематод у першій групі каченят становила 83 % (табл. 4.42).

Таблиця 4.42

Показники виживаності метацеркаріїв родини Heterophyidae в організмі дослідних каченят за експериментального зараження

№ дослідного каченяти	Перша група	Друга група
1	79	не виявляли

Продовження таблиці 4.42

2	82	не виявляли
3	68	не виявляли
4	92	не виявляли
5	77	не виявляли
6	85	не виявляли
7	90	не виявляли
8	83	не виявляли
9	87	не виявляли
10	87	не виявляли
Загальна кількість виявлених личинок, екз.	830	не виявляли
Відсоток виживаності личинок паразита, %	83,0	не виявляли

Виділених статевозрілих трематод промивали у фізіологічному розчині, фарбували квасцевим карміном, диференціювали в розчині солянокислого спирту, зневоднювали у спиртах зростаючої концентрації, просвітлювали у гвоздичній олії та заливали у бальзам.

За розтину каченят другої групи (контрольної) ознак запалення в органах травлення та гельмінтів не виявляли.

Таким чином, за інтенсивного інвазування каченят у перші кілька діб певна кількість трематод елімінується з послідом.

За паразитування *C. jejuna* і *C. concava* встановлено негативний вплив на організм інвазованих каченят, а саме: слабкість, знижений апетит, діарея, відставання у рості порівняно з контрольною групою. Загибелі каченят за час проведення експериментального зараження не виявлено.

### **Вплив збудників гельмінтозів на організм дослідних тварин, як результат паразито-хазяїнних відносин**

Описано патологічний вплив нематод родини Dioctophymatidae та трематод роду *Cryptocotyle* у лабораторних щурів і каченят за експериментального зараження. У дослідних тварин відмічалися катаральні і геморагічні гастрити та ентерити, токсичні ураження печінки. Встановлено,

що личинки *E. excisus* здатні до перфорації стінки кишкової трубки. Це призводить до перитоніту, абсцедування паренхіматозних органів, гіперплазії селезінки. Досліджено, що наслідками паразито-хазяїнних відносин в організмі потенційного хазяїна, є патологічні зміни різного ступеня важкості.

### **Посмертні зміни у каченят за експериментального криптокотильозу**

За розтину в експериментально заражених каченят реєструвався гострий катаральний та геморагічний ентерит. Вміст кишок заповнений масами брунатного кольору та неприємного запаху. Слизова оболонка кишок складчаста та запалена. Ознаки запалення проявлялися у повнокровності, набряку і гіперемії слизової оболонки. Вона була вкрита великою кількістю тягучого серозно-слизового ексудату та мала студнеподібну консистенцію. Також на поверхні слизової оболонки виявлялися крапкові та полоскоподібні крововиливи (рис. 4.45).

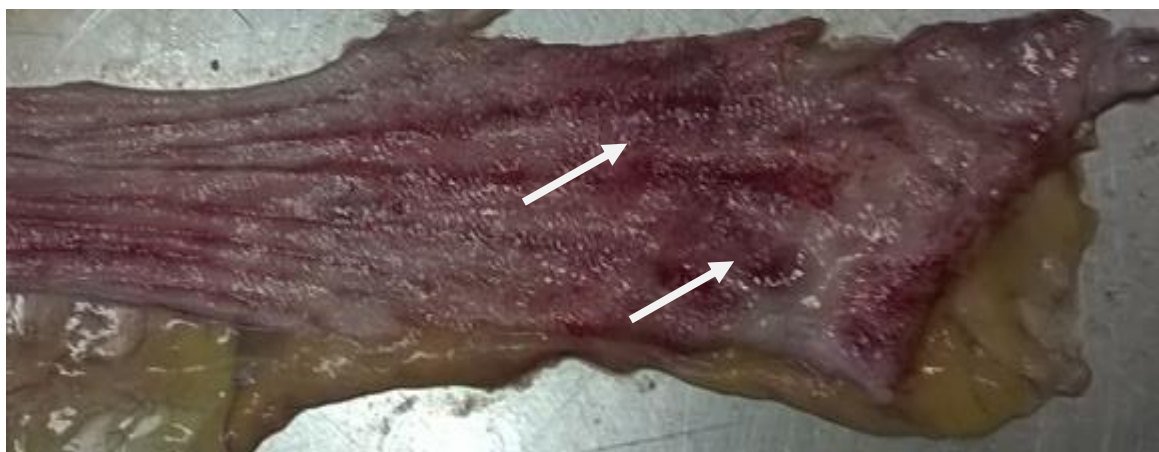


Рис. 4.45 Ознаки гострого катарального ентериту у каченяти

Також відмічалось нерівномірне забарвлення печінки, дряблість, на розрізі паренхіми – реєстрували набряк. Цей процес, вочевидь, є наслідком токсичного впливу паразитів та продуктів їх життєдіяльності на організм дослідних каченят (рис. 4.46).



Рис. 4.46 Печінка дослідного каченяти за експериментального криптокотильозу

На поверхні слизової оболонки кишок, без використання оптичної техніки, добре помітні трематоди, оскільки мають сильно виражену рухливість та чорний екскреторний міхур (рис. 4.47).

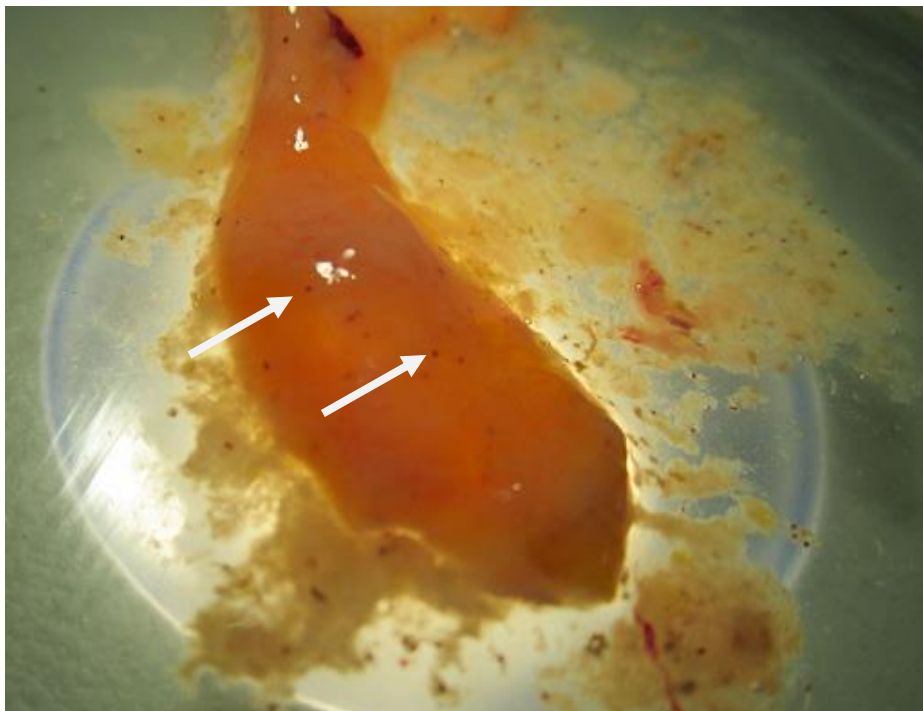


Рис. 4.47 Ділянка тонких кишок каченяти на розтині. Добре помітні трематоди *S. jejuna* і *S. concava* в слизу та на поверхні слизової оболонки

У каченят першої групи виявлено статевозрілих трематод, що локалізувалися у травному каналі. Інтенсивність інвазії була неоднаковою.

Отже, за експериментального зараження каченят збудником криптокотильозу, відмічено ураження їх травного каналу. Посмертні зміни характеризуються запальними процесами у печінці та кишковій трубці: катаральний і геморагічний ентерит.

### **Патологічні зміни у лабораторних щурів за експериментального зараження личинками *Eustrongylides excisus* відібраних від окуня (*Perca fluviatilis*)**

Заражені лабораторні щурі на другу добу проявляли апатію, поїдали корм слабо, або взагалі не споживали його. Більшість тварин були малорухливими та намагалися сховатися у затемнене місце. Шерсть у них скуйовджена та тьмяна. За клінічного огляду тварин помітним було прискорене дихання. Слід відмітити, що починаючи з другої-третьої доби після зараження, у дослідних лабораторних щурів переважав грудний тип дихання, добре вираженою була екскурсія грудної клітини. При незначній пальпації абдомінальної стінки відзначалась її напруженість та болючість. Ближче до п'ятої доби спостережень реакція дослідних лабораторних щурів на пальпацію була менш вираженою. Починаючи з третьої доби спостережень, відмічалось характерне розташування тіла заражених лабораторних щурів у просторі. Тварини перебували в дещо згорбленому стані. Вочевидь, це пов'язано з тим, що за такого розташування тіла, напруження черевної стінки мінімальне, а тому і, інтенсивність больових відчуттів, знижена. На початку другої доби експерименту виявлялася гіперемія вушних раковин: їх почервоніння та підвищення місцевої температури, судинний малюнок добре виражений. Починаючи з третьої-четвертої доби, колір шкірних покривів кінцівок та вушних раковин, набував ціанотичного відтінку. Грудні та тазові кінцівки були холодні. У деяких

тварин під час руху було помітно незначне порушення координації рухів – атаксію; пересувалися вони по клітці дещо похитуючись. Тварини слабо реагували на зовнішні подразники. Слід відмітити, що у деяких тварин при огляді помічалися елементи засохлої крові у носових раковинах, а на крилах носа візуально помітно кірочки ексудату червоного кольору. З другої доби, при проведенні щоденного прибирання, виявлялося різке зменшення кількості фекалій, що можливо, пов'язано з відмовою поїдати корм тваринами на фоні поглиблення патологічного процесу.

За розтину лабораторних щурів встановлено запальні процеси парієтального та вісцерального листків очеревини, що морфологічно проявлялося значною гіперемією та набряком сполучнотканинних елементів. Судини очеревини характеризувалися різко вираженим повнокров'ям. У черевній порожнині визначалася незначна кількість мутно-серозного ексудату (кількість виявленого ексудату коливалась від 0,2 до 0,8 мл). У лабораторних щурів, в яких приживаність личинок паразитів була максимальною, а й відповідно і, патологічний вплив на їх організм найбільшим, у черевній порожнині відмічалась наявність кров'яного ексудату з елементами фібрину. Останній відкладався на поверхні серозної оболонки кишок та внутрішніх органів, у тому числі і, сальника, у вигляді ниток і пластівців. Після зняття пінцетом таких нашарувань відмічалася втрата блиску вісцеральної оболонки. Вона набувала матовості; ділянка під нею була дещо набряклою, з крововиливами. Певна кількість фібрину у формі ниток, пластівців і зерен виявлялася в ексудаті черевної порожнини. Ці патологоанатомічні зміни є характерними для серозно-фібринозного перитоніту (рис. 4.48).



Рис. 4.48 Ознаки дифузного перитоніту в інвазованого щура за еустронгілідозу. Добре візуалізується личинка нематоди *Eustrongylides excisus*

Прояви цієї патології було виявлено у трьох тварин першої групи, що становило 60 % від усіх досліджених. У другій групі лише в одній тварині було встановлено ознаки серозно-фібринозного перитоніту. При розтині, на поверхні травного каналу знаходилися личинки нематоди *E. excisus*, які проявляли всі ознаки життя.

Слизова оболонка кишок мала нерівномірне забарвлення, рожевого кольору, місцями була вкрита дрібними крововиливами. Стінка кишок набрякла. Відмічалися адгезія кишок та парієтальної очеревини. Злипання переважно відбувалося за рахунок фібринозних відкладень. За гнійно-фібринозного перебігу перитоніту відзначали початок сінехіального процесу та злипання петель кишок в єдиний конгломерат. При переміщенні органів травлення спайки відносно легко розшаровувалися. Між такими спайками помітними були формування невеликих міжпетлевих абсцесів (табл. 4.43).

Таблиця 4.43

Виявлені патологічні зміни в організмі лабораторних щурів за експериментального зараження личинками *Eustrongylides excisus*

Клінічні прояви патологічного процесу	I група n (%)	II група n (%)	III група n (%)	IV груп n (%)
Ознаки серозно-фібринозного перитоніту	3 (60)	1 (20)	не виявлено	не виявлено
Ознаки гнійно-фібринозного перитоніту	1 (20)	4 (80)	5 (100)	не виявлено
Утворення мікроабсцесів на поверхні печінки	1 (20)	1 (20)	2 (40)	не виявлено
Адгезія листків очеревини	3 (60)	5 (100)	5 (100)	не виявлено
Ознаки синдрому ентєральної недостатності	2 (40)	4 (80)	5 (100)	не виявлено
Наявність виражених патологій органів грудної порожнини	2 (40)	2 (40)	4 (80)	не виявлено
Ознаки патологічних змін у нирках	2 (40)	4 (80)	5 (100)	не виявлено

Примітки: I група – інтактні тварини; II група – за умови введення 0,5 мл 1 % розчину соляної кислоти; III група – за умови введення 1 мл 1 % розчину соляної кислоти; IV група – контрольна (введено 0,5 мл фізіологічного розчину)

На межі контакту стінки кишок відмічалися великі нашарування фібрину. Слід зауважити, що за важких форм перитоніту фібрин набував інтенсивно-жовтого кольору, тоді як за більш легкої форми – ближче до білого, іноді, з жовтуватим відтінком. Колір вісцеральної оболонки кишок був від інтенсивно-рожевого до вишневого, з ціанотичним відтінком. Виявлялися дрібні крапкові та полоскоподібні крововиливи.

Судинні гілки, що васкуляризують кишкову стінку, були розширені, кровонаповнені та добре контрастували на фоні оточуючих тканин. Ознаки гнійно-фібринозного перитоніту встановлено у лабораторного щура першої групи 1 – 20 %; другої групи – у 4 тварин, що становило 80 % від загальної



кількості; третя група дослідних тварин характеризувалася проявом цієї патології у всіх 5 тварин, тобто 100 %. Поверхня таких ділянок кишок вкрита нальотом сіро-брунатного кольору, який і надає їй специфічної матовості (рис. 4.49).

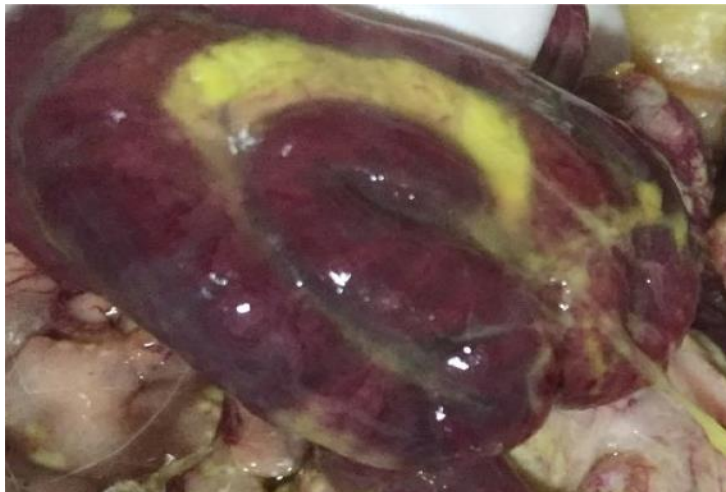


Рис. 3.49 Петля тонких кишок інвазованого щура за гнійно-фібринозного перитоніту

За розтину лабораторних щурів встановлено розширення кишок та переповнення їх газами і вмістом, вочевидь, по причині його вторинної атонії (паралітична кишкова непрохідність) – провідної ознаки перитоніту. Такі кишки мали блідо-рожевий колір, місцями до інтенсивно-червоного (рис. 4.50).



Рис. 4.50 Ділянки кишок лабораторного щура розтягнутих газами та вмістом за перитоніту

Судини стінки серозної оболонки були слабого наповнення із-за того, що переповнені газом кишки створюють напруження стінки та витіснення крові з периферійних судин до судин брижі кишок, яка власне й забезпечує їх васкуляризацію. Це призводить до набряку тканин стінки кишок, порушення мікроциркуляції та збільшення проникності капілярів та власне кишкової стінки. Добре визначаються запальні процеси у тканинах брижі. Ознаки синдрому ентеральної недостатності відмічалися у 3 тварин I дослідної групи, тобто 60 % від загальної кількості. У тварин II та III груп зазначена патологія спостерігалася у 100 %. Характерними були гіперемія та запальний набряк

За огляду тканин печінки встановлено напруженість капсули. На розрізі паренхіма печінки мала дряблу консистенцію, а краї випинались за межі капсули органа, що свідчить про набряк. Під капсулою органа макроскопічно виявлялася велика кількість абсцесів (рис. 4.51).



Рис. 4.51 Діафрагмальна поверхня печінки лабораторного щура за перитоніту. Добре помітна велика кількість мікроабсцесів

Ця патологія була знайдена у всіх трьох груп: I та II – у 1 тварини, відповідно (20 %), III – у 2 тварин (40 %). За розтину було встановлено переповнення загального жовчного ходу жовчю.

За дослідження порожнистих органів, зокрема шлунку, встановлено гостре катаральне та геморагічне запалення. Поверхня слизової оболонки шлунка набрякла, гіперемійована, стінка потовщена (рис. 4.52).



Рис. 4.52 Слизова оболонка шлунка лабораторного щура. Добре помітні запальні явища та перфорація стінки гельмінтом

При натискуванні на зріз стінки шлунка помітним було витікання студнеподібного ексудату з домішками крові. Також помітним було розширення судин, що створювало характерний «судинний» рисунок слизової оболонки. Місцями, переважно на фундальній поверхні шлунка, відмічалися перфорації в стінці, які додатково обмежувалися запальними валіками. На поверхні слизової оболонки шлунка виявлялася велика кількість серозно-слизового ексудату, а також відмічалась наявність крапкових та полоскоподібних крововиливів.

Відмічалися морфологічні зміни в селезінці: в деяких випадках вона була зморщеною та зменшеною, але частіше збільшеною у розмірах. Пульпа органа напружена, зскрібок на розрізі був рясним, досить часто однорідної консистенції, мазеподібним. Нирки характеризувалися ішемічними проявами у корковому шарі та різким повнокров'ям мозкових пірамід, що створювало досить контрастний малюнок. Патологію нирок у I групи виявляли у двох тварин, кількість уражених становила 40 %. У II групі заражених тварин

відмічалися аналогічні показники, як і у I групі. У III групі ознаки ураження нирок встановлено у 4 тварин, тобто у 80 %.

Органи грудної порожнини також зазнавали змін. Легені, у деяких випадках, набували від інтенсивно-рожевого кольору до блідо-червоного, не рівномірно забарвлені, були повнокровними, на розрізі із бронхів при натисканні виділявся пінистий кров'яний ексудат, що свідчило про набряк. За обстеження серця відмічалися крапкові крововиливи з внутрішнього боку перикарду, в товщі міокарду та на поверхні епікарду. Ці патології було відзначено у I та II групах – по 2 тварини (40 %) відповідно. III група інвазованих лабораторних щурів характеризувалася вираженими патологіями органів грудної порожнини у 4 тварин, що становило 80 % від загальної кількості.

Так у процесі досліджень після введення личинок *E. excisus* до травного каналу групи інтактних лабораторних щурів, після проходження часу очікування, було знайдено лише 9 екз. Виживаність личинок паразита в організмі дослідних тварин зазначеної групи становила 18 %. Слід зазначити, що в однієї тварини цієї групи, після розтину, не виявлено жодної личинки. Вочевидь, приживання личинок паразитів у травному каналі лабораторного щура не відбулося, оскільки вони загинули та елімінувалися.

Майже будь-який деструктивний процес у черевній порожнині супроводжується запальною реакцією, в залежності від ряду умов, ускладнюється локальним або дифузним перитонітом.

У досліджуваних лабораторних щурів за патологоанатомічного розтину відзначалися запальні явища вісцеральної і парієтальної очеревини та відкладання фібрину у вигляді ниток, пластівців і зерен, наявність ексудату.

У патогенезі перитоніту одним із важливих факторів є прогресування хвороби з синдромом кишкової (ентеральної) недостатності. Внаслідок рефлекторного симпатико-тонічного пригнічення моторики органів травлення виникає атонія кишок, що призводить до розтягнення їх газами і вмістом [559]. Цю типову ознаку – порушення моторно-евакуаторної

дисфункції, встановлено під час аутопсії інвазованих збудником еустронгілідозу лабораторних щурів. Наслідком перерозтягнення кишок є розвиток больового та токсичного шоку. Так, за результатами експериментального інвазування, дисфункція проявлялася накопиченням газів та фекалій у просвіті кишок.

Слід відзначити механічне порушення стінки шлунка та кишок личинками нематоди *E. excisus*, яке призводило до гострих запальних явищ стінки порожнистих органів черева, зокрема шлунка. Перфоруючи стінку шлунка та кишок, паразити відкривають «ворота інфекції» та створюють умови для потрапляння останніх до позакишкового простору – на поверхню парієнтального та вісцерального листків очеревини.

В токсичний та термінальний періоди перитоніту відмічається значне ослаблення скоротливої здатності міокарда. І по мірі наростання інтоксикації, порушення кровообігу посилюється. Імобілізація діафрагми із-за метеоризму погіршує вентиляцію легень та сприяє застійним і запальним явищам в органах грудної порожнини [559]. Саме тому були виявлені патологічні зміни серця у вигляді крововиливів на його оболонках та ознаки застійної гіперемії легень.

Формування абсцесів в організмі лабораторних щурів призводить до персистування інфекції у тканинах.

Паралітична непрохідність травного каналу унеможлиблює процес повноцінно споживати корм, що в кінцевому результаті призводить до порушення обмінних процесів, електролітного балансу та швидкого виснаження організму тварин.

Отже, інвазування лабораторних щурів збудником еустронгілідозу, призводить до важких патологічних станів. Зазначений збудник є таким, що представляє небезпеку зараження ссавців і, зокрема людини.

## **Патологічні зміни у лабораторних щурів за експериментального зараження личинками *Eustrongylides excisus*, відібраних від тарані (*Rutilus rutilus*)**

Експериментальні дослідження проведено у серпні 2019 року на 60 нелінійних лабораторних щурах, віком 3,5 місяці, масою тіла 190–230 г. Лабораторних щурів розподілили на чотири групи, по 15 тварин у кожній, за принципом аналогів та заражали личинками нематоди *Eustrongylides excisus* (L3–L4), відібраних від тарані (*Rutilus rutilus*), шляхом орального введення через ротошлунковий зонд. Спостереження тривали 5 діб. По закінченню терміну очікування проводили евтаназію шляхом введення внутрішньоочеревинно розчину тіопенталу натрію із розрахунку 0,015 г/кг тварини та виконували патологоанатомічний розтин. Визначали кількість і відсоток личинок, що вижили в організмі лабораторних щурів та оцінювали патологоанатомічні зміни за експериментального еустронгілідозу.

За клінічного дослідження експериментально заражених тварин на другу-третю добу відмічалось пригнічення їх загального стану. Тварини були малорухомими, більше спали, ховалися в більш затемнене місце. Шерсть тьмяна та скуйовджена (I група – 40 %, II група – 53,3 % і III група – 73,3 %). Відмічалось погіршення апетиту у лабораторних щурів та поступова його відсутність до третьої-четвертої доби (I група – 40 %, II група – 66,6 % і III група – 80 %). За детального обстеження тварин встановлено тахіпное. Дихання мало переважно черевний тип. По клітці лабораторні щури пересувались уповільнено та були дещо у згорбленому стані. Вони намагалися більше перебувати у лежачому положенні, нерухомо. У деяких тварин відмічалось здуття черевної порожнини, яке спостерігалось на другу-третю добу (I група – 20 %, II група – 33,3 % і III група – 33,3 %). Починаючи з другої доби, у тварин з'явилася діарея (I група – 33,3 %, II група – 40 % і III група – 53,3 %). Фекалії мали жовто-брунатний колір, були рідкими та з міхурцями газу. У таких тварин ділянка анального отвору була забруднена фекаліями. Слід відмітити характерну поведінку лабораторних щурів, у яких

зафіксовано діарею: при намаганні вилизувати забруднені ділянки тіла вони довго і повільно підбирали зручну позу та завмирили у ній. При пальпації черевної стінки відмічалася її напруженість та болючість (I група – 13,3 %, II група – 46,6 % і III група – 60 %). За зовнішнього огляду виявлено незначне почервоніння вушних раковин (табл. 4.44).

Таблиця 4.44

Виявлені клінічні зміни у лабораторних щурів за експериментального зараження нематодою *Eustrongylides excisus*

Клінічні прояви	I група n (%)	II група n (%)	III група n (%)	IV груп n (%)
Пригнічення загального стану	6 (40)	8(53,3)	11 (73,3)	не виявлено
Втрата апетиту	6 (40)	10 (66,6)	12 (80)	не виявлено
Ознаки вираженої болючості черевної стінки	2 (13,3)	7 (46,6)	9 (60)	не виявлено
Ознаки здуття черевної порожнин	3(20)	5 (33,3)	5 (33,3)	не виявлено
Розлади функції травного каналу (діарея)	5 (33,3)	6 (40)	8 (53,3)	не виявлено
Покращення клінічного стану	3 (50)*	3 (30)*	5 (41,6)*	не виявлено

Примітка:\* – % по відношенню до кількості тварин, що мали ознаки захворювання.

У деяких тварин першої, другої та третьої груп відмічалосся після другої-четвертої доби експерименту покращення загального клінічного стану: з'явився апетит, рухливість, зникли здуття та болючість черевної стінки (I група – 50 %, II група – 30 % і III група – 41,6 %). Проте такі тварини виглядали дещо виснаженими.

За патологоанатомічного розтину експериментально заражених лабораторних щурів виявлено макроскопічні ознаки серозно-фібринозного перитоніту. Так ознаки перитоніту були в однієї тварини I групи (6,66 %), у II групі – 33,3 % мали запалення очеревини, а у тварин III групи – 53,3 %. Відмічено накопичення серозно-фібринозного ексудату. Ексудат був мутний, з домішками крові, дещо опалесціюючим; виявлялися елементи фібрину у формі зерен та ниток. Проте якісні та кількісні характеристики фібрину

варіювалася. За дослідження відмічено коливання об'єму ексудату від 0,3 до 2,2 мл. Парієнтальний листок очеревини тьмянний, гіперемійований та має ціанотичний відтінок, судинний малюнок виразний. Відмічались злипання петель кишок; брижа за допомогою спайок сполучалася із вісцеральним та парієнтальним листками очеревини. Адгезія листків очеревини виявлялася в однієї тварини I групи – 6,66 %, у II групі – 26,6 % та III групі – 46,6 %. За механічного роз'єднування місць злипань помітним було утворення дефекту з нерівними бахромчатими краями. На поверхні таких дефектів, відразу після механічного розшарування, з'являлися дрібні краплі ексудату рожево-жовтого кольору. Переважна кількість сінехій знаходилася в епігастральній ділянці черевної порожнини та ділянці мечоподібного хряща. Між поверхнями петель кишок, що контактували між собою, реєструвалося відкладання фібрину, від блідо- до інтенсивно-жовтого кольору. Тканина брижі була набряклою, інфільтрована серозним ексудатом, на поверхні помітне налипання ниток фібрину та крапкові крововиливи, кровоносні судини брижі значно ін'єктовані кров'ю. В місяцях, де тканини брижі контактують між собою, відмічалася адгезія поверхонь, що мали вигляд складчастості. В черевній порожнині (позакишковому просторі) реєструвались живі та мертві личинки, які розміщувалися між петлями кишок або безпосередньо контактували з парієнтальним листком очеревини.

За посмертного дослідження органів травного каналу відмічалася здуття кишок, переповнення їх газами та вмістом. Поверхня кишок та шлунку вкрита нальотом із-за чого втрачався її блиск (рис. 4.53).





Рис. 4.53 Ознаки серозно-фібринозного перитоніту. Добре візуалізується ділянка товстої кишки, що переповнена газами та вмістом

На поверхні стінки кишок відмічалися гіперемія, дрібні петехіальні крововиливи та відкладання дрібнодисперсних елементів фібрину. В місцях проходження магістральних судин – помітно їх розширення. Інтенсивність забарвлення поверхні кишок була нерівномірною: від блідо-рожевого до інтенсивно- червоного кольору.

На розтині шлунка та кишок встановлено ознаки катарального запального процесу. Шлунок заповнений неоднорідними кормовими масами та мутно-сірим вмістом. Відзначалися набряк та гіперемія слизової оболонки шлунка. Стінка шлунка була дещо потовщена, у фундальній частині інфільтрована мутним ексудатом, слизова оболонка вкрита великою кількістю серозно-слизового ексудату. Переважно на верхній межі дна шлунка відмічалися перфорації, які оточені незначним запальним валиком тканин слизової оболонки. Виявлялися крапкові крововиливи на внутрішній оболонці шлунка. Патології органів травного каналу відмічались у 26,6 % (4) I групи, 46,6 % (7) – II групи та 66,6 % (10) – III дослідної групи лабораторних щурів. Досліджуючи вміст шлунка, знаходили нематод *E. excisus*, які проявляли ознаки життя: були рухливими, під час механічного подразнення їх активність підвищувалася. Досить часто знаходили мертвих личинок нематод. Вони білого або біло-сірого кольору, кутикула поверхні їх тіла мала

дещо мацеровану та рихлу структуру. Проте цілісність їх тіла була збережена (рис. 4.54).

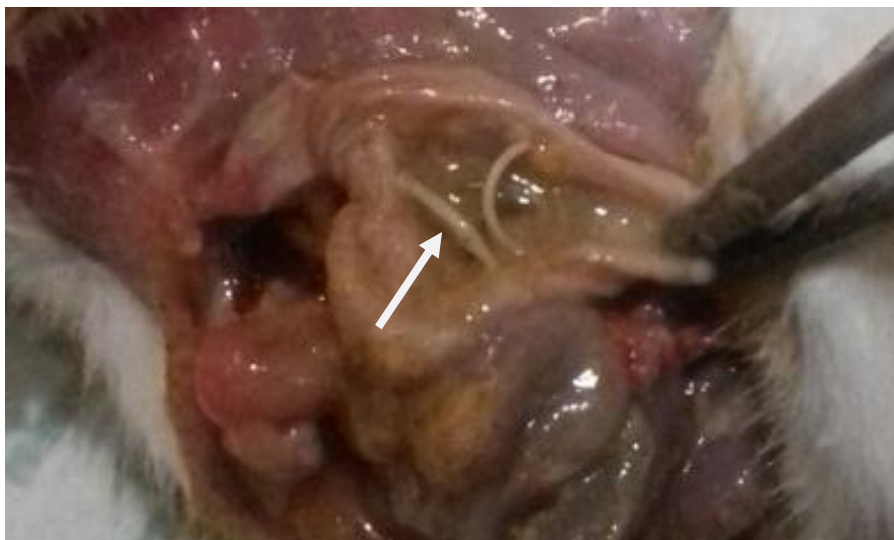


Рис. 4.54 Мертва личинка *Eustrongylides excisus* (знебарвлене тіло) у порожнині шлунка

За розтину тонких кишок виявлялось незначне потовщення стінки та гіперемія слизової оболонки. Вміст кишок брунатно-жовтого кольору та складався із напівперетравлених залишків корму, запального ексудату і великої кількості пухирців газу. Такі зміни є характерними для гострого катарального ентериту. Також, як у кишковому і, рідко шлунковому вмісту, виявлялись фрагменти личинок нематод. Ці фрагменти мали вигляд неповністю перетравленої кутикули тіла; відмічались головний або хвостовий кінці личинок, які сполучені ниткоподібною перетяжкою. Також виявлялися патологоанатомічні ознаки катарального коліту.

Паренхіма печінки темно-червоного кольору, повнокровна та набрякла. Макроскопічно відмічалась неоднорідність забарвлення тканин печінки, специфічна мозаїчність. За більш детального огляду виявлено горбкуватість поверхні органу. Така горбкуватість була утворена із-за набряку тканин навколо одиничних перфорацій капсули печінки. Перфорації були орієнтовною глибиною 1–1,5 мм. Досліджуючи детально отвори, встановлено крововиливи та значну інфільтрацію кров'ю тканин навколо зазначених перфорацій. Іноді відмічались лише незначні крапкові крововиливи без проникаючого пошкодження капсули печінки. Переважна

кількість вказаних перфорацій встановлена на вісцеральній поверхні печінки і лише в одному випадку зареєстровано два отвори на діафрагмальній поверхні. Такий випадок виявлено лише в однієї тварини III групи. На розрізі органа краї виверталися. Тканина печінки була нещільною. Встановлено переповнення магістральних та периферійних жовчних ходів жовчю. Остання була зелено-коричневого та зелено-жовтого кольору, в'язкою за консистенцією.

Селезінка значно збільшена в розмірі. У деяких випадках відмічалось згинання її каудального краю навпіл. Найчастіше таке явище спостерігалось у лабораторних щурів, в яких реєструвалось переповнення кишок газами та вмістом. Вочевидь, це пов'язано із підвищенням внутрішньочеревного тиску. За більш детального огляду було встановлено, що селезінка має дещо зів'ялу консистенцію (рис. 4.55).



Рис. 4.55 Спленомегалія у лабораторного щура за експериментального зараження личинками *Eustrongylides excisus*

На розрізі відмічалась повнокровність органа. Зскрібок пульпи був рясним. Збільшення селезінки відмічалось у 20 % (3) тварин II групи та 26,6 % (4) тварин III групи. Серед тварин I групи цієї патології не зареєстровано.

Ниркова капсула легко знімалась з органа. На розрізі паренхіми відмічалась нечіткість малюнка межі кіркової та мозкової зон. Кіркова зона анемічна, з кровоносними судинами слабкого наповнення. Мозкові піраміди,

навпаки, відрізнялись контрастним кольором тканин. Морфологічні зміни у нирках відмічались у тварин II та III груп – 13,3 (2) та 26,6 % (4) відповідно. У тварин I групи макроскопічних патологій нирок не зареєстровано.

Також, відмічались зміни в органах грудної порожнини, а саме в легенях і серці. Легені були неоднорідного кольору, від блідо-рожевого до рожево-червоного. На розрізі у бронхах великого калібру відзначалась піниста в'язка рідина. На внутрішній поверхні перикарду та ендокарді виявлено поодинокі петехіальні крововиливи. Ураження органів грудної порожнини було відмічено у тварин II групи – 26,6 % (4) та III групи – 40 % (6) (табл. 4.45).

Таблиця 4.45

Виявлені патологічні зміни в організмі лабораторних щурів за експериментального зараження личинками *Eustrongylides excisus*

Клінічні прояви патологічного процесу	I група n (%)	II група n (%)	III група n (%)	IV груп n (%)
Ознаки серозно-фібринозного перитоніту	1 (6,66)	5 (33,3)	8 (53,3)	не виявлено
Адгезія листків очеревини	1 (6,66)	4 (26,6)	7 (46,6)	не виявлено
Ознаки ураження травного каналу	4 (26,6)	7 (46,6)	10 (66,6)	не виявлено
Наявність виражених патологій органів грудної порожнини	не виявлено	4 (26,6)	6 (40)	не виявлено
Ознаки патологічних змін у нирках	не виявлено	2 (13,3)	4 (26,6)	не виявлено
Ознаки спленомегалії	не виявлено	3 (20)	4 (26,6)	не виявлено

Примітки: I група – референтні тварини; II група – за умови введення 0,5 мл 1 % розчину соляної кислоти; III група – за умови введення 1 мл 1 % розчину соляної кислоти; IV група – контрольна група (введено 0,5 мл фізіологічного розчину).

Слід відмітити, що у деяких дослідних тварин відмічалось спочатку погіршення клінічного стану (відсутність апетиту, виражена болючість черевної стінки, здуття черевної порожнини, діарея). Проте, починаючи з

третьої-п'ятої доби спостережень, відмічалось покращення стану. У таких тварин з'явився апетит, вони ставали більш рухливі, зникли ознаки діареї. У лабораторних щурів, у яких відмічалось покращення клінічного стану, за патологоанатомічного розтину виявлено ознаки гострого катарального запалення в шлунку і тонких кишках. За дослідження товстих кишок встановлено ознаки катарального запалення з підгострим перебігом. Відмічалось скупчення рідких фекалій з міхурцями газу у порожнині кишок. Вміст був брунатно-жовтого кольору. У вмісті кишок знаходились мертві личинки паразитів, проте переважали їх фрагменти. В деяких тварин на фундальній поверхні шлунка відмічалися крапкові крововиливи в товщі стінки, але без порушення цілісності порожнистого органу. У таких тварин ознак перитоніту не виявлено. На поверхні печінки реєструвалась неоднорідність забарвлення паренхіми органу: від світло-червоного до темно-вишневого кольору.

За результатами іхтіопатологічного дослідження виявлено личинок нематод, які за показниками морфометрії та кольором відрізнялися від тих, що були описані в наукових роботах ряду авторів [242]. Так личинки *E. excisus*, що виявлені в тарані з Дніпро-Бузького лиману, мали максимальну довжину до 22 мм та товщину – від 0,5 до 0,8 мм. Згідно з результатами досліджень виявлено личинок *E. excisus* у тілі хижих видів риб (щука, судак і окунь), які виловлені в акваторії Дніпро-Бузького лиману. Личинки мали насичений червоний колір з максимальною довжиною до 55 мм та товщиною тіла в різних ділянках від 0,5 до 0,8 мм [344].

Таким чином, показники морфометрії личинок *E. excisus* дещо різняться. Ймовірно, це залежить від географічного розташування водойми з якої відбирали рибу для досліджень, температури навколишнього середовища (сезон року) і що, вочевидь, є немаловажливим – видова належність проміжного хазяїна паразита [104]. Переважна більшість джерел повідомляє про встановлення паразитозу саме серед хижих видів риб (щука, судак, окунь, сом, бичкові риби) [139, 466, 490].

За експериментального зараження лабораторних щурів збудником еустронгілідозу було відмічено зміни загального клінічного стану (погіршення та відсутність апетиту, зниження рухової активності, болючість та здуття черевної порожнини, діарея).

За результатами проведеної аутопсії лабораторних щурів, що були піддані еутаназії, встановлено ознаки запалення парієнтального та вісцерального листків очеревини – серозно-фібринозний перитоніт. Відзначали скупчення серозного ексудату з елементами фібрину. Як результат перитоніту, виявлено адгезію листків очеревини, петель кишок та брижі. У черевній порожнині знаходили мертвих та живих личинок *E. excisus*. Слід відзначити крапкові крововиливи під капсулою печінки та в товщі її паренхіми, місця перфорації капсули (результат механічного пошкодження органу личинками). Характерним є те, що переважну більшість личинок та їх фрагментів, а також найбільш виражені патологічні процеси, встановлено в епігастральній ділянці та локації мечоподібного хряща. Це явище пов'язане із тим, що топографічно шлунок та тонкі кишки розташовані саме в цій ділянці. Оскільки личинки, потрапляючи до початкового відділу травного каналу, відразу починають здійснювати свій патогенний вплив – травмують стінки шлунка і кишок, індукуючи запальні процеси не лише в їх порожнині, але й позакишковому просторі черевної порожнини. На розтині виявлено ознаки катарального гастриту, ентериту і коліту. Ці патологічні зміни є результатом механічного, токсичного та інокуючого впливу паразитів на слизові оболонки шлунка і кишок дослідних тварин. Слід відзначити явище спленомегалії, яке вочевидь, є результатом захисної реакції організму на інокуляторний вплив паразитів.

Патології органів грудної порожнини і нирок слід розглядати, як вторинні явища та наслідок патологічного впливу личинок паразита на лабораторних щурів. Живих або мертвих личинок у грудній порожнині нами не виявлено.

Подібні експериментальні дослідження були проведені D. Shirazian et al. (1984) та L. A. Barros et al. (2004), які за експериментального зараження кролів нематодами *Eustrongylides* sp. та *Eustrongylides ignotus* Jäegerskiold, 1909, відмічали запальні явища органів черевної порожнини: перитоніт та утворення гранульом на поверхні печінки. Автори повідомляють про гіперемію слизової оболонки шлунка з ділянками некрозу в центрі; наявність абсцесів у черевній порожнині та паразитів у грудній порожнині [239, 562]. За результатами наших досліджень також відмічено крововиливи, катаральне і геморагічне запалення слизової оболонки шлунка, але утворення некротичних ділянок у місцях перфорації личинок паразита не відмічалось.

Cole R. (2013) вказує на запалення слизової оболонки травного каналу рибоїдних птахів за патологоанатомічного дослідження при ураженні нематодами *Eustrongylides* sp. Встановлено утворення каналів у товщі слизової оболонки, в яких розміщувалися живі та мертві паразити, або їх фрагменти; відзначено наявність перфорації стінки травного каналу та, як результат, втрата цілісності порожнистого органу – перитоніт. Автором досліджень вказано на наявність товстостінних фібринозних гранульом з некротичним центром та нематодами всередині [293].

За нашими дослідженнями відзначено випадки покращення загального стану експериментально заражених тварин. За патологоанатомічного розтину таких лабораторних щурів, живих паразитів не встановлено. Характерним є також і те, що в тварин цієї групи, не виявлено важких патологічних станів, зокрема і, перитоніту.

За результатами досліджень виживаність паразитів в організмі лабораторних щурів становить у I групі – 4,6 %, II групі – 7,3 % та III групі – 12,6 %.

Вживаність личинок *E. excisus*, які були відібрані від окуня (*Perca fluviatilis*), у I групі становить 18 %, II групі – 38 % та III групі – 52 %. Також, у більшості заражених тварин відзначались важкі прояви патології (серозно-фібринозний та гнійно-фібринозний перитоніт). Порівнюючи результати

попередніх та нинішніх досліджень, можна зробити висновок, що виживаність личинок паразита в організмі тварин залежить від того, хто є проміжним хазяїном для нього. Личинки нематоди *E. excisus*, які були відібрані від тарані і окуня, також різнилися за показниками морфометрії та кольором. Тому, можна стверджувати, що паразит, розвиваючись в організмі неспецифічного проміжного хазяїна (тарані), не досягає розміру та кольору, які він може набути в організмі специфічного хазяїна (хижі види риб). Також, нематода *E. excisus*, паразитуючи в організмі тарані, знижує рівень своєї патогенності.

Оскільки, патогенність слід розглядати з точки зору однієї з характеристик паразита реалізувати свою специфічну дію на організм хазяїна, тобто здатність викликати певну, властиву лише цьому збуднику хворобу. Ступінь патогенності може змінюватися за тривалого впливу різних умов середовища. Крім того, його можна штучно посилити або послабити [405].

Адаптація паразита до хазяїна, в деяких випадках, набула настільки вузько специфічного характеру, що окремі із них види можуть існувати та завершувати свій цикл розвитку лише в певних організмах-хазяях [81].

Отже, личинки нематод *E. excisus*, паразитуючи в організмі тарані, втрачають свою патогенність. Так зменшується відсоток їх виживаності, а також кількість випадків патологічного прояву та важкість; зареєстровані випадки абортивного перебігу хвороби з подальшою елімінацією збудника із організму; відновлення загального клінічного стану (порівнюючи із результатами інвазування лабораторних щурів личинками, які були відібрані від окуня). Адаптація паразита до організму неспецифічного хазяїна також відображається і на морфометрії останнього (зменшення розмірів, інтенсивності фарбування личинок).



## Гістологічні зміни в організмі лабораторних щурів за експериментального інвазування личинками *Eustrongylides excisus*

За гістологічного дослідження зразків патологічного матеріалу від експериментально інвазованих лабораторних щурів, спостереження за якими тривало 15 діб, було отримано наступні результати.

За дослідження головного мозку встановлено, що структура мозочка не порушена, його одиночні судини нерівномірного кровонаповнення, але більшість судин крові не містять. Стінки даних судин та їх периваскулярні простори незначно просякнуті дрібними скупченнями еритроцитів. Встановлено нерівномірне розрихлення речовини мозочка, набубнявіння грушоподібних нейронів, розширення деяких перицелюлярних просторів. М'які мозочкові оболонки частково збережені у вигляді дрібних шматочків, звичайні судини оболонок крові не містять. Стовбур головного мозку містив нерівномірного кровонаповнення судини, а в деяких судинах виявлялися групи лейкоцитів. Речовина мозку нерівномірно розрихлена, нейрони часто набухлі, групи нейронів мали вигляд клітин-тіней. Місцями реєструвалися явища нейронофагії, активація глії, різке розрихлення субпіальних маргінальних відділів речовини стовбура головного мозку (рис. 4.56 – 4.57).

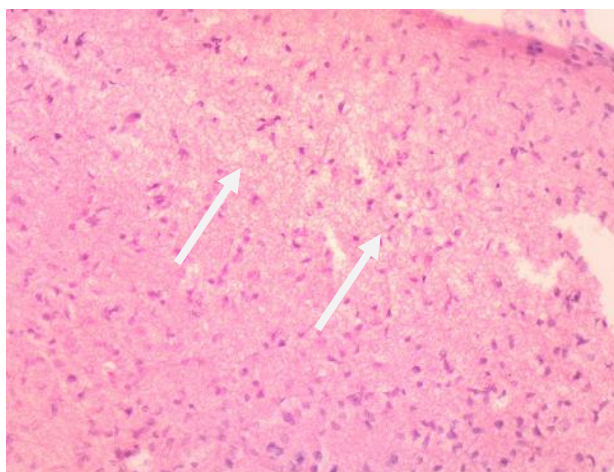


Рис. 4.56 Нерівномірне розрихлення нейроглії речовини головного мозку (зб. x100)



Рис. 4.57 Набубнявіння та нейробіоз нейронів головного мозку (зб. x100)

Отже, встановлено морфологічні ознаки гіпоксично-ішемічного ураження речовини стовбура головного мозку у вигляді змін нейронів

(нейронофагія, набубнявіння нейронів, клітини-тіні) та набряку мікронейроглії; набубнявіння речовини мозочка.

За гістологічного дослідження серця було виявлено, що епікард розрихлений, з набряком, одиночні вени та одиночні артерії містять скупчення еритроцитів. Часто епікард інфільтрований лімфоцитами, одиночними макрофагами, групками лейкоцитів, одиночними плазмоцитами. Судини міокарда нерівномірного кровонаповнення, в деяких судинах міокарда відмічаються групки лейкоцитів. Стінки окремих вен міокарда та їх периваскулярні простори нерівномірно просякнуті рихлими та щільними скупченнями еритроцитів, нерівномірне розрихлення проміжної та периваскулярної тканини. Одиночні артерії міокарда частково спазмовані, ядра в їх стінках переорієнтовані. Помітними були кардіоміоцити, що мали нерівномірне зафарбування, звичайних розмірів. Проте місцями групки кардіоміоцитів були фрагментовані. В деяких полях зору виявлялися групки кардіоміоцитів з гомогенізованою цитоплазмою, що втратили поперечну посмугованість. Ядра у них не візуалізуються або були блідо зафарбовані, у вигляді тіней. Тобто, за експериментального зараження лабораторних щурів збудником еустронгілідозу відмічали морфологічні ознаки гострої серцево-судинної недостатності у вигляді гострих ішемічних змін у міокарді; ознаки гострого розладу кровообігу в судинах міокарда, що проявлявся у формі часткового спазму артерій міокарда та набряку його інтерстиційної тканини; вогнищевої фрагментації кардіоміоцитів. Також зареєстровано гостре гнійне запалення епікарду (гострий гнійний ендокардит) (4.58).

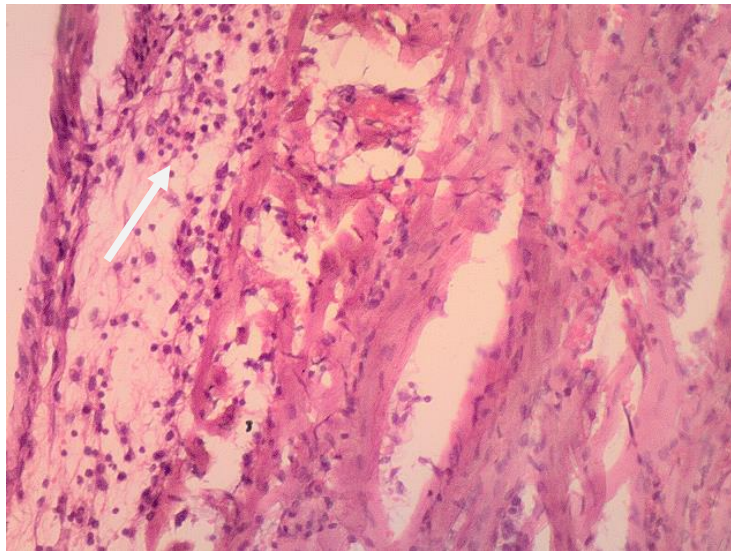


Рис. 4.58 Ознаки гострого гнійного ендокاردиту. Відмічається інтенсивна інфільтрація лейкоцитами тканин серця (зб. x200)

За еустронгілідозу в легенях відмічали, що судини строми та міжальвеолярних перетинок нерівномірного кровонаповнення, місцями стінки судин та їх периваскулярні простори були незначно просякнуті рихлими скупченнями еритроцитів. Стінки одиночних артерій строми та периваскулярні простори просякнуті фібрином (фібриноїдне набухання стінок судин). У судинах строми групи лейкоцитів, в інтерстиції легень нерівномірна лейкоцитарна інфільтрація. Було відмічено різке розрихлення периваскулярної та перибронхіальної строми. За вивчення гістологічних зрізів реєстрували дистелектаз частини альвеол, а інші альвеоли були різко емфізематозно розширені, аж до розриву міжальвеолярних перетинок, з дрібними крововиливами в окремих місцях; групи альвеол знаходилися у стані спадання (ателектазу). Деякі малі бронхи частково спазмовані, в частині малих бронхів епітелій був десквамований. В просвіті одиночних малих бронхів реєстрували рожеві слизисті маси. В одиночних полях зору перибронхіально були встановлені крововиливи, представлені щільними скупченнями еритроцитів, без клітинної реакції. Епітелій середніх бронхів був частково десквамований, бронхи частково спазмовані, перибронхіальна строма нерівномірно інфільтрована лімфоцитами, групами лейкоцитів, одиночними макрофагами та плазмоцитами (рис. 4.59–4.60).

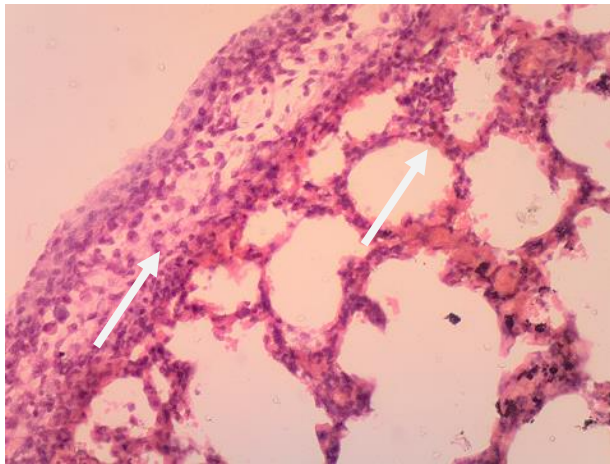


Рис. 4.59 Ознаки гострої інтерстиційної пневмонії та гнійного плевриту (зб. x200)

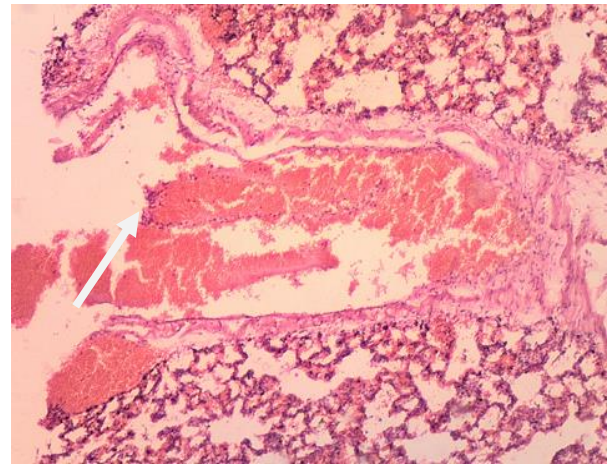


Рис. 4.60 Ознаки гострої інтерстиційної пневмонії. Відмічається скупчення значної кількості лейкоцитів у судинах легень (зб. x100)

Отже, за еустронгілідозу у лабораторних щурів відмічали гостру інтерстиційну гнійну пневмонію та плеврит, гострий розлад кровообігу в судинах легень з розвитком дрібних перибронхіальних та внутрішньоальвеолярних крововиливів, гостру вогнищеву емфізему легень, дрібновогнищеві ателектази альвеол, фібриноїдне набубнявіння стінок окремих судин строми.

У нирках капсула збережена, звичайна, без атипії. Більшість судин коркової речовини крові не містять, лише в поодиноких судинах еритроцити. Капіляри мезангію клубочків були нерівномірного кровонаповнення. Судини мозкової речовини були нерівномірного кровонаповнення, відмічали шунтування судин юкстамедулярної ділянки, з дрібними периваскулярними крововиливами. В поодиноких артеріях юкстамедулярної ділянки відмічали групи лейкоцитів. Нефротелій коркової речовини нерівномірно набухлий, в більшості з зернистою цитоплазмою, ядра були незмінні. Було встановлено, що в деяких каналцях юкстамедулярної ділянки нефротелій має цитоплазму з наявністю вакуолей, ядра деяких клітин епітелію каналців не візуалізуються або мають вигляд тіней. За еустронгілідозу у дослідних тварин реєстрували морфологічні ознаки «шокової» реакції в нирках у

вигляді шунтування судин юкстамедулярної ділянки, недокрів'я судин коркового шару та некротичних змін епітелію каналців юкстамедулярної ділянки (4.61).

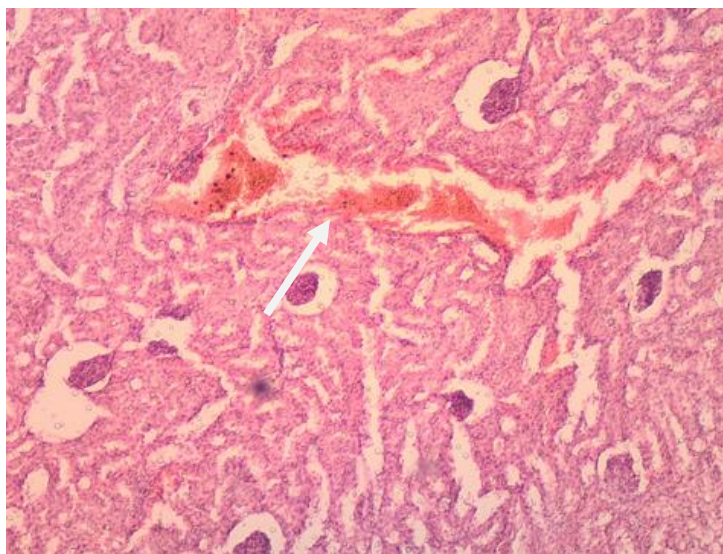


Рис. 4.61 Шунтування судин юкстамедулярної ділянки нирок (зб. x100)

За гістологічного дослідження печінки відмічали, що капсула збережена, звичайна. Вени портальних трактів, триад та синусоїдні капіляри нерівномірного кровонаповнення. В одиночних венах та в синусоїдних капілярах виявлялися групи лейкоцитів. В одиночних венах триад відмічали сепарацію крові (розподіл на її рідку частину та еритроцити). Також встановлено різке розширення перисинусоїдальних просторів (просторів Діссе). Структура печінкових балок не порушена, гепатоцити були з зернистою цитоплазмою, ядра незмінні. Деякі групи гепатоцитів набухлі, а їх контури не чіткі. Мембрани таких гепатоцитів та частково цитоплазма були некротично змінені, ядра крупні, освітлені, містили грудочки хроматину, візуалізувалися ядерця. Таким чином, за еустронгілідозу встановлено гострий ексудативний гепатит, що супроводжується некротичними змінами цитоплазми групок гепатоцитів, а також набряком паренхіми печінки (рис. 4.62).

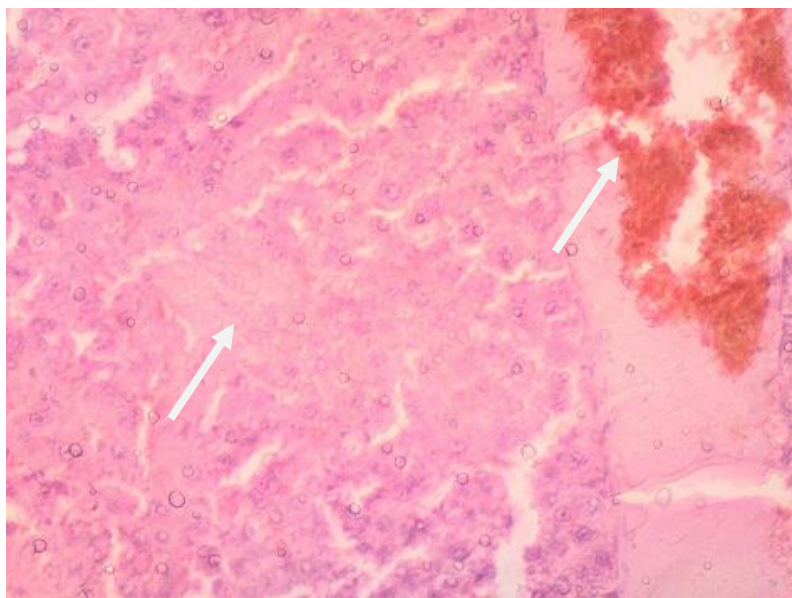


Рис. 4.62 Ознаки некрозу гепатоцитів та дисоціації крові в судинах печінки (зб. x200)

За гістологічного дослідження тонких кишок відмічали, що всі їх шари збережені. Судини базальної ділянки та власної пластинки слизової оболонки кишок нерівномірного кровонаповнення. Епітелій залоз різко набухлий, з нерівномірно зафарбованою зернистою цитоплазмою, ядра були незмінні або мали бліде зафарбування. Поверхневі відділи слизового шару були некротично змінені, частково десквамовані. В інтерстиції слизової оболонки відмічали нерівномірну інфільтрацію, що представлена групами лейкоцитів, лімфоцитів, поодинокими макрофагами та еозинофілами, а також групами плазмоцитів. М'язовий шар без атиpii. Судини м'язового шару та серозної оболонки крові не містили. Серозний шар нерівномірно інфільтрований лейкоцитами, лімфоцитами та плазмоцитами. Прилягаюча до серозного шару жирова клітковина містила поодинокі судини нерівномірного кровонаповнення. Клітковина була нерівномірно інфільтрована лімфоцитами, лейкоцитами, плазмоцитами, одиночними еозинофілами. Місцями периваскулярно відмічали відкладання фібрину, а стінки судин були просякнуті нитками фібрину. Більша частина судин жирової клітковини крові не містила (4.63–4.64).

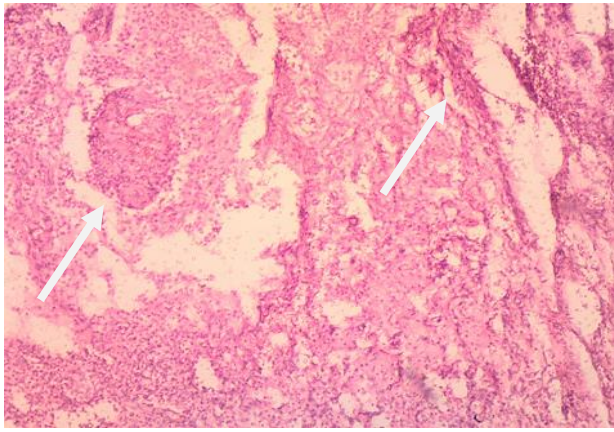


Рис. 4.63 Ознаки гнійного перитоніту. Відкладання фібрину та інтенсивна лейкоцитарна інфільтрація брижі тонких кишок (зб. x100)

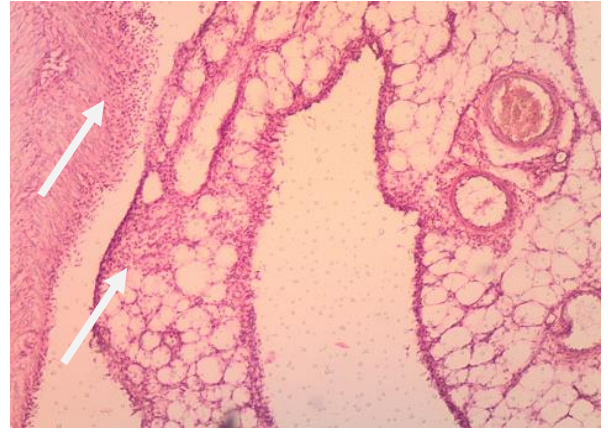


Рис. 4.64 Гнійне запалення серозної оболонки тонких кишок та тканин брижі. Ознаки гнійного перитоніту (зб. x200)

Отже, за експериментального еустронгідозу у лабораторних щурів відмічали гострий серозно-гнійний ентерит, гостре гнійне запалення брижі та серозної оболонки тонких кишок (гострий гнійний перитоніт).

Також, у м'яких тканинах черевної стінки виявляли абсцеси, в більшості полів зору були без капсули, що представлені щільними скупченнями лейкоцитів, ядер зруйнованих лейкоцитів та нитками фібрину. В поодиноких полях зору перифокально абсцесу відмічали ділянки формування капсули у вигляді ніжних скупчень фібробластів.

З огляду на викладене вище можна зробити висновок, що за еустронгідозу у лабораторних щурів відмічаються морфологічні ознаки синдрому загальної запальної відповіді та розподільний судинний лейкоцитоз у досліджуваних органах.

### **Паразито-хазяїнні відносини і їх вплив на морфологічні показники крові промислових риб півдня України**

Паразити є однією з важливих ланок у ланцюзі гідробіоценозів, оскільки риба може виступати у ролі як дефінітивного, проміжного та додаткового хазяїна гельмінтів. Відповідно, статевозрілі та личинкові стадії гельмінтів інвазують промислові види риб, птахів, ссавців, а також людину.

Кров є унікальною тканиною та системою, що виконує ряд надзвичайно важливих функцій: транспортну, тканинний газообмін, підтримання сталості життєвих показників тощо [96]. Однією з важливих функцій крові риб, яку важко переоцінити, є захисна, що спрямована на захист внутрішнього середовища організму від чужорідних для нього об'єктів (паразитів, бактерій, вірусів і грибів). Завдяки нейрогуморальній регуляції та іншим факторам клітинний склад периферійної крові підтримується на певному рівні та у відповідних співвідношеннях. Зміни у системі крові є відповідною реакцією організму риб на зміни внутрішніх та зовнішніх чинників. Таким чином, морфологічний аналіз крові є одним із об'єктивних методів контролю за фізіологічним станом організму риб. Він дає уявлення про стан організму риб у конкретних умовах існування під впливом різноманітних екзогенних факторів і, таких, як паразити.

#### **Морфологічні показники крові бичкових риб за криптокотильозу**

За досліджень крові бичкових риб, інвазованих метацеркаріями трематод родини *Heterophyidae*, вміст гемоглобіну вірогідно зменшувався на 12,8 г/л, а саме на 15,72 % ( $p < 0,05$ ) порівняно з контрольною групою.

Так гемоглобін виконує ряд важливих функцій, основною є участь його у тканинному газообміні. Тому можна говорити про істотний токсичний вплив збудника криптокотильозу на організм проміжного хазяїна – бичків, а саме на окисно-відновлювальні процеси в їх організмі (табл. 4.46).

Таблиця 4.46

Показники крові бичкових риб за криптокотильозу  
( $n=150$ ,  $M \pm m$ ,  $p < 0,05$ )

Показники	Групи риб	
	контрольна	дослідна
Гемоглобін, г/л	81,4±1,41*	68,6±1,23*
Еритроцити, Т/л	3,24±0,13*	1,98±0,63*
Лейкоцити, Г/л	36,2±1,16**	44,4±1,58**
Лейкограма, %		
Псевдобазофіли, базофіли	0,87±0,84*	1,3±0,59*



Продовження таблиці 4.46

Псевдоеозинофіли, еозинофіли	0,44±0,41**	3,7±1,78**
Нейтрофіли:		
юні	-	-
паличкаядерні	2,8±0,23*	3,67±0,91*
сегментоядерні	1,8±0,48**	5,7±0,26**
Лімфоцити	91,12±2,8**	81,43±1,92**
Моноцити	2,97±0,37**	4,2±0,77**

Примітка: \* – <0,05; \*\* – <0,01

Кількість еритроцитів у крові бичків знижувалася на 1,26 Т/л, тобто на 38,8 % ( $p < 0,01$ ) порівняно з групою, що не була інвазована метацеркаріями трематоди родини *Heterophyidae*. Еритроцити перебувають в тісному функціональному зв'язку з гемоглобіном, тому зниження їх кількості відображає порушення дихання на рівні тканинної оксигенації. Окрім участі у тканинному диханні еритроцити виконують ряд важливих функцій, зокрема: беруть участь у формуванні гемоглобінової буферної системи крові; володіють детоксикуючими властивостями, здійснення яких, можливе при абсорбції токсинів на їх поверхні; виконують транспортну функцію, переносять на своїй поверхні білки різних фракцій та білкові субстанції, що виконують захисні функції. Такі зміни, ймовірно, виникають внаслідок впливу продуктів життєдіяльності паразитів на організм риб [136].

Основною серед функцій лейкоцитів є захисна, яка реалізується завдяки надзвичайному фізіологічному явищу – фагоцитозу. Захисна функція лейкоцитів проявляється також іншими способами: запуском ряду факторів, що негативно впливають на новоутворення, у тому числі і, на паразитів; участю у формуванні як клітинного, так і гуморального імунітету [588]. За досліджень встановлено підвищення загальної кількості лейкоцитів у крові дослідної групи на 9,2 Г/л, що на 18,47 % ( $p < 0,01$ ) більше порівняно з контролем. На нашу думку, підвищення загальної кількості лейкоцитів, свідчить про присутність запального процесу у бичкових риб за інвазування їх збудником криптокотильозу.

Як відомо [126], базофіли впливають на агрегатний стан крові, за рахунок виділення таких речовин, як гістамін, гепарин та серотонін; вони ж регулюють місцевий кровотік та проникність судин. Ці клітини крові беруть участь у запальних процесах місцевого характеру, в місцях проникнення чужорідного агента. Активно задіяні в алергічних реакціях негайного та сповільненого типу. В той же час серед риб відзначають споріднену популяцію клітин – псевдобазофіли [96]. У риб родини Gobiidae дослідної групи за морфологічного дослідження крові виявлено значне підвищення кількості псевдобазофілів на 33,08 % ( $p < 0,01$ ) порівняно з контролем. Це свідчить, що збудник криптокотильозу у процесі інвазування спричинює значний алергічний вплив на організм хазяїна – бичків. Також має місце і пошкодження поверхневих тканин тіла риб: шкірні покриви, зябра, плавці. Це призводить на перших етапах зараження до локальних запальних процесів. За травмування тканин риби проявляється інокуляторний вплив на організм, тобто, пошкодження відкриває «ворота інфекції» для вторинної мікрофлори, що підсилює запальний процес.

Еозинофіли, як клітини крові, також беруть активну участь у алергічних процесах. У своєму складі вони містять фермент гістаміназу, яка руйнує гістамін та знижує місцеву запальну реакцію [126, 295]. Ці представники білої крові є основними захисними клітинами проти личинок паразитів, оскільки комплекс «еозинофіл – комплімент та Ig E – тучна клітина» представляє собою спеціалізовану імунну ефекторну або чутливу систему, яка необхідна для захисту організму від великих паразитів, які не піддаються фагоцитозу [534, 587]. У крові інвазованих бичків відмічали підвищення окремої популяції клітин – кількості псевдоеозинофілів на 88,11 % ( $p < 0,01$ ) порівняно з такими у риб, що вільні від інвазії. Це явище пов'язано з тим, що за інвазії, на фоні алергізації організму риб продуктами життєдіяльності метацеркаріїв трематоди родини Heterophyidae, руйнується велика кількість псевдобазофілів і тучних клітин. Як наслідок цього процесу,

у кров вивільняється велика кількість гістаміну, для нейтралізації якого потрібні псевдоеозинофіли, що й несуть у собі гістаміназу.

Нейтрофіли – є мультифункціональними клітинами білої крові, що виконують ряд важливих функцій. Вони є основними фагоцитами вірусів та бактерій; ними утворюються та транспортуються протеїни системи компліменту, цитокіни; виконують провідну роль у гемостазі та лізисі фібрину [586]. Вони першими з'являються у вогнищі запалення та пошкодження тканин. Їх поява у вогнищі запалення зумовлена здатністю до активного руху та переміщення. Випускаючи псевдоподії, нейтрофіли, проходять крізь стінку капілярів та активно переміщуються в тканинах у місцях проникнення мікроорганізмів та чужорідних тіл [126]. Нейтрофіли не здатні до антитілоутворення, але адсорбуючи їх на своїй поверхні, вони транспортують останні до вогнища запалення [539, 587]. За досліджень відмічено підвищення кількості паличкоядерних нейтрофілів у крові бичкових риб дослідної групи на 23,71 % ( $p < 0,01$ ) порівняно з контролем, а сегментоядерних нейтрофілів – на 68,42 % ( $p < 0,01$ ) відповідно. Юних нейтрофілів не виявлено. На нашу думку, істотне підвищення кількості паличкоядерних та сегментоядерних нейтрофілів у крові дослідної групи пов'язано з виникненням значних запальних процесів у тканинах зовнішніх покривів: шкірі, зябрах, плавцях за інвазування бичкових риб збудником криптокотильозу.

Найбільшою групою лейкоцитарного ряду у риб є лімфоцити крові. Тому кров має «лімфоцитарний» характер. Лімфоцити представляють понад 90 % усіх клітин білої крові [96]. Вони є постійними представниками лімфи. Здатні до міграції з кровоносного русла до лімфатичної системи і, навпаки. Беруть активну участь в антитілоутворенні, забезпечують ряд специфічних імунологічних реакцій в організмі риб, відіграють значну роль у «реакціях відторгнення» [287]. Лімфоцити риб не здатні до фагоцитозу, тому цю функцію виконують нейтрофільні гранулоцити різного ступеня зрілості. Це найбільша група клітин крові, представників лейкоцитів. Вона є

попередниками макрофагальних клітин та клітин фібробластів, які також беруть активну участь у запаленні та процесах регенерації пошкоджених тканин. Більша частина популяцій лімфоцитів відносяться до таких, що довгий час перебувають у кровоносному руслі риб, а строк життя окремих популяцій – дорівнює строку життя індивіда [295]. За досліджень крові бичкових риб кількість лімфоцитів у крові інвазованих риб знижується на 10,63 % ( $p < 0,01$ ) порівняно з контрольною групою. Вважаємо, що зниження кількості лімфоцитів у крові інвазованих бичків пов'язано із суттєвим токсичним впливом збудника криптокотильозу на організм проміжного хазяїна. Відомо [126], що місцем диференціації та наступної спеціалізації лімфоцитів є органи імунної системи – селезінка, тимус, спеціалізовані клітини нирок. Тому, слід припустити, що продукти життєдіяльності паразитів значною мірою пригнічують функціонування органів антитілоутворення та інші імунокомпетентні органи, безпосередньо впливаючи на швидкість та стан дозрівання лімфоцитів. Оскільки лімфоцити активно сприяють формуванню стану несприйнятливості та стійкості до агресивних компонентів «мікрооточення», то інвазованість бичкових риб збудником криптокотильозу значно знижує природну опірність та резистентність останніх до патогенних вірусів, мікроорганізмів і грибів.

У крові заражених риб родини *Gobiidae* відмічали підвищення кількості моноцитів крові. Моноцити беруть активну участь у фагоцитозі, фагоцитуючи не лише бактерії, але й продукти аутолізу та розпаду тканин організму, що виникають під впливом несприйнятливих факторів навколишнього середовища [96]. Вони активно виділяють у міжклітинне середовище лізоцим, який накопичується в них у міру дозрівання. Лізоцими моноцитів, що містять в собі первинні та вторинні ферменти, мають вирішальну роль у загибелі та наступному лізисі інфекційних агентів, які потрапили у середину моноцитів під час фагоцитозу [554]. Моноцити крові здійснюють напрацювання антитіл, беруть участь у регуляції імуногенезу та гранулопоезу. Також, моноцити виробляють окремі спеціальні ферментні

групи речовин, які інактивують токсини, реалізують їх дезінтоксикаційну функцію [126].

У риб моноцити дають початок макрофагам. Частина моноцитів, що потрапила із органів моноцитопоезу у кров, зберігає здатність до проліферації. В результаті останнього проходить диференціювання моноцитів у бік макрофагів.

Тканинні макрофаги, які є похідними клітинами від моноцитів, беруть участь в утворенні популяції клітин, що виконують захисні функції, особливо у локальних вогнищах запалення. Цими популяціями клітин-захисників є клітини Купфера гепатопанкреаса, тканинні гістіоцити, макрофаги тимусу, селезінки, мікрогліальних клітин нервової системи [295].

У крові заражених збудником криптокотильозу бичків спостерігали підвищення кількості моноцитів на 34 % ( $p < 0,01$ ) порівняно з групою риб, що була неінвазована. Вважаємо, що підвищення кількості моноцитів у крові інвазованих риб пов'язано, в першу чергу із тим, що під час зараження церкаріями трематод, відбувається травмування поверхневих тканин риб. Потім це призводить до утворення великої кількості локальних вогнищ запалення, особливо на перших етапах інвазування бичків. До того ж, сапрофітна мікрофлора, яка проникає у пошкоджені тканини за механічного впливу паразита на організм хазяїна, ускладнює перебіг запального процесу та поглиблює його. Для недопущення генералізації запалення моноцити крові беруть активну участь у процесах місцевого фагоцитозу, знешкоджують та нейтралізують продукти життєдіяльності не лише паразитів, але й результати їх вторинного впливу – продукти життєдіяльності мікроорганізмів, цим самим підтримуючи природну резистентність та опірність організму риб.

Отже, за результатами морфологічних досліджень крові інвазованих метацеркаріями бичків виявляли вірогідні зміни ряду показників, як еритроцитів і лейкоцитів, так і у показниках лейкоформули. Найбільш характерним було підвищення кількості лейкоцитів, базофілів та псевдобазофілів, еозинофілів та псевдоеозинофілів, нейтрофільних

гранулоцитів: паличко- та сегментоядерних, а також моноцитів. Водночас відзначали зменшення вмісту гемоглобіну та кількості еритроцитів і лімфоцитів крові риб. Такі зміни у крові інвазованих риб свідчать про значний патогенний вплив, зокрема алергічний, токсичний, інокуляторний збудника криптокотильозу на організм другого проміжного хазяїна – бичкових риб.

### **Морфологічні показники крові хижих риб за еустронгілідозу**

За дослідження крові окунів, заражених личинками *E. excisus*, відмічали зменшення вмісту гемоглобіну на 6,87 % ( $p < 0,05$ ), тобто на 5,5 г/л порівняно з контрольною групою. Кількість еритроцитів у крові заражених окунів також зазнавала змін порівняно з контролем та вірогідно знизилася на 0,8 Т/л, а саме на 42,11 % ( $p < 0,05$ ).

Кількість лейкоцитів у крові окуня підвищилася на 3,5 Г/л, що на 8,95 % ( $p < 0,05$ ) більше, порівняно з контролем.

Лейкоцитарна формула є чутливим індикатором фізіологічного стану організму риб, що швидко і показово реагує на зміни навколишнього середовища. Саме тому відсоткове співвідношення лейкоцитів яскраво відображає стан клітинної складової неспецифічного імунітету. Аналізуючи показники лейкоцитарної формули встановлено, що кількість псевдобазофілів та базофілів значно підвищилася ( $p < 0,01$ ) за еустронгілідозу, порівняно з контрольною групою.

Кількість псевдоеозинофілів та еозинофілів також змінювалася. Так за еустронгілідозу окунів відмічалось підвищення кількості популяцій лейкоцитів ( $p < 0,01$ ) порівняно з контролем. Співвідношення нейтрофільних гранулоцитів зазнавало істотних змін у різних досліджуваних групах риб. У крові окунів юних нейтрофілів не відмічали. Кількість паличкоядерних і сегментоядерних нейтрофілів у крові дослідної групи риб значно підвищувалася, а саме на 27,92 і 37,5 % ( $p < 0,05$ ) відповідно, порівняно з контрольною групою (табл. 4.47).

Таблиця 4.47

Показники крові окуня за еустронгілідозу  
(n=50, M±m)

Показники	Групи риб	
	контрольна	дослідна
Гемоглобін, г/л	80,1±0,87*	74,6±1,14*
Еритроцити, Т/л	1,9±0,26*	1,1±0,11*
Лейкоцити, Г/л	39,1±1,87*	42,6±1,5*
Лейкограма, %		
Псевдобазофіли, базофіли	0,48±0,12**	1,1±0,21**
Псевдоеозинофіли, еозинофіли	0,39±0,07**	0,9±0,36**
Нейтрофіли:		
юні	-	-
паличкоядерні	2,4±0,87*	3,07±0,54*
сегментоядерні	1,6±0,59*	2,2±0,62*
Лімфоцити	91,52±2,87**	88,53±0,98**
Моноцити	3,61±0,47*	4,2±0,98*

Примітка: \* – <0,05; \*\* – <0,01.

Кров окунів, власне як і інших досліджуваних видів риб, а також щуки та судака, має лімфоцитарний профіль. Така класова типізація відображає еволюційну недосконалість риб як хребетних та дає чітке уявлення про специфіку факторів захисту на «еволюційному щаблі» розвитку живих істот.

Кількість лімфоцитів у крові дослідної групи риб знижувалася на 3,27 % ( $p < 0,01$ ) порівняно з контролем. Кількість моноцитів у периферійній крові інвазованих личинками нематод окунів вірогідно підвищувалася на 16,34 % ( $p < 0,05$ ) порівняно з тими, що не були вільними від збудника еустронгілідозу.

У крові щук, заражених личинками *E. excisus*, вміст гемоглобіну зменшувався на 8,5 г/л (11,02 %,  $p < 0,05$ ) порівняно з контрольною групою. Кількість еритроцитів знижувалась на 0,5 Т/л (26,32 %,  $p < 0,05$ ) порівняно з контролем. Кількість лейкоцитів у дослідній групі щук мала тенденцію до підвищення на 8,5 Г/л (22,02 %,  $p < 0,05$ ) порівняно з контрольною групою. У дослідній групі щук кількість псевдобазофілів та базофілів була підвищена ( $p < 0,01$ ) порівняно з контролем. Кількість псевдоеозинофілів та еозинофілів була підвищена на 95,83 % ( $p < 0,01$ ) порівняно з контрольною групою. У

заражених щук відмічали появу юних форм клітин білої крові (без розподілення їх на субпопуляції поліпотентного ряду). Так виявлено зниження кількості юних нейтрофілів на 26 % ( $p < 0,01$ ) порівняно з контрольною групою. У крові заражених збудником еустронгідозу щук відмічено підвищення кількості паличко- та сегментоядерних нейтрофілів на 1,71 та 46,72 % ( $p < 0,05$ ) відповідно, порівняно з вільними від гельмінтів.

За досліджень крові щук дослідної групи відмічено зниження кількості лімфоцитів порівняно з контролем на 3,16 % ( $p < 0,01$ ), однак така різниця, на нашу думку, є статистично незначною. Моноцити периферійної крові переважали за кількістю у заражених щук на 25,83 % ( $p < 0,05$ ) порівняно з тими, що були вільні від інвазії.

За досліджень крові судака встановлено незначне зменшення вмісту гемоглобіну на 4,73 г/л порівняно з контрольною групою, тобто на 6,3 % ( $p < 0,05$ ). Кількість еритроцитів також знижувалася у крові заражених збудником еустронгідозу судаків на 0,55 Т/л порівняно з контрольною групою. Кількість еритроцитів знижувалася на 30,05 % ( $p < 0,05$ ) (табл. 4.48).

Таблиця 4.48

Показники крові щук за еустронгідозу  
( $n=50$ ,  $M \pm m$ )

Показники	Групи риб	
	контрольна	дослідна
Гемоглобін, г/л	77,1 $\pm$ 1,87*	68,6 $\pm$ 1,14*
Еритроцити, Т/л	1,9 $\pm$ 0,12*	1,4 $\pm$ 0,23*
Лейкоцити, Г/л	38,6 $\pm$ 1,09*	47,1 $\pm$ 2,41*
Лейкограма, %		
Псевдобазофіли, базофіли	0,5 $\pm$ 0,08**	1,07 $\pm$ 0,21**
Псевдоеозинофіли, еозинофіли	0,48 $\pm$ 0,11**	0,94 $\pm$ 0,17**
Нейтрофіли:		
юні	1,0 $\pm$ 0,24*	0,74 $\pm$ 0,11*
паличкоядерні	3,5 $\pm$ 0,47*	3,56 $\pm$ 0,53*
сегментоядерні	2,59 $\pm$ 0,27*	3,8 $\pm$ 0,41*
Лімфоцити	88,91 $\pm$ 3,19**	86,09 $\pm$ 4,29**
Моноцити	3,02 $\pm$ 0,6*	3,8 $\pm$ 0,25*

Примітки: \* –  $< 0,05$ ; \*\* –  $< 0,01$



Проте кількість лейкоцитів у дослідній групі судаків підвищилася на 4,3 Г/л, а саме на 10,6 % ( $p<0,05$ ) порівняно з контролем.

У крові заражених судаків кількість псевдобазофілів та базофілів підвищилася на 69,23 % ( $p<0,01$ ) порівняно з контрольними. Кількість псевдоеозинофілів та еозинофілів у крові судаків дослідної та контрольної груп дещо різнилися. У судаків дослідної групи їх кількість значно підвищилася ( $p<0,01$ ). Відмічалось підвищення кількості юних нейтрофілів на 5,75 % ( $p<0,05$ ) порівняно з контрольною групою. Також реєструвалося підвищення кількості паличко- та сегментоядерних нейтрофільних гранулоцитів на 15,58 та 23,27 % ( $p<0,05$ ) відповідно, порівняно з контрольною групою судаків. Кількість лімфоцитів знижувалася на 4,4 % ( $p<0,01$ ) порівняно з контрольною групою. Слід зазначити, що кількість лімфоцитів у судаків контрольної групи була однією з найнижчих серед інших досліджуваних видів хижих риб: окуня та щуки. Кількість моноцитів у дослідної групи судаків підвищилася на 17,46 % ( $p<0,05$ ) порівняно з контрольною групою (табл. 4.49).

Таблиця 4.49

Показники крові судака за еустронгілідозу  
( $n=50$ ,  $M\pm m$ )

Показники	Групи риб	
	контрольна	дослідна
Гемоглобін, г/л	75,03±2,23*	70,3±1,52*
Еритроцити, Т/л	1,83±0,07*	1,28±0,13*
Лейкоцити, Г/л	40,6±1,19*	44,9±1,14*
Лейкограма, %		
Псевдобазофіли, базофіли	0,52±0,17**	0,88±0,02**
Псевдоеозинофіли, еозинофіли	0,42±0,17**	0,91±0,11**
Нейтрофіли:		
юні	0,87±0,21*	0,92±0,17*
паличкоядерні	5,2±2,87*	6,01±2,19*
сегментоядерні	5,93±1,27*	7,31±0,89*
Лімфоцити	83,68±3,19**	80±2,51**
Моноцити	3,38±0,72*	3,97±0,87*

Примітки: \* –  $<0,05$ ; \*\* –  $<0,01$

Таким чином, за результатами досліджень у хижих риб, заражених збудником еустронгілідозу, встановлено зменшення вмісту гемоглобіну та кількості еритроцитів. Вочевидь, продукти життєдіяльності паразита, які потрапляють до організму риб, негативно впливають на процес еритропоезу, що призводить до зниження кількості еритроцитів. Зменшення вмісту гемоглобіну негативно впливає на процеси тканинного дихання та в подальшому – на окисно-відновні та обмінні процеси в організмі хижих риб.

Механічне пошкодження тканин, яке виникає внаслідок міграції паразитів у тканинах хижих риб, призводить до виникнення локальних запальних процесів. При цьому створюються умови для проникнення вторинної мікрофлори до тканин внутрішнього середовища, що значно поглиблює патологічний процес. Захисним елементом організму хижих риб та ключовою ланкою клітинного імунітету є лейкоцити. Підвищення загальної кількості лейкоцитів свідчить про виникнення значних запальних процесів в організмі хижих риб внаслідок патогенного впливу, що спричинений личинками *E. excisus*.

Значне підвищення кількості псевдоеозинофілів і еозинофілів, а також псевдобазофілів та базофілів свідчить про алергічний вплив личинок паразита на організм хазяїна за рахунок виділення продуктів власного метаболізму.

Кількість нейтрофільних гранулоцитів також відображає вплив личинок паразита на організм хижих риб. Так юні нейтрофіли були зареєстровані у щуки та судака. В окуня ця субпопуляція клітин крові не виявлена. Слід відмітити, що кількість юних нейтрофілів у щук дослідної групи знижувалася порівняно з контрольною групою. Ймовірно, це вказує, що продукти метаболізму та життєдіяльності личинок паразита, які інгібують функцію органів гранулоцитопоезу щук. У судака, навпаки, кількість юних нейтрофілів підвищувалася порівняно з контрольною групою. Вочевидь, продукти метаболізму, подразнюючи органи гранулоцитопоезу, не пригнічують їх функцію, а навпаки, стимулюють до посиленого синтезу

незрілих нейтрофільних клітин для підвищення протективної здатності організму хазяїна. Ці результати досліджень свідчать про видову чутливість судака до паразитування личинок нематоди *E. excisus*.

Підвищення кількості паличко- та сегментоядерних нейтрофільних гранулоцитів у крові хижих видів риб логічно відображає реакцію їх організму на запальний процес, що виникає внаслідок паразитування личинок гельмінта у тканинах хазяїна.

Кількість лімфоцитів крові всіх досліджуваних видів хижих риб незначно знижувалася. Оскільки лімфоцити не володіють фагоцитуючими функціями, вони у формі тканинних макрофагів мігрують з периферійної крові до тканин та місць запальних процесів і, таким чином, їх кількість у крові знижується. Продукти метаболізму личинок паразита також активно впливають і на органи імунопоезу риб – інгібують їхню функціональну активність та пригнічують лімфоцитопоез і наступну диференціацію цієї популяції клітин. Кількість моноцитів у крові хижих риб за еустронгілідозу була підвищеною. Цей процес пов'язаний із функціями, що виконують моноцити: вони активно беруть участь у фагоцитозі в місцях запалення, виконують детоксикуючу функцію – здатні адсорбувати та нейтралізувати продукти метаболізму личинок паразита, а також запальних процесів.

Отже, збудник еустронгілідозу значно впливає на морфологічні показники крові хижих риб. Так у крові відмічено еритропенію, лейкоцитоз та значні коливання показників лейкоцитарної формули. Відсутність юних нейтрофілів у крові окунів, підвищення кількості у щук та зниження їх кількості у судаків, свідчить про вплив продуктів життєдіяльності личинок паразита на процеси гранулоцитопоезу. Підвищення кількості паличко- та сегментоядерних нейтрофілів, а також незначний моноцитоз є результатом запальних явищ в організмі заражених збудником еустронгілідозу хижих риб.

## **Паразито-хазяїнні відносини і їх вплив на біохімічні показники сироватки крові промислових риб півдня України**

Антогоністичний характер взаємовідносин у системі паразит-хазяїн часто виражається у зниженні життєздатності інвазованого організму. Це проявляється, у тому числі, за впливу на організм хазяїна несприятливих факторів навколишнього середовища. Таке зниження життєздатності та адаптивних характеристик заражених особин, порівняно із незараженими, може суттєво впливати на реалізацію циклу розвитку паразита. Дійсно, зниження стійкості хазяїна до дії несприйнятливих факторів навколишнього середовища є показовим у багатьох прикладах паразито-хазяїнних взаємодій. [30]. Цей ефект взаємодії може бути вираженим у різному ступені в залежності від конкретної паразито-хазяїнної системи.

В зв'язку з цим надзвичайно важливими є дослідження впливу паразитів на організм проміжного хазяїна – риб. У доступній науковій літературі відсутня інформація про стан біохімічних процесів в організмі риб за еустронгілідозу і криптокотильозу. Тому, враховуючи значну поширеність збудників еустронгілідозу і криптокотильозу у світі, можливість інвазувати не лише тварин, але й людину, біохімічні дослідження сироватки крові риб становлять значний інтерес.

### **Біохімічні показники сироватки крові бичкових риб за криптокотильозу**

За результатами досліджень вміст загального білка у сироватці крові заражених бичків зменшився в 1,26 раза ( $p < 0,05$ ) порівняно з контрольною групою ( $49,32 \pm 1,22$  г/л).

Слід відмітити, функціональне значення білків в організмі складно переоцінити, оскільки вони виконують ряд важливих завдань: регуляторне (білки-гістони, репресори і ін.); каталітичне (входять до складу більшості ферментативних систем); захисне (реалізується за рахунок імунологічних тіл – імуноглобулінів), структурне (кератин, колаген, еластин); транспортне

(гемоглобін, який здійснює тканинний газообмін, деякі імуноглобуліни, міозин). Провідним білоксинтезуючим органом організму риб – є гепатопанкреас [489, 530].

Вочевидь, продукти обміну та життєдіяльності метацеркарій трематод родини *Heterophyidae* негативно впливають на функціонування та загальний стан гепатопанкреаса бичкових риб. Процес інвазування бичків церкаріями трематод родини *Heterophyidae* супроводжується механічною травматизацією зовнішніх тканин – шкіри та підшкірної клітковини, тканин зябрових пелюсток. На своїй поверхні церкарії несуть велику кількість різноманітної мікрофлори, яку в процесі міграції у тканинах хазяїна – риб родини *Gobiidae*, інокують мікроорганізми та ускладнюють проходження запального процесу, особливо на перших етапах зараження, до стадії формування цисти та переходу у наступний етап метаморфозу паразита – метацеркарій. Продукти запального процесу також здійснюють додатковий вплив на гепатопанкреас, виступаючи в ролі значного токсиканта. Враховуючи, що інвазування проходить не одномоментно, а упродовж певного періоду часу, навантаження на орган детоксикації – гепатопанкреас, також відбувається поступово, з наростанням кількості обмінних продуктів, що виникають в процесі запалення та життєдіяльності личинок паразита.

Зменшення вмісту загального білка та зміна співвідношень його фракцій свідчить про порушення білоксинтезуючої функції гепатопанкреаса бичків за криптокотильозу.

У сироватці крові бичків вміст альбумінів вірогідно зменшувався в 1,58 рази ( $p < 0,01$ ) порівняно з контрольною групою ( $21,41 \pm 0,98$  г/л).

Вміст альбумінів у складі загального білка також зазнавав суттєвих змін – зменшувався на 9,44 % ( $p < 0,05$ ) порівняно з контрольною групою.

Альбуміни відіграють в організмі багатогранну функцію і можуть утворювати комплекси з різними речовинами – металами, гормонами, вітамінами, токсинами, лікарськими речовинами та забезпечувати їх транспорт. Більше того, в складі цих комплексів, більшість біологічно-

активних речовини і токсинів тимчасово втрачають свої властивості або, навпаки, їх активність підвищується, тим самим альбуміни здійснюють регулюючий вплив на метаболічні процеси в організмі [126].

Вміст загальних глобулінів сироватки крові бичкових риб зменшився в 1,17 раза ( $p < 0,05$ ) порівняно з контрольною групою ( $27,91 \pm 1,02$  г/л). Зменшення вмісту глобулінів вказує на затяжні дистрофічні процеси у гепатопанкреасі бичкових риб, ймовірно, як результат інтоксикації, викликаной паразитуванням метацеркарій трематоди родини Heterophyidae.

У заражених бичкових риб встановлено вірогідне збільшення вмісту  $\alpha$ -глобулінів ( $p < 0,05$ ) порівняно з контролем, що свідчить про розвиток запальних процесів в їх організмі, викликаних паразитуванням метацеркарій трематоди родини Heterophyidae (табл. 4.50).

Таблиця 4.50

Біохімічні показники сироватки крові бичкових риб родини Gobiidae за криптокотильозу ( $n=50$ ;  $M \pm m$ )

Показники	Групи бичків	
	контрольна	дослідна
Загальний білок, г/л	$49,32 \pm 1,22^*$	$39,07 \pm 1,16^*$
Альбуміни, г/л	$21,41 \pm 0,98^{**}$	$15,36 \pm 0,21^{**}$
Загальні глобуліни, г/л	$27,91 \pm 1,02^*$	$23,71 \pm 0,43^*$
Альбуміни, %	$43,41 \pm 0,88^*$	$39,31 \pm 1,09^*$
$\alpha$ -глобуліни, %	$16,4 \pm 0,75^*$	$19,3 \pm 0,32^*$
$\beta$ -глобуліни, %	$17,1 \pm 0,62^*$	$18,06 \pm 0,47^*$
$\gamma$ -глобуліни, %	$23,09 \pm 0,67^{**}$	$23,33 \pm 1,21^{**}$
Коефіцієнт А/Г	$0,76^*$	$0,65^*$
Сечовина, ммоль/л	$5,5 \pm 0,14^{**}$	$2,7 \pm 0,08^{**}$
Глюкоза, ммоль/л	$9,33 \pm 0,84^{**}$	$6,8 \pm 0,12^{**}$

Примітки: \* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$  порівняно з контрольною групою.

Продукти розпаду пошкоджених тканин стимулюють поглиблення патологічного процесу в організмі бичкових риб. Вочевидь, за паразитування личинок відбувається руйнування тканин під впливом продуктів їх життєдіяльності. За будь-яких умов організм бичкових риб прагне відмежуватися від чужорідного агента. Для цього є ряд пристосувань: розпізнавання антигенно-неспорідненого об'єкта, елементи клітинного та гуморального імунітету і ін. [290, 350].  
174

метацеркаріїв та захист організму бичкових риб від личинок паразитів, а тому розпад та лізис тканин хазяїна навколо цисти паразита, є природним захистом та елементом підтримання гомеостазу організму.

Вміст  $\beta$ -глобулінів у сироватці крові бичків характеризувався незначною різницею у показниках ( $p < 0,05$ ). Так  $\beta$ -фракції білкового компоненту беруть участь у формуванні імунологічного процесу. Проте більшість їх виконує транспортну функцію. Вони активно синтезуються гепатопанкреасом та частково іншими системами організму риб, зокрема моноцитарно-макрофагальною [126].

Слід відмітити, що паразит у процесі еволюції максимально пристосувався до внутрішнього середовища хазяїна – бичкових риб, перш за все, за рахунок мінімального опору з боку їх імунної системи. Саме тому, вміст  $\gamma$ -глобулінів у сироватці крові дослідних бичкових риб, заражених збудником криптокотильозу, незначно відрізнявся від контрольних. У зв'язку з цим, за паразитарних хвороб розвивається достатньо коротка та слабка імунологічна пам'ять, яка не унеможливує повторне зараження.

Співвідношення альбумінів до глобулінів називають альбуміново-глобуліновим коефіцієнтом. Цей коефіцієнт у сироватці крові дослідних бичків дещо зменшився ( $p \leq 0,05$ ) порівняно з контрольною групою, що свідчить про порушення обмінних та метаболічних процесів їх організму внаслідок хронічної інтоксикації.

У сироватці крові дослідних бичків встановлено зменшення вмісту сечовини ( $p < 0,01$ ) порівняно з контрольною групою, що свідчить про відсутність накопичення її в організмі та недостатню детоксикуючу функцію гепатопанкреаса на етапі знешкодження аміаку [292].

У сироватці крові заражених збудником криптокотильозу бичків вміст глюкози зменшився в 1,37 раза ( $p < 0,01$ ) порівняно з контролем. Відомо [464], що на вміст глюкози у гідробіонтів зазвичай впливають інтенсивність та тип годівлі, фізіологічний стан, сезон року, температура води – середовища існування, кормова база, стадійність вегетативного періоду і ін. Вміст

глюкози має прямий корелятивний зв'язок з активністю (рухливістю) риб. Якщо ж вміст глюкози зменшується, то й активність риби знижується. У період розмноження та догляду на «гніздом» самці бички майже не полюють та не споживають корму, тому їхня рухова активність знижена [141]. Крім того, реалізується стратегія збереження енергетичних матеріалів для власне самого паразита, який для подальшого інтенсивного росту і розвитку потребує великої кількості поживних речовин та енергії.

За результатами досліджень метаболічні процеси у досліджуваних трьох видів бичків були схожі. Вони належать до однієї родини Gobiidae. Стиль існування, полювання, споживання корму, нересту та сезонні поведінкові особливості також, у більшості, є подібними. Характерною анатомо-морфологічною особливістю бичків є відсутність плавального міхура, що й визначає донний стиль їх життя. Відмінності, переважно, стосуються у виборі донного ґрунту, як середовища існування. Так, наприклад, бичок *N. melanostomus* надає перевагу пісочним та мулистим ґрунтам, іноді з переважанням м'якої водної рослинності. Бичок *N. fluviatialis* не поширений, як правило там, де присутня велика кількість рослинності, проте ареалом його існування є місця піщаного ґрунту з невеликою течією. В той же час бичок *M. batrachosephalus* є жителем глибоководних місць водного середовища, де переважають чисті піщані чи мулисті ґрунти, з невеликою кількістю звапнілих рештків моллюсків [141]. Наведений опис місць існування бичків та надання переваги тим, чи іншим донним особливостям ґрунту, способу життя та полювання і пояснює ступінь зараження їх збудником криптокотильозу, а й відповідно, змінам біохімічних показників сироватки крові.

Видові відмінності бичкових риб в активності трансфераз можуть бути обумовлені особливостями їх білкового, вуглеводного та ліпідного обмінів, оскільки саме такі коливання, ймовірно і відзначаються сезонними особливостями нересту, інтенсивності споживання корму та міграцій.



За результатами досліджень у сироватці крові інвазовиних збудником криптокотильозу бичків *M. batrachosephalus* активність АсАТ і АлАТ була підвищення у 2,08 і 2,54 раза ( $p < 0,05$ ) порівняно з контрольною групою ( $46,11 \pm 2,81$  і  $24,5 \pm 1,44$  Од/л) (табл. 4.51).

Таблиця 4.51

Біохімічні показники сироватки крові бичків  
*M. batrachosephalus* за криптокотильозу (n=50; M±m)

Показники	Група бичків	
	контрольна	дослідна
АсАТ, Од/л	$46,11 \pm 2,81^*$	$96,3 \pm 1,18^*$
АлАТ, Од/л	$24,5 \pm 1,44^*$	$62,36 \pm 1,07^*$
Коефіцієнт де Рітиса	$1,88^*$	$1,54^*$

Примітка: \* –  $p < 0,05$  порівняно з контрольною групою.

У сироватці крові дослідних бичків *N. melanostomus* виявлено підвищення активності АсАТ і АлАТ в 1,29 і 1,3 раза ( $p < 0,05$ ) порівняно з контрольною групою. Коефіцієнт де Рітиса дещо зменшився (табл. 4.52).

Таблиця 4.52

Біохімічні показники сироватки крові бичків  
*N. melanostomus* за криптокотильозу (n=50; M±m)

Показники	Група бичків	
	контрольна	дослідна
АсАТ, Од/л	$28,46 \pm 0,51^*$	$36,8 \pm 0,3^*$
АлАТ, Од/л	$18,1 \pm 0,11^*$	$23,52 \pm 0,36^*$
Коефіцієнт де Рітиса	$1,57^*$	$1,56^*$

Примітка: \* –  $p < 0,05$  порівняно з контрольною групою.

У сироватці крові дослідних бичків *N. fluviatialis* активність АсАТ і АлАТ підвищена в 1,76 і 1,79 раза ( $p < 0,05$ ) порівняно з контрольною групою. Коефіцієнт де Рітиса в дослідній групі не мав суттєвого значення (табл. 4.53).

Біохімічні показники сироватки крові бичків  
*N. fluviatialis* за криптокотильозу (n=50; M±m)

Показники	Група бичків	
	контрольна	дослідна
АсАТ, Од/л	44,32±0,89*	78,32±2,18*
АлАТ, Од/л	29,1±1,28*	52,15±1,74*
Коефіцієнт де Рітіса	1,52*	1,50*

Примітка: \* – p<0,05 порівняно з контрольною групою.

Слід відмітити, що амінотрансферази, як внутрішньоклітинні ензими, здійснюють каталітичне трансамінування, тобто перенос аміногрупи (NH<sub>2</sub>) між молекулами амінокислоти та α-кетокислотою. Крім того, беруть активну участь в процесі вуглеводного метаболізму організму бичкових риб [83, 129]. Активність ферментів відображає рівень обмінних процесів в організмі бичкових риб, який залежить від типу живлення та середовища існування, у відповідності до їх видової належності. Підвищена активність цих ферментів у сироватці крові бичкових риб вказує на патологічні процеси в органах гепатобіліарної системи – гепатопанкреасі.

Отже, паразитування метацеркаріїв трематоди родини *Heterophyidae* суттєво впливає на перебіг метаболічних процесів в організмі бичкових риб (*M. batrachcephalus*, *N. melanostomus*, *N. fluviatialis*). Супроводжується ураженням гепатопанкреаса та деструктивними змінами в його тканинах, що підтверджується підвищеною активністю амінотрансфераз, гіпопротеїнемією, гіпоальбумінемією, гіпоглобулінемією та диспротеїнемією.

### Біохімічні показники сироватки крові хижих риб за еустронгілідозу

У сироватці крові дослідних хижих риб за еустронгілідозу вміст загального білка істотно зменшився: в окунів в 1,36 раза, щук – в 1,3 раза, судаків – в 1,42 раза (p<0,05) порівняно з контрольною групою, що свідчить про зниження білоксинтезуючої функції гепатопанкреаса. Останній бере активну участь у процесах детоксикації організму хижих риб та

знешкодженні токсинів. Продукти обміну та життєдіяльності личинок нематод *E. excisus*, спричинюють негативний вплив на організм хазяїна – хижих риб, про що свідчить наявність гіпопротеїнемії в окуня, щуки і судака.

Під поняттям «загальний білок» слід розуміти сумарну кількість альбумінів і глобулінів, що перебувають у сироватці крові. Із загального числа білкових фракцій найбільшою групою білків, що синтезуються виключно гепатопанкреасом, є альбуміни. Функції, що їх виконують альбуміни сироватки крові в організмі, є надзвичайно різноманітними та багатогранними, зокрема вони задіяні у формуванні онкотичного та підтриманні колоїдно-осмотичного тисків крові, а також виконують провідну роль у перерозподілі рідини в організмі хижих риб [129]. Вміст альбумінів зменшився у дослідній групі окунів в 1,95 раза, щук – в 1,4 раза, судаків – у 1,61 раза ( $p < 0,05$ ) порівняно з контрольною групою. Слід відмітити, що альбуміни здатні майже безперешкодно проходити крізь стінку судин та накопичуватися у місці запалення у складі запального ексудату [590]. Тому зменшення їх вмісту спостерігається за ураження гепатопанкреаса продуктами життєдіяльності личинок нематоди *E. excisus* та є ознакою хронічного ураження органу. Вміст глобулінів у сироватці крові хижих риб дещо відрізнявся, хоча відмінності були менш суттєвими. Найбільшої різниці цей показник досягав у групах щук і судаків: вміст глобулінів зменшився у дослідних групах в 1,31 раза, окунів – в 1,16 раза ( $p < 0,05$ ) порівняно з контролем, що свідчить про тривалу інтоксикацію та дистрофічні процеси в гепатопанкреасі, оскільки значна частина глобулінових фракцій білка синтезується саме в ньому.

Відмінність між показниками білкових фракцій у групах хижих риб, що інвазовані личинками паразита і, тих, що є вільними, вказує на безпосередній їх вплив на обмінні процеси в організмі, зокрема на обмін і синтез білка та його фракцій. У сироватці крові заражених щук відмічається зміна складу білкових фракцій, зокрема зменшення вмісту  $\alpha$ -глобулінів. У дослідній групі судака також відзначено зменшення вмісту  $\alpha$ -глобулінів, що свідчить про

порушення білоксинтезуючої функції і, як результат, важких дистрофічних процесів у гепатопанкреасі (табл. 4.54).

Таблиця 4.54  
Біохімічні показники сироватки крові хижих риб за еустронгілідозу ( $M \pm m$ )

Показники	Група окунів n=50		Група щук n=50		Група судаків n=50	
	контрольна	дослідна	контрольна	дослідна	контрольна	дослідна
Загальний білок, г/л	65,7±0,6	48,13±1,09	43,62±1,64	32,24±2,03	69,8±1,03	48,96±1,73
Альбуміни, г/л	32,5±0,04	19,64±0,27	19,2±0,33	13,64±0,14	29,4±0,3	18,25±0,74
Загальні глобуліни, г/л	33,2±0,6	28,49±0,43	24,42±0,93	18,6±0,82	40,4±0,04	30,71±0,99
Альбуміни, %	47,24±0,79	40,81±1,31	44,02±1,41	39,84±1,61	42,12±1,73	37,28±1,64
$\alpha$ -глобуліни, %	21,3±0,54	19,1±1,67	12,11±1,65	4,97±1,11	11,3±0,83	5,15±1,87
$\beta$ -глобуліни, %	12,11±0,63	19,42±1,01	13,23±1,73	19,7±1,96	12,38±1,61	20,1±1,23
$\gamma$ -глобуліни, %	19,35±0,84	20,67±1,17	30,64±2,32	35,49±1,02	34,2±2,96	37,47±1,93
Коефіцієнт А/Г	0,97	0,68	0,78	0,73	0,73	0,59
АсАТ, Од/л	56,6±1,02	74,2±1,36	78,29±3,10	97,2±4,02	65,76±2,54	95,2±5,14
АлАТ, Од/л	40,78±1,14	92,41±1,23	20,24±2,01	69,23±1,87	23,46±2,08	74,52±3,17
Коефіцієнт де Рітиса	1,38	0,8	3,86	1,4	2,8	1,27
Сечовина, ммоль/л	7,4±0,08	4,3±1,04	6,8±0,3	4,1±0,48	5,9±0,38	4,12±0,3
Глюкоза, ммоль/л	11,24±0,24	8,72±0,56	3,74±0,47	2,66±0,17	6,98±0,13	4,89±0,15

Примітка: \* –  $p < 0,05$  порівняно з контрольною групою

Слід зазначити, що зменшення вмісту  $\alpha$ -глобулінів у сироватці крові дослідної групи окунів є відносно статистично не значимим у репрезентативній оцінці результатів. За нашими дослідженнями негативний вплив личинок гельмінтів на організм хазяїна – хижих риб, більш чітко відстежується суттєвими відмінностями у вмісті  $\alpha$ -глобулінів сироватки крові.

Вміст  $\beta$ -глобулінів у сироватці крові контрольної та дослідних груп характеризується незначною різницею у показниках. За результатами досліджень вміст  $\beta$ -глобулінів сироваток крові в інвазованих окунів, щук і судаків збільшився ( $p < 0,05$ ). Такі результати дозволяють стверджувати, що еустронгілідоз хижих риб, як правило, перебігає за типом хронічного запалення.

Фракція  $\gamma$ -глобулінів сироватки крові незначно збільшилась в дослідній групі інвазованих окунів, щук і судаків ( $p < 0,05$ ) порівняно з контролем. Ця фракція білків здебільшого представлена імуноглобулінами, які в основному й формують гуморальний захист організму хижих риб. Проникаючи до організму риб, личинки паразита стимулюють підвищення рівня антитіл. Вони доволі специфічно впливають на імунну систему хазяїна – призводять до імуносупресій та вторинних імунодефіцитів [329]. Так, за міграції, личинки нематод *E. excisus* достатньо активно травмують оточуючі тканини та на своїй поверхні інокують значну кількість мікроорганізмів. Останні потрапляють до внутрішнього середовища хижих риб та додатково ускладнюють перебіг запального процесу. Слід зазначити, що запалення є одним із видів захисту організму на клітинному та гуморальному рівнях, який розвинувся та вдосконалився в процесі еволюції.

Локалізуючись у тканинах, личинки паразита, безперечно, відчувають вплив захисних елементів організму хижих риб – реакція клітин білої крові на проникнення ксеногенного об'єкту; запуск механізмів, що ґрунтуються на специфічних та неспецифічних факторах захисту; ізоляція і подальша елімінація у навколишнє середовище тощо. Слід відмітити, що паразити мають багато різних елементів адаптації: формування захисної капсули (особливо чітко це відстежується у метацеркаріїв трематод), через яку майже не можливо потрапляння імунних тіл; формування максимально інертного «антигенного фону» для того, щоб якнайдовше бути «непоміченим» в організмі хазяїна. Тому імуносупресія, на нашу думку, є одним із пристосувань личинок гельмінтів до найбільш комфортних умов співіснування, яке виникло в процесі коеволюції паразита і хазяїна.

Альбуміново-глобуліновий коефіцієнт сироватки крові окуня річкового, щуки і судака зменшився ( $p \leq 0,001$ ) порівняно з контролем, що свідчить про зміни у білоксинтезуючій функції гепатопанкреасу на фоні хронічної інтоксикації продуктами життєдіяльності личинок паразита.

Відмічалось підвищення активності АсАТ і АлАТ у сироватці крові хижих видів риб дослідної групи ( $p < 0,05$ ) порівняно з контролем. Як відомо [80], активність АсАТ і АлАТ демонструє глибину патологічних процесів та пошкоджень м'язової тканини, гепатопанкреаса й інших внутрішніх органів риб. Переважання активності АсАТ над АлАТ є свідченням переважання процесів дисиміляції над асиміляцією [126]. Причому слід відзначити, що така специфіка обмінних процесів відстежується в усіх трьох досліджуваних видах хижих риб. Тому, ураження хижих риб збудником еустронгілідозу не має надмірного впливу на перебіг окремих метаболічних процесів в їх організмі, оскільки, ні в контрольній, ні в дослідній групах, співвідношення активності зазначених ферментів не змінюється.

Зважаючи на результати досліджень, визначати єдину фізіологічну межу або «норму» у співвідношенні АсАТ до АлАТ, тобто коефіцієнт де Рітіса, є недоцільним, оскільки в контрольних групах хижих видів риб вони мали значні коливання.

Здійснюючи аналіз біохімічних показників, обов'язково брали до уваги ряд чинників, що можуть значно впливати на активність ензимів сироватки крові, білків і їх фракцій, а саме: сезон року, вид риб (зважаючи на специфіку обмінних процесів), локалітети та ареали поширення риб.

Вміст сечовини у сироватці крові зменшився в окунів в 1,72 раза, щук – в 1,65 раза, судаків – в 1,43 раза ( $p < 0,05$ ) порівняно з контрольною групою, що свідчить про негативний вплив личинок паразита на організм хазяїна, а саме на гепатопанкреас. Слід врахувати, що основним типом живлення окунів, щук і судаків є білковий. Оскільки ці риби є хижаками, то в процесі білкового обміну одним з побічних та токсичних продуктів є аміак. Останній під час детоксикації та ряду біохімічних перетворень у гепатопанкреасі утворює менш токсичну сполуку – сечовину [129]. Тому зменшення вмісту сечовини у сироватці крові дослідної групи риб слід розглядати як глибокі порушення функції гепатопанкреаса, що, ймовірно, поглиблюються зростаючою концентрацією вторинних продуктів протеїнового хімізму.

У сироватці крові відмічали зменшення вмісту глюкози в окунів в 1,29 раз, щук – в 1,4 раз, судаків – в 1,42 раз ( $p < 0,05$ ) порівняно з контрольними групами, що свідчить про токсичний вплив личинок паразита на їх організм. Слід відмітити, що токсичний вплив, викликаний продуктами життєдіяльності паразитів, ймовірно, призводить до зниження активності полювання та споживання корму хижими рибами. Варто також відзначити, що вміст глюкози, вочевидь, відбиває не лише інтенсивність полювання, але й стан кормової бази. Наприклад, серед окуня річкового є популяції мілководного окуня, так званого «трав'яного», основу раціону якого переважно складають безхребетні організми, у тому числі й, олігохети – проміжні хазяї нематоди *E. excisus*. Однак такі коливання вмісту глюкози сироватки крові в межах виду та популяції є ознакою недосконалості регуляційних систем нижчих хребетних організмів, якими є риби.

Таким чином, паразитування личинок нематоди *E. excisus* суттєво впливає на перебіг біохімічних процесів в організмі інвазованих хижих риб – окунів, щук, судаків та супроводжується гіпопротеїнемією, гіпоальбумінемією та гіпоглобулінемією.

## **РОЗДІЛ 5. ЕПІДЕМІОЛОГІЧНЕ ЗНАЧЕННЯ ГЕЛЬМІНТОЗІВ ПРОМИСЛОВИХ РИБ ПРИРОДНИХ ВОДОЙМ УКРАЇНИ І СВІТУ**

Нині відомо біля 250 видів гельмінтів, які здатні паразитувати в організмі людини. За даними Всесвітньої організації охорони здоров'я (ВОЗ), гельмінтози відносяться до найбільш небезпечних захворювань. Загальне число захворювань і смертей від кишкових гельмінтозів вище, ніж від бактеріальних, вірусних та інших паразитарних хвороб, разом узятих. За рівнем шкоди здоров'ю населення Землі, гельмінтози займають 4 місце після діареї, ішемічної хвороби серця та туберкульозу [9, 69].

Більше 1 млрд людей у світі є інвазованими одним або кількома паразитами травного каналу, які викликають широкий спектр клінічних проявів, від легких ускладнень до летального завершення [291, 486, 617].

Перші вогнища опісторхозу у Північно-Східному регіоні України були встановлені у 1930-х роках. Зокрема, на території Сумської області у 1953 році на річці Ворскла із затоками, виявлено перше вогнище інвазії з ураженням населення до 61 %. Пізніше були зареєстровані інтенсивні вогнища в регіонах річок Сула та Сейм, де інвазування населення коливалось від 2 до 18 %, а в окремих селах Кролевецького району – до 70–80 %. У 1980-х роках опісторхоз був зареєстрований вже у 16 з 18 районів Сумської області, у 197 населених пунктах [155].

В Україні знаходиться друге за величиною у світі ендемічне вогнище опісторхозу в басейні річки Дніпро та його заток (Псел, Сула, Сейм, Ворскла і ін.). Хвороба реєструється по всій території України, окрім Севастополя. Рівень ураженості населення в окремих районах Полтавської та Чернігівської областей коливається в межах 10–15 %, а в Сумській області – 71–82 %. Зараженість збудником опісторхозу м'ясоїдних тварин (переважно котів) становить 32 % у басейнах Дніпра, 28 % – Південного Бугу, 25 % – Сіверського Донця, 19 % – Десни. Зараженість церкаріями молюсків відмічається у межах 0,3–1,5 %, а риб родини корошових метациркаріями – від 3 до 18 % [146]. На території України найбільш ураженими збудником



опісторхозу є лящ (25 %), в'язь (20 %), густера (7 %), плотва і червонопірка (5 %) [201]. Стійке функціонування природних вогнищ пов'язано із особливостями гідрологічного режиму області, значною частиною риби у харчовому раціоні місцевого населення. Середнє значення захворюваності по Україні становить 1,44 на 100 тисяч населення. Пік захворюваності на опісторхоз в Україні реєструвався у 2006 році за показників – 1,7 на 100 тисяч населення [193].

Досліджуючи рівень ураженості риб опісторхідами (*Opisthorchis tenuicolis*, *Pseudomphistomum truncatum*, *Metorchis bilis*, *M. xanthosomus*) в Київському водосховищі в період 1999 по 2002 роки, було встановлено інвазування у 25 % досліджуваних (лящ, тарань, густера, синець, лин), а інтенсивність інвазії коливалася в межах 1–20 метацеркаріїв у одній рибі. В середньому показники екстенсивності і інтенсивності інвазії личинками опісторхід становили: червонопірка – 35 % і 8,2 екз., тарань – 20,3 % і 5,1 екз., лящ – 18,2 % і 7,6 екз., синець – 16,3 % і 2,8 екз., густера – 12,1 % і 9,4 екз., лин – 4,1 % і 2 екз. [72].

В Російській Федерації опісторхоз поширений в басейнах річок Об, Іртиш, Волга, Кама. Природні вогнища з низькою інтенсивністю інвазії присутні в притоках Єнісею, в басейнах Уралу. Найбільше вогнище опісторхозу у світі – Об-Іртишський ареал. Він охоплює 15 країв і областей Російської Федерації та Казахстану з максимальним рівнем захворюваності в Тюменській, Пензенській, Курській, Томській областях, Ханті-Мансійському автономному округу, Західному Сибіру та Башкорстані. Зараженість місцевого населення досягає в окремих районах до 85–95 %, котів – 100 %, собак – 27–50 %, свиней – 40 % [134, 140, 148, 149, 166, 185, 188, 189, 191, 192]. Інтенсивне вогнище опісторхозу знаходиться також у Красноярському краї на річці Чулим. Тут частота ураження населення досягає 70–80 % [21, 69]. Так, зокрема в Омській області за останні 50 років, кількість заражених людей зросла у 10 раз [4]. Значні вогнища інвазії також встановлені у Волго-Камському басейні. Опісторхоз реєструють також у

жителів Новгородської, Брянської, Воронежської областей, в Татарстані, а також Австрії, Угорщині, Нідерландах, Польщі і Румунії [1, 14, 15, 19, 93, 95, 99, 101, 103, 105, 143].

Так ураженість в'язя метацеркаріями *Opisthorchis tenuicolis* в Нижній Обі становить 95 %, а тарані і ляща – 30 і 15 % відповідно. Тоді як у Середній Обі екстенсивність інвазії в'язя становить 100 %, тарані – 55 % і ляща – 10 % [99, 150].

Із диких м'ясоїдних тварин природним резервуаром опісторхид є лисиця звичайна, бобер, норка, єнотоподібна собака, видра [163, 164, 181]. Зокрема, у деяких областях Російської Федерації, встановлено ураження червоної лисиці з екстенсивністю інвазії від 6,25 до 11,1 %, американської норки – 33,4 % [164]. На території європейських країн, зокрема в Італії, встановлено, що дефінітивними хазяями для *O. tenuicolis* є щурі, дикі кабани, росوماхи, соболі, а також коти і собаки [479].

В Західній та Центральній частині Європи ідентифіковано чотири види трематод роду *Metorchis*, а саме *Metorchis albidus*, *M. bilis*, *M. crassiusculus* і *M. xanthosomus*. Зазначені види паразитів є небезпечними для здоров'я людини. Окрім людей, цих паразитів було зареєстровано у качиних (*Anas*, *Aythya*), курячих (*Fulica*), бакланів (*Phalacrocoracidae*), хижих птахів (*Buteo*, *Aquila* і ін.) та рибоїдних ссавців (*Lutra*, *Vulpes*, *Ursus* і ін.) [571].

У водоймах Західного Сибіру (середня течія річок Том і Бакчар Томської області, у верхів'ї річок Об і Алей Алтайського краю) встановлено ураження гідробіонтів метацеркаріями *Metorchis bilis* [159]. Повідомлено про ураження населення, яке мешкає вздовж зазначених водойм та споживає інвазовану рибу. Ураженість населення збудником меторхозу досягає 8,4 % [100]. Досліджуючи паразитофауну популяції в'язя (*Leuciscus idus*) із річки Нура-Сарису, Казахстан, виявлено ураження його метацеркаріями *M. bilis*. Рівень зараженості паразитами становить 42 % [398]. Про ураження тарані (*Rutilus rutilus*) у річках Фінляндії метацеркаріями трематоли

*Pseudamphistomum truncatum* і *M. bilis*, повідомляється А. Näreaho і ін. (2017). Екстенсивність інвазії на рівні 46 % [481].

*Pseudamphistomum truncatum* – трематода, що також має епідеміологічне значення. Так, встановлено, що у сірих тюленів (*Halichoerus grypus*) Балтійського моря поширення псевдомфістоматидозу є на рівні 11,9 %. Слід відмітити, що рівень ураженості самців у 3,1 раза вищий, ніж самок [483, 624, 625, 626, 627]. За повідомленнями Е. Sherrard-Smith і ін. (2009) у видр (*Lutra lutra*) з Англії та Уельсу (на півночі Ессекса), встановлено ураження їх маритами трематод *P. truncatum* і *M. albidus* за екстенсивності інвазії – 11,7 і 6,6 % відповідно. Результати досліджень підтверджують циркуляцію збудників гельмінтозоозів серед іхтіофауни Великобританії [564]. В озері Шеннон, Ірландія, за дослідження видр (*Lutra lutra*) та американських норок (*Mustela vison*), встановлено ураження трематодами *P. truncatum* з екстенсивністю інвазії 12,5 %. Також, за результатами досліджень встановлено інвазування тарані (*Rutilus rutilus*) у річках Ірландії, метацеркаріями *P. truncatum* з екстенсивністю інвазії 89 % [356]. Про ураження видр із риболовецьких ставків Вроцлава (Нижня Салезія) збудником псевдомфістоматидозу повідомлено в Польщі [360]. Серед коропових риб річки Біла, що у Башкорстані (Російська Федерація) виявлено паразитування метацеркаріїв *O. tenuicilis*, *M. bilis* і *P. truncatum* – серед місцевої популяції риб – уклеї (*Alburnus alburnus*) [599].

*Clonorchis sinensis* є патогенним видом трематод, яким заражаються люди при споживанні риби [373, 421, 437, 457, 515, 516, 517]. Цей паразит є ендемічним видом переважно азійських країн, включаючи Корею, Китай, Тайвань, В'єтнам та далекосхідні райони Російської Федерації [175, 382, 383, 394, 395, 429, 430, 618]. Згідно з восьмим національним дослідженням поширення кишкових інвазій у Південній Кореї, в 2012 році, *C. sinensis* був визначений як найпоширеніший гельмінт серед інших паразитів, що діагностували у людей [405]. Цей паразит розглядається Міжнародним агентством дослідженням раку в якості біологічних агентів першої групи

канцерогенів разом із *Opisthorchis viverrini* і *Schistosoma haematobium* [499, 470, 598, 567]. Chen D. і ін. (2010) зареєстрували випадок паразитування метацеркаріїв *C. sinensis* у креветок річки Чжуцзян (Китай, провінція Гуандун), що може слугувати причиною зараження людей [280].

*Opisthorchis viverrini* – гельмінт, що є проблемою для охорони здоров'я ряду країн: Таїланду, Лаосу, В'єтнаму і Камбоджі [376, 389, 459, 570]. Ураження людей відбувається під час споживання недостатньо термічно оброблених або сирих рибних продуктів, що є досить популярними у більшості регіонів, особливо у сільській місцевості Таїланду [361, 615]. Більше того, експериментально доведено, що інвазування населення *O. viverrini* є причиною та основним фактором ризику розвитку холангіокарциноми та раку печінки [384, 504, 581, 582].

*Eustrongylides* spp. був визнаний зоонозним паразитом, тобто небезпечним для людини. Зараження відбувається у випадку споживання нею недостатньо термічно обробленої риби та рибних продуктів [245, 482, 614]. Офіційно про природне інвазування людини нематодою *E. excisus* вперше було повідомлено Р. F. Guerin (1982) [352]. Люди, які споживали рибу та рибні продукти, що не були піддані достатній кулінарній обробці, заражалися збудником еустронгілідозу. Такі інвазії характеризувалися гастритами та перфораціями кишкової стінки [313]. Експериментально доведено можливість викликати перитоніти в інвазованих личинками дослідних кролів [468].

За повідомленням науковців метацеркарії трематоди родини Heterophyidae представляють небезпеку для здоров'я людини при споживанні риби та рибної продукції, що була піддана недостатній кулінарній обробці [139, 182, 413]. У родині Heterophyidae нараховується 8 видів паразитів: *Cryptocotyle concava* Creplin, 1825; *C. lingua* Creplin, 1825; *C. jejuna* Nicoll, 1907; *C. badamshini* Kurochkin, 1959; *C. cryptocotyloides* Issaitschikow, 1923; *C. delamurei* Jurachno, 1987; *C. quinqueangularis* Skrjabin, 1923; *C. thapari* McIntosh, 1953 [335, 336, 337]. Також, паразитування статевозрілих трематод

у травному каналі, відмічено у котів, собак та морських ссавців [333, 550, 591, 592].

Про поширення збудника *Metagonimus yokogawai* у річках Зей, Біла, Амур та Нора, в Амурській області Російської Федерації, повідомляли різні дослідники [152, 175, 244]. Збудника *M. yokogawai* зареєстровано дослідниками у водоймах Японії, в префектурі Окаяма. Виявлено також збудника і серед популяції аборигенних видів риби – айю (*Plecoglossus altivelis*) із річок Асахі, Такебо-чо, Кіта-ку [565, 566].

Сіуреа І. (1933) в Румунії зареєстрував ураження людини збудником метагонімозу [284]. Автор встановив поширення *M. yokogawai* серед гідробіонтів румунських природних водойм, а також серед пеліканів Австрії [285, 286]. У складі паразитофауни риби природних водойм Південної Кореї та Тайваню також виявляли метацеркарії *M. yokogawai* [277, 621]. Під час вивчення рівня інвазованості людей кишковими паразитами у Південній Кореї, J. Y. Chai і S. Lee (1991) встановили, що *M. yokogawai* є одним із найпоширеніших видів паразитів, які заражають людину. Основною причиною інвазування людей збудником метагонімозу було споживання зараженої метацеркаріями риби [278]. В той же час збудники *C. sinensis* і *M. yokogawai* в природних водах Південної Кореї уражають більше 40 видів промислових риби [576].

Анізакідоз відноситься до групи захворювань, що викликають у людини специфічні синдроми, які мають назву «Visceral larva migrans». Анізакідоз переважно реєструється у тих країнах, де розвинутий рибний промисел, а населення звикло споживати сиру та мало солону рибу [232, 342, 390, 613, 623]. Перший випадок зараження людини личинками родини Anisakidae було описано в Нідерландах більше 50 років тому Ван Тілом. Автор встановив нематоду в еозинофільній гранульомі кишок у пацієнта, що страждав від гострого болю черевної порожнини. Пізніше нематода була ідентифікована як *Anisakis* [603]. Нині, анізакідоз зареєстровано на п'яти континентах: Азія (Корея), Європа (Нідерланди, Франція, Великобританія,

Іспанія, Німеччина, Італія і ін.), Африка (Єгипет) та Америка (Сполучені Штати Америки, Аляска, Гавайї, Канада та країни Південної Америки), а також Нова Зеландія і Австралія [250, 253, 258, 268, 289, 312, 314, 375, 401, 436, 475, 521, 551, 609].

Найчастіше випадки захворювання людей на анізозіоз реєструють в Японії та на Далекому Сході Російської Федерації [173, 174, 227, 300, 378, 379]. Рідко відмічають інвазування людей личинками нематод *Anisakis physeteris* і *Contracaecum* [231, 375, 289]. Зокрема, повідомляється про зараження людей личинками нематоли *Anisakis simplex* при споживанні свіжо соленої риби із найбільшого заливу Петра Великого, що в Японському морі. Відмічено, що у людей, які були інвазовані личинками нематод, відмічали клінічні прояви гастриту, а також блювання та інтоксикацію [87]. Відмічено, що при зараженні людини збудником анізозіозу відбувається сенсibiliзація її організму, яка призводить до виникнення гострих алергічних реакцій [235].

Багатьма науковими дослідженнями доведено, що значення природних водойм (річок, озер, каналів) у поширенні гельмінтозоозів є значно більшим, ніж сільськогосподарських ставків [277, 429, 457, 518].

Фактором накопичення та резервуаром для опісторхид є домашні та синантропні тварини: коти, собаки, свині, із-за їх поширення та великої популяції [479, 612]. Хоча, існує думка, що незважаючи на значну кількість фермерських свиногосподарств, фактор передачі та поширення, в більшості, покладається на собак і котів, які мають можливість здійснювати незначні міграції у пошуках залишків риби та рибопродуктів. Проте, коти здатні формувати мікропопуляції поряд із рибопереробними підприємствами, що розташовані біля водойм, та інвазуватися під час поїдання зараженої риби [233, 422, 515, 516]. Епідеміологічні дослідження доводять, що не лише риба, але й рибоїдні ссавці можуть підтримувати цикл розвитку паразита та збільшувати ризик зараження людей [288]. Найбільший фактор ризику – це споживання людиною сирої або недостатньо термічно та технологічно обробленої риби, яка інвазована збудниками гельмінтозоозів. Слід

відмітити, що спалахів захворювань харчового характеру, які викликані споживанням риби, як правило, в рази більше, ніж за споживання продуктів птахівництва, молочних та м'ясних продуктів [485].

Отже, риба промислових водойм може бути потенційним джерелом інвазування людини і тварин та представляти суттєву загрозу епідеміологічному благополуччю. Саме тому, питання контролю поширення гельмінтозоозів, які раніше не реєструвалися на певних територіях, потребує особливої уваги.

## РОЗДІЛ 6. ЕКОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ ГЕЛЬМІНТОЗІВ ПРОМИСЛОВИХ РИБ ПРИРОДНИХ ВОДОЙМ УКРАЇНИ І СВІТУ

Організми, що вільно існують у навколишньому середовищі, неминуче контактують та взаємодіють із біотичними та абіотичними факторами біотопу [11]. В той же час взаємодія паразита із середовищем біотопу покладається на хазяїна, хоч у більшості і, опосередковано [8]. Стосовно цього явища паразито-хазяїнних відносин Ш. Д. Мошковський (1946) писав: «Організм, що веде паразитичний спосіб життя, перекладає тягар регуляції відносин із зовнішнім середовищем на організм хазяїна. Через нього регулює і отримання паразитом поживних речовин, що є одним із найважливіших факторів існування останнього» [82]. Під впливом біотичних і абіотичних факторів процес змін у природних угрупованнях тварин в останні роки прискорився. Причини цього, в більшості, полягають у впливі діяльності людини на природні процеси [129].

Проте, незважаючи на взаємний антагонізм паразита і хазяїна, в процесі коеволюції проходить їх адаптація (паразита до хазяїна), а в деяких випадках, навіть взаємна. Провідна роль у цьому процесі належить природному відбору: виживали найбільш пристосовані до умов існування паразити і найбільш стійкі хазяї [340, 355, 527, 578].

Удосконалення систем життєзабезпечення вільноіснуючого організму проходило еволюційно в результаті впливу на нього біотичних (у тому числі і, вплив паразита) і абіотичних факторів та природного відбору [66, 195]. Виникає ситуація замкнутого кола, коли удосконалення паразита в протистоянні хазяїну тягне за собою удосконалення способів захисту у самого хазяїна [11, 81].

Склад паразитофауни визначається комплексом зв'язків, з яких головну роль відіграють видове різноманіття і чисельність кінцевих та проміжних хазяїв [74].



Характер впливу паразита на організм хазяїна залежить від ряду умов: з одного боку, від виду паразита, його морфо-фізіологічних особливостей та патогенності, а з іншого – від видової специфіки хазяїна, висоти його організації, локалізації паразита в певних тканинах і органах, а також від того, наскільки швидко хазяїн реагує на вплив паразита [144].

Антропогенний фактор призводить до значної зміни паразитарної системи [220, 442, 512]. Вплив антропопресії відчують на собі не лише хазяї, але й паразити, у яких еволюційно виникли складні цикли розвитку (біогельмінти). Паразити мають негативний вплив на хазяїна пропорційно щільності обох популяцій. Окрім цього, заражені та незаражені особини хазяїна проявляють компенсаторні реакції, які можуть суттєво знижувати їх популяції в даній екологічній системі. Тобто, під впливом різних факторів екологічної системи та навколишнього середовища (фізичні, хімічні, біологічні), проходить перебудова структури паразитарної системи (видового складу, біомаси паразитів і хазяїв) (рис. 6.55).

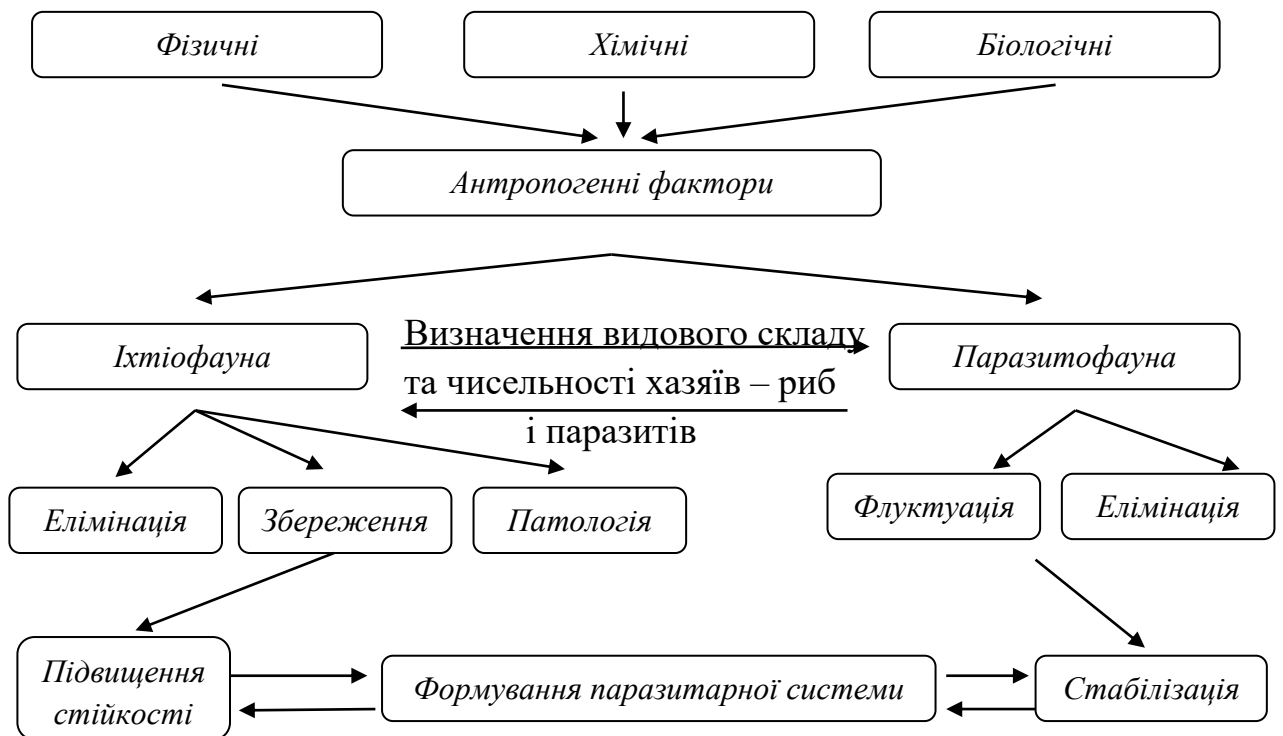


Рис. 6.55 Вплив антропогенних факторів на формування паразитарної системи (за Давидовим О. М. і ін., 2011)

Дія антропогенних факторів забезпечує як збереження, так і подальший розвиток (прогресу чи регресу) паразитарної системи, визначаючи рівень їх мінливості та коливань [78, 79].

За умови токсичного забруднення водного середовища відносини між паразитом і хазяїном суттєво змінюються [449, 450, 451]. Так, наприклад, внаслідок негативного впливу іонізуючого випромінювання, радіації, наявності токсикантів у водному середовищі відбувається збідніння не лише іхтіофауни (потенційних проміжних та дефінітивних хазяїв), але і різноманіття популяцій паразитів. При цьому, спостерігається насичення водойми біогенними, органічними та токсичними сполуками. Це викликає порушення кисневого режиму та сприяє виникненню гіпоксичних зон, особливо у придонних шарах води [559]. За прямої чи непрямой інтоксикації відбувається ураження життєво важливих органів та систем не лише хазяїна, але й паразита, що в кінці призводить до елімінації системи, як цілого – гине риба та її паразити (гострий токсикопаразитоз) [78]. Паразит, за певних умов, може виступати в ролі буфера, відбираючи на себе певну частину токсикантів, що потрапляють до організму хазяїна. В таких випадках довготривале існування паразита та хазяїна можливе, але з часом відбувається зміна домінанта, або з'являються нові домінанти, або паразитична система деградує, як ціле [16, 79].

Тому, паразитичні види вимушені завжди перебувати в процесі адаптації до антропогенних факторів у рамках тієї здатності паразитизму, які були закладені за ними природним добором. Саме тому патогенність паразитів є адаптивною ознакою в умовах середовища, що постійно змінюється, а така взаємодія між паразитом-хазяїном – носить характер коеволюції [75].

Порушення механізмів саморегуляції паразитарних систем супроводжується процесами паразитарної сукцесії (заміна паразитофауни хазяїна), експресії (збільшення чисельності паразитів, зумовлене зростанням чисельності хазяїв усіх рангів) та експансії (освоєння паразитами нових

територій та хазяїв), що проявляються у збільшенні рівня інвазованості специфічних і розширення кола паратенічних хазяїв [121].

Із усіх видів біотичного впливу на стан паразитофауни гідробіонтів, найбільш чітко відчутне антропогенне навантаження, яке здійснюється на водойми. Найчастіше за все відчувають вплив, що пов'язаний з надходженням надлишкової кількості біогенних речовин, у результаті чого починається процес евтрофування – процес, що за короткий час призводить до збільшення рівня біопродуктивності і порушення збалансованості екосистеми [115]. Наслідки такого впливу негативно проявляються у надмірному розвитку фітопланктону (перш за все – ціанопрокаріот), яке називається «цвітінням». Цей процес вкрай негативно відображається на якості води та знижує рекреаційну цінність водойм. Головна небезпека евтрофування полягає в тому, що воно майже незворотне, оскільки призводить до внутрішніх, докорінних змін в екосистемі водойми [112].

Так званому «цвітінню», сприяє незначний водообмін, утворення застійних із слабкою проточністю зон; надлишковий вміст азотистих та фосфорних компонентів, органічних сполук, які слугують поживним середовищем для синьо-зелених водоростей [26].

Під час «цвітіння» відбувається зміна фізико-хімічних властивостей води, зокрема вода набуває вкрай неприємного запаху, різко знижується вміст розчинного кисню, активізуються анаеробні процеси, що призводять, у кінцевому результаті, до заморних явищ риби та інших гідробіонтів (молюсків, ракоподібних тощо). Поведінка риб зазнає суттєвих змін: з'являється атаксія, спостерігають явища ураження нервової системи, пригнічення дихальних та, як наслідок, окисно-відновлювальних процесів організму з наступною загибеллю [187].

На стан резистентності організму риб та опірності щодо паразитарних хвороб, впливають гідрохімічні та гідробіологічні показники у водоймі [450, 519]. Це явище вивчено на амазонських паку (*Colossoma macropomum*) в штаті Рондонія, Бразилія. Дослідники встановили, що із погіршенням

гідрохімічного режиму – показники ураження моногенами збільшувались [338]. Про вплив гідролого-гідрохімічних показників на рівень інвазованості ляща та тарані плероцеркоїдами *Ligula intestinalis* і *Digramma interrupta* у акваторії Північного Каспію, що у Російській Федерації, повідомляють А. В. Конькова і ін. (2015). Відмічено, що такі показники води як: об'єм та час повені, глибина, вміст солі та температура впливають на рівень інвазованості цестодами [115]. Причепя М. В. і ін. (2017) досліджували вплив забруднення Білоцерківського водосховища (річка Рось), а також озера Кирилівське та річки Сирець (Київ), на деякі біохімічні показники краснопірки, плітки, верховодки, йоржа та окуня (показники рівня гормонів щитоподібної залози: трийодтироніну (Т3) і тироксину (Т4), а також активність лактатдегідрогенази) [153]. Дослідники встановили, що рівень зазначених гормонів риб був вищим у 4–4,5 раза в озері Кирилівське та річці Сирець, порівняно з рибою, що була виловлена з річки Рось. На думку авторів, у досліджуваних риб спостерігається різноспрямована регуляція енергетичного обміну. Як відомо, трийодтиронін (Т3) бере активну участь у регуляції енергозабезпечення метаболічних процесів та визначає процеси споживання кисню тканинами риб [230, 514].

Деякі паразити, використовують у якості проміжних хазяїв окремі види зообентосу (молюсків, олігохет) та мають диференційований цикл розвитку. Ці гельмінти є індикаторами підвищення концентрації біогенних елементів у водоймах, тобто – евтрофування. Так, наприклад, до групи паразитів із диференційованим циклом розвитку можна віднести трематод родини *Heterophyidae*, а також нематод родини *Diostophymatidae* [104, 430, 619].

До факторів абіотичного впливу слід віднести й накопичення у донному осаді нафтопродуктів, а у воді – важких металів (цинк, кобальт, кадмій, плумбум). Усі хімічні речовини, у тому числі і, важкі метали, що потрапляють із зовнішнього середовища в біологічну систему, в кінцевому результаті, неминуче вступають у фізико-хімічні реакції з багаточисленними біохімічними компонентами клітин. Тим не менш, у складній біохімічній

системі будь-якого організму, незалежно від його місця в еволюційній ієрархії, присутні вузлові біохімічні системи, пошкодження яких можуть розглядатися в якості прогностичного показника неминучості розвитку незворотних деструктивних процесів [34, 142].

Вплив забруднення на організм хазяїв та паразитів досліджував Г. М. Доровських (1996) в акваторії річок Печора та Вичегда, що у північно-східній частині Російської Федерації. Дослідник виявив, що вода, забруднена великою кількістю органічних речовин, індукує сильну ураженість риб інфузоріями родів *Aporosoma* и *Trichodina*. Також дослідник відмічає 100 % ураження корошових риб метацеркаріями *Rhipidocotyle campanula* з інтенсивністю інвазії більше – 200 паразитів [83]. Вплив нафтопродуктів на паразитів також є значним: відмічені патології розвитку серед диплозоїд, а такі паразити корошових риб, як *Mухobolus permagnus* у великій кількості були виявлені під шкірою в окунів [85].

Наявність забруднювачів у воді, навіть у незначних концентраціях, вкрай негативно відображається, як на загальному стані організму, так і на бар'єрних функціях шкіри та біохімічному складі слизу риб, що сприяє більш вільному інвазуванню її збудниками паразитарних хвороб [102, 125, 292, 341, 433].

Факторами біотичного характеру, що безпосередньо можуть впливати на поширення гельмінтів серед іхтіофауни природних водойм є проміжні, додаткові (резервуарні) та дефінітивні хазяї, які беруть безпосередню участь у циклі розвитку окремо взятої таксономічної одиниці. Так для трематод родини Heterophyidae *Cryptocotyle concava* Creplin, 1825 та *Cryptocotyle jejuna* Nicoll, 1907), проміжними хазяями є молюски *Hydrobia ulvae* (*Peringia ulvae*) Pennant, 1777, а дефінітивними – рибоїдні птахи, морські ссавці, собаки та людина. У нематод родини Dioctophymatidae, зокрема *Eustrongylides excisus* (Jägerskiöld, 1909), роль проміжних хазяїв виконують водні олігохети родини Tubificidae та Lumbriculidae, в яких паразити розвиваються в першій та другий личинковий періоди [104, 432].

Збільшення вмісту органічних речовин і їх накопичення у водоймі призводить до формування кормової бази для проміжних хазяїв зазначених паразитів: молюсків, олігохет та інших представників бентосу. Забруднення природних водойм органічними рештками, перенасичення біогенними елементами є підґрунтям для поширення паразитозів серед їх іхтіофауни [432].

Згідно з повідомленням I. A. Simon-Okel (2016), в акваторії річки Елейле (Eleyele), Ібадан, що у Нігерії, серед цихлідових риб встановлено ураження гельмінтозами: *Clinostomum tilapiae*, *Euclinostomum heterostomum*, *Neascus*, *Allocreadium ghanensis*, *Phagicola longa*, *Alloglossidium corti*. Дослідник відмічає, що загальна чисельність уражених риб у незабрудненій акваторії річки становить 43,5 %, проти 71,18 % серед цихлід, які були виловлені в забрудненій частині водойми. Це забруднення антропогенного походження та значно впливало на гідрохімічні показники у річці [566]. Існують повідомлення про вплив забруднення на стан паразитофауни прісноводної риби у природних водоймах Африки [322, 323, 381]. В озері Тимсах, поблизу Ісмалії (Єгипет), досліджуючи вплив забрудненості води важкими металами на стан популяції моногеней встановлено, що поширення та репродуктивний цикл *Cichlidogyrus halli typicus* і *C. thurstonae*, які були відібрані від нільської тилляпії (*Oreochromis niloticus*), прямо корелюють із рівнем купруму і свинцю. В той же час відмічено, що забрудненість солями цинку жодним чином не відображається на стані популяції моногенетичних сисунів [445].

Встановлено поліморфізм специфічного паразита корюшки – цестоуди *Proteocephalus tetrastomus*. Так паразити, що були відібрані із озера Ладога значно відрізнялися за розміром стробіли, шириною статевозрілих члеників, довжиною яєчника, від тих, які відібрані від риб із озера Голубе. Також вони різнилися за розмірами репродуктивних органів. На думку автора, такі морфологічні відмінності виникають із-за різниці гідрохімічного та гідробіологічного режимів у різних озерах [3].

Окреме, й в більшості вирішальне, значення для поширення паразитів іхтіофауни, мають рибоїдні птахи, які під час сезонних міграцій поширюють гельмінтів далеко за ареали територій, де вони раніше не реєструвалися та формують природні вогнища інвазії. Переважною причиною змін напрямків міграційних шляхів перелітних птахів та часу перебування їх на місцях стоянок є кліматичні умови, які пов'язані із глобальним потеплінням у світі [122]. За повідомленням ООН (Організація Об'єднаних Націй) в період 1880–2012 років середня глобальна температура підвищилась на 0,85 °С.

Зміни клімату в останні роки призвели до того, що водойми помірних зон знаходяться під кригою менший проміжок часу у холодний період року, а це означає, що паразити, в яких дефінітивними хазяями є рибоїдні птахи, отримують можливість завершувати свій цикл розвитку упродовж більшого періоду часу, ніж раніше. Такі кліматичні умови призводять до зміни строків міграцій птахів та частини птахів, які її здійснюють [273, 380, 549].

Під час весняних міграцій південні види птахів можуть перелітати північний кордон свого нормального поширення і з'явитися в гніздовий час у більш північних широтах, де зазвичай їх не реєструють. Такими міграціями південних видів птахів сприяє висока температура повітря весною. Навпаки, при скороченому весняному перельоті, види птахів, які звичайно існують в більш північних місцевостях, можуть осідати та гніздуватися в більш південних широтах. Такі випадки відбуваються при затяжних прохолодних веснах [122].

Так на озері Скептон-Лей, що знаходиться у південно-західній частині Англії, до 1973 року паразитів *Ligula intestinalis* в тарані і *Thylodelphis clavata* в окуня у складі паразитофауни, не реєструвалося. Проте з появою на водоймі популяції рибоїдних птахів – великої поганки (*Podiceps cristatus*), які почали гніздування на озері, з'явилися нові паразити, яких раніше не відмічалось [110].

Таким чином, подовження або скорочення міграційних шляхів птахів навесні під впливом метеорологічних умов на кордоні та ареалів поширення,

можуть бути досить суттєвими зоогеографічними факторами, які впливають на якісний і кількісний склад їх фауни. Досить теплі та вологі зими півдня України дозволяють деяким рибоїдних птахам не здійснювати щорічні сезонні міграції. Цей факт безпосередньо відображається на стані гельмінтофауни водойм та місцевостей, що задіяні в міграційному маршруті основних дефінітивних хазяїв збудників криптокотильозу та еустронгілідозу – рибоїдних птахів [364, 365].

Отже, у найближче сторіччя в екосистемах водойм роль паразитів, чий цикл розвитку включає рибоїдних птахів, буде збільшуватися швидше, ніж роль паразитів, чий цикл розвитку повністю проходить у воді. Це, в свою чергу, призведе до того, що потік речовин і енергії з водойми у напрямку суходолу буде посилюватися [348].

Високі показники зараження риби *C. sinensis* і *O. viverini* у В'єтнамі та Таїланді пов'язані як із біотичними, так із абіотичними факторами. Так цикл розвитку зазначених паразитів пов'язаний безпосередньо із молюсками *Bythinia* sp., які у великій кількості поширені на рисових полях, озерах та невеликих каналах [263, 319, 487, 517, 560]. Вивчення абіотичних факторів, які впливають на чисельність *Bithynia siamensis gonoiomphalos*, основного проміжного хазяїна для *O. viverini*, виявили важливість глибини, рівня розчиненого кисню, температури води, рН та її солоності. Такі умови, як правило, не можуть бути створені у ставках, де вода переважно застійна, тепла та з низьким рівнем кисню [488].

Отже, в екосистемах, що зазнають потужного антропогенного впливу відбувається порушення збалансованої динамічної рівноваги у паразито-хазяїнній системі. Такий дисбаланс призводить до створення умов для збільшення популяції та ареалу поширення окремих паразитів. Варто вказати на значення перелітних птахів у появі та функціонуванні стаціонарних вогнищ інвазії серед промислових риб природних водойм. Зокрема, велику зацікавленість становлять вогнища криптокотильозу та еустронгілідозу, як типових хвороб, що є потенційно небезпечними для здоров'я людини.



## **Мікстінвазії промислових риб природних водойм півдня України**

Паразитарні хвороби наносять суттєві збитки рибництву, викликаючи зниження маси приростів, а іноді й загибель риби. Досить часто спостерігають одночасне паразитування кількох видів збудників, що значно обтяжує перебіг хвороби, постановку остаточного діагнозу та проведення оздоровчих заходів [27]. Змішані паразитарні хвороби риб важче та складніше піддаються лікуванню. Під час обстеження риб, у ряді випадків, при змішаних інвазіях з'являються схожі клінічні ознаки, що значно ускладнює їх діагностику [132].

У цій главі наведено результати паразитологічних досліджень бичкових і хижих риб Дніпро-Бузького лиману та акваторії Чорного моря. Встановлено, що паразитування гельмінтів в організмі риб відбувається в асоціації з іншими. Це явище є характерним для іхтіофауни природних водойм півдня України.

## **Криптокотильоз та інші інвазії бичкових риб природних водойм півдня України**

За досліджень у бичка-пісочника встановлено зараження трематодами *Asymphylogora pontica*. Екстенсивність інвазії (EI) становила 2,58 %, інтенсивність інвазії (II) – 4–12 метацеркарій. Слід відмітити, що екстенсивність інвазії за ураження метацеркаріями *S. concava* становила 30,4 %, інтенсивність інвазії – 9–24 цисти. За ураження бичка-пісочника метацеркаріями *S. jejuna* EI становила 15,9 %, II коливалася від 12 до 103 екз. Так показники ураження криптокотиліюсами характеризують рівень забрудненості середовища існування риб біогенними елементами, що в свою чергу, створює комфортні умови для розвитку популяції молюсків роду *Hydrobia*. Останні, як відомо, є проміжними хазяями трематод родини Heterophyidae, зокрема *S. concava* і *S. jejuna*.

Слід відзначити цікаву знахідку у бичка *N. fluviatialis* – плероцеркоїди цестоди *L. pavlovski*. Ця знахідка була одиничною. Паразитів виявлено лише

в одного бичка. Такі знахідки в більшості є випадковістю, аніж закономірністю, що говорить про використання в раціоні бичка-пісочника циклопів та діаптомусів. За результатами клініко-лабораторних досліджень встановлено також інвазування бичка-пісочника нематодою *C. minutus*. Кількість уражених риб була в межах 9,05 %, за інтенсивності інвазії – 1–3 нематоди. Слід відзначити окремо личинок *Raphidascaris* sp., яких виявлено у порожнині тіла бичків, а також під капсулою гепатопанкреаса та в його паренхімі.

Показники (EI) ураження становили 2,8 % від загальної кількості досліджених бичків цього виду. Інтенсивність інвазії була в межах одного екземпляра (табл. 6.55).

Таблиця 6.55

Показники інвазування бичка-пісочника збудниками паразитарних хвороб

Збудники	Кількість інвазованих, екз	Екстенсивність інвазії (EI), %	Інтенсивність інвазії (II), екз.
<i>Asymphylogora pontica</i> Chernyshenko, 1949	12	2,58	4–12
<i>Cryptocotyle concava</i> Creplin, 1825; met	141	30,4	9–124
<i>Cryptocotyle jejuna</i> Nicoll, 1907; met	74	15,9	12–103
<i>Ligula pavlovski</i> Dubinina, 1959, larva	1	1 із 464 екз	1
<i>Cucullanellus minutus</i> Rudolphi, 1819	42	9,05	1–3
<i>Eustrongylides excisus</i> Jägerskiöld, 1909, larva	107	23,06	1–4
<i>Raphidascaris</i> sp. larva	13	2,8	1
<i>Telosentis exiguus</i> Linstow, 1901	5	1,07	1–2
<i>Ergasilus nanus</i> , Beneden, 1870	38	8,18	1–31

Цікаво відмітити той факт, що знахідки личинок нематод *Raphidascaris* sp. здійснено лише у бичків, що були виловлені в умовах солонуватих водойм Дніпро-Бузького лиману. Також, встановлено на поверхні гепатопанкреаса білуваті цисти, які містили дегенерованих нематод та їх

фрагменти, що за анатомо-морфологічними ознаками були схожі на личинок нематод роду *Raphidascaris*. Проте, із-за значних змін структури тіла виявлених паразитів, дійти остаточного висновку щодо таксономічної належності останніх, не було можливим. Представниками типових зоонозів, що встановлено за іхтіопатологічного дослідження, були личинки нематоди *E. excisus*. Паразитів встановлювали у 23,06 % досліджуваних бичків *N. fluviatialis*. Інтенсивність інвазії за еустронгілідозу була в межах 1–4 личинок. Представником акантоцефальозів, якого встановлено за дослідження бичків-пісочників, був скреблик *T. exiguus*. Екстенсивність інвазії за цього паразитозу становила 1,07 %, інтенсивність інвазії – 1–2 екз. Єдиним представником паразитичних ракоподібних, був *E. nanus*. Збудником ергазильозу уражено 8,18 % від загальної кількості досліджуваних бичків-пісочників. Інтенсивність інвазії за ергазильозу становила 1–31 екз.

За досліджень у бичка-кругляка виявлено ураження трематодою *A. pontica*. Екстенсивність інвазії становила 10,2 %, інтенсивність інвазії – 5–36 екз. Найбільший ступінь ураження серед усіх трематодозів у бичка-кругляка був за криптокотильозу. Так за ураження метацеркаріями *C. concavum* екстенсивність інвазії становила 59,2 %, інтенсивність інвазії – 94–211 цист. За ураження бичка *N. melanostomus* метацеркаріями *C. jejuna* екстенсивність інвазії становила 44,8 %, інтенсивність інвазії – 41–87 цист. Особливої уваги заслуговує ураження бичка-кругляка метацеркаріями трематоди *S. bicoronatum* (рис. 6.56–6.57).



Рис. 6.56 Метацеркарій *S. bicoronatum* на поверхні зябрової дуги бичка-кругляка (зб. х280)



Рис. 6.57 Екцистовані метацеркарії *S. bicoronatum* (зафарб. квасцевим карміном за Гренахером, зб. х280)

Метацеркарії цього збудника знаходили переважно на зябрових пелюстках та основі зябрових дуг. Личинки *S. bicoronatum* мали вигляд напівпрозорих округлих цист в яких під час мікроскопії добре візуалізувався власне метацеркарій. Сам метацеркарій скручений у цисті навпіл, добре помітним був екскреторний міхур

Нематоду *C. minutus* було встановлено у 16,3 % досліджуваних бичків від усієї їх кількості. (рис. 6.58).



Рис. 6.58 Нематоди *C. minutus* від бичка-кругляка  
Інтенсивність інвазії у бичків цієї нематодою становила 1–6 екз.

За досліджень у бичка-кругляка виявляли збудника лігульозу, а саме плероцеркоїд *L. pavlovski*. Цей збудник був лише в одного бичка.

Слід зазначити, що за даними окремих авторів, підвищення екстенсивності інвазії за цим збудником, свідчить про високий рівень органічного забруднення біогенними елементами [29].

За ураження бичків *N. melanostomus* личинками *E. excisus*, екстенсивність інвазії становила 22,4 %, інтенсивність інвазії – 1–4 екз. Відмічено ураження 2 бичків-кругляків личинками нематоди *Raphidascaris* sp., що становило 4,08 % від загальної кількості досліджуваних. Інтенсивність інвазії становила 1–2 екз.

Представником скребликів, якого виявлено у бичка-кругляка, був *T. exiguus*. Цей збудник, як проміжного хазяїна, використовує амфіпод *Apherusa bispinosa*. Бички інвазуються, споживаючи заражених личинками амфіпод. Екстенсивність інвазії становила 8,16 % від загальної кількості досліджених бичків, інтенсивність інвазії – 1–2 гельмінти. За досліджень зябер бичків виявляли паразитичного рачка *E. nanus*. Екстенсивність інвазії за ергазильозу становила 14,2 %, інтенсивність інвазії – 2–8 рачки (табл. 6.56).

Таблиця 6.56

Показники інвазування бичка-кругляка збудниками паразитарних хвороб

Збудники	Кількість інвазованих, екз	Екстенсивність інвазії (ЕІ), %	Інтенсивність інвазії (ІІ), екз.
<i>Asymphyrodora pontica</i> Chernyshenko, 1949	5	10,2	5–36
<i>Cryptocotyle concava</i> Creplin, 1825; met	29	59,2	94–211
<i>Cryptocotyle jejuna</i> Nicoll, 1907, met	22	44,8	41–87
<i>Stephanostomum bicornatum</i> Stossich, 1883 (Fuhrmann, 1928), larva	13	26,5	6–69
<i>Ligula pavlovski</i> Dubinina, 1959, larva	1	1 із 49 екз.	1
<i>Cucullanellus minutus</i> Rudolphi, 1819	8	16,3	1–6

<i>Eustrongylides excisus</i> , Jägerskiöld, 1909, larva	11	22,4	1–4
<i>Raphidascaris</i> sp. larva	2	4,08	1–2
<i>Telosentis exiguus</i> (Linstow, 1901)	4	8,16	1–2
<i>Ergasilus nanus</i> , Beneden, 1870	7	14,2	2–8

За досліджень у бичка *M. batrachocephalus* виявлено ураження збудником криптокотильозу. За ураження бичків метацеркаріями *C. concavum* екстенсивність інвазії становила 17 %, інтенсивність інвазії – 18–89 екз. Також, встановлено інвазування бичків-мартовиків метацеркаріями *C. jejuna* з екстенсивністю інвазії 13,5 % від загальної кількості досліджених. Інтенсивність інвазії становила 7–21 метацеркаріїв. На поверхні зябрових пелюсток і дуг бичків виявлено метацеркарії *S. bicoronatum*. Екстенсивність інвазії становила 6,77 %, інтенсивність інвазії – 5–11 екз. У бичка-мартовика знаходили нематоду *C. minutus*. Екстенсивність інвазії становила 35,6 % від загальної кількості досліджених бичків, інтенсивність інвазії – 1–3 гельмінти. Типовим представником зоонозів, якого знаходили у бичків *M. batrachocephalus*, були личинки нематоди *E. excisus*. Інвазованими збудником еустронгілідозу були 32,2 % бичків, із досліджених. Інтенсивність інвазії становила 1–3 личинки нематоди. Цікавою знахідкою була нематода *Contracaecum* sp. (рис. 6.59–6.60).



Рис. 6.59 Головний кінець нематоди *Contracaecum* sp. від бичка-мартовика (збільш. x40)



Рис. 6.60 Хвостовий кінець нематоди *Contracaecum* sp. від бичка-мартовика (збільш. x40)

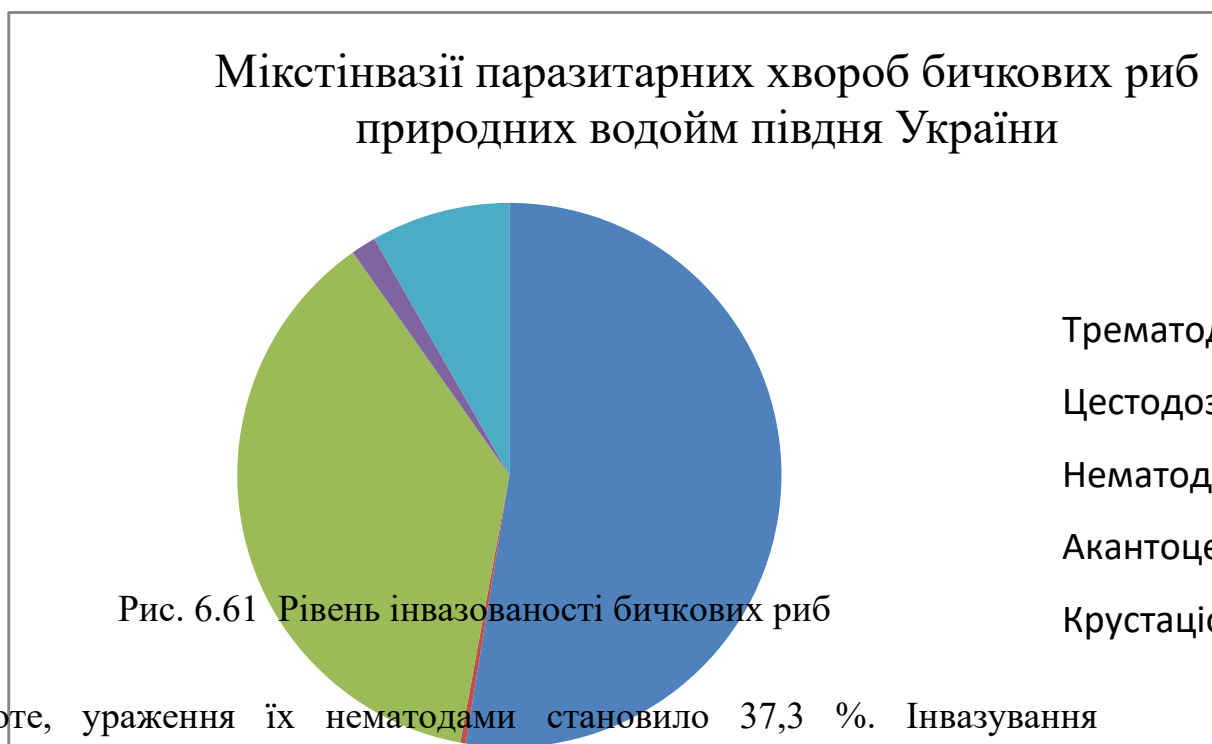
Екстенсивність інвазії за цієї нематоди була незначною і становила 5,08 %. У заражених бичків знаходили по одному гельмінту *Contracaecum* sp. Виявлення цих нематод у кишках бичків-мартовиків свідчить про їх хижацький спосіб життя, оскільки вони заражаються при поїданні не лише моллюсків, але й риб інших видів. Також знаходили у бичків паразитичних рачків *E. nanus*. Екстенсивність інвазії становила 8,74 %, інтенсивність інвазії – 1–15 рачків. За результатами досліджень переважна більшість паразитофауни бичкових риб родини Gobiidae представлена трематодами. В зв'язку з цим трематодози становлять 52,2 % від загальної кількості хвороб, зареєстрованих у бичкових риб за час іхтіопатологічних досліджень у природних водоймах півдня України.

Зазначене вище свідчить, що бичкові риби є типовими хижаками – моллюскофагами. У більшості, це і обумовлює їхній «паразитологічний фон». (табл. 6.57).

## Показники інвазування бичка-мартовика збудниками паразитарних хвороб

Збудники	Кількість інвазованих, екз.	Екстенсивність інвазії (EI), %	Інтенсивність інвазії (II), екз.
<i>Cryptocotyle concava</i> Creplin, 1825; met	10	17	18–89
<i>Cryptocotyle jejuna</i> Nicoll, 1907, met	8	13,5	7–21
<i>Stephanostomum bicornatum</i> Stossich, 1883 (Fuhrmann, 1928), larva	4	6,77	5–11
<i>Cucullanellus minutus</i> Rudolphi, 1819	21	35,6	1–3
<i>Eustrongylides excisus</i> , Jägerskiöld, 1909 larva	19	32,2	1–3
<i>Contracaecum</i> sp.	3	5,08	1
<i>Ergasilus nanus</i> , Beneden, 1870	5	8,74	1–15

У той же час ураження цестодами у бичкових риб було незначним і становило 0,37 % (рис. 6.61).



Проте, ураження їх нематодами становило 37,3 %. Інвазування акантоцефалами і паразитичними ракоподібними становило 1,39 і 8,74 % відповідно.



Таким чином, існування риб у водному середовищі є їх взаємодія із факторами абіотичної та біотичної природи, що в кінцевому результаті, формує еволюційно побудовані паразито-хазяїнні відносини. Життєдіяльність паразитів у біоценозі природних водойм забезпечується багатьма та різноманітними умовами, основними з яких, є наявність необхідного проміжного або дефінітивного хазяїв, які б із збудником були в біоценотичному зв'язку.

Більшість паразитів, що виявлені за іхтіопатологічних досліджень бичкових риб родини *Gobiidae*, є типовими біогельмінтами. Як було зазначено вище, переважна більшість паразитарних хвороб, викликана трематодами та нематодами – гельмінтами, які в процесі свого циклу розвитку, як проміжних хазяїв, використовують, переважно, моллюсків, водних кільчатих червів та інших представників зообентосу [182]. Тому, збільшення чисельності нематодозів і трематодозів у загальній частці паразитофауни бичкових риб, вказує на перенасичення акваторій Дніпро-Бузького лиману та Чорного моря органічними рештками і біогенними елементами.

Отже, гельмінтофауна бичкових риб родини *Gobiidae*, є досить різноманітною. Особливої уваги заслуговують збудники криптокотильозу (*C. concavum*, *C. jejuna*) та еустронгілідозу (*E. excisus*), оскільки вони є типовими зоонозами та представляють загрозу здоров'ю людини і тварин. Заслужує уваги той факт, що станом на сьогоднішній день, жодний нормативно-правовий акт не відображає послідовності дій при виявленні вказаних паразитів у промисловій рибі. Враховуючи відсоток ураження бичкових риб збудниками криптокотильозу і еустронгілідозу та поширення хвороб, спричинених ними, – це питання, що потребує якнайшвидшого вирішення.

## Еустронгілідоз та інші інвазії хижих риб природних водойм півдня України

За досліджень паразитофауна в окуня річкового представлена великим різноманіттям гельмінтів. Найбільшою групою паразитів були дигенетичні сисуни *Diplostomum spathaceum* і *D. chromatophorum*. Екстенсивність інвазії за диплостомозу становила 50,7 % від загальної кількості досліджених окунів річкових. Інтенсивність інвазії була в межах 2–41 метацеркаріїв. Виявлено також ураження окуня збудником *Paracoenogonimus ovatus*. Слід зазначити, що цей збудник є небезпечним для теплокровних тварин. Екстенсивність інвазії за параценогонімозу становила 15,3 %, інтенсивність інвазії – 7–31 екз. Збудником *Posthodiplostomum cuticola* «чорноплямистої хвороби» було уражено 9,97 % досліджуваних окунів річкових. Інтенсивність інвазії за постодиплостомозу становила 87–118 метацеркаріїв трематод (рис. 6.62–6.63).



Рис. 6.62 Метацеркарії *P. cuticola* на хвостовому плавці окуня річкового



Рис. 6.63 Екцистований метацеркарій *P. cuticola* (фарб. оцтово-кислий кармін; збільш. x200)

В окремих окунів річкових виявлено збудників *Dactylogirus alatus*, *D. vastator*. Екстенсивність інвазії за дактилогірозу становила 37,2 %, інтенсивність інвазії – 5–14 екз. Цікавою знахідкою стало ураження окуня річкового плероцеркоїдами *Triaenophorus nodulosus*. Цисти збудника встановлено на поверхні гепатопанкреаса (рис. 6.64).

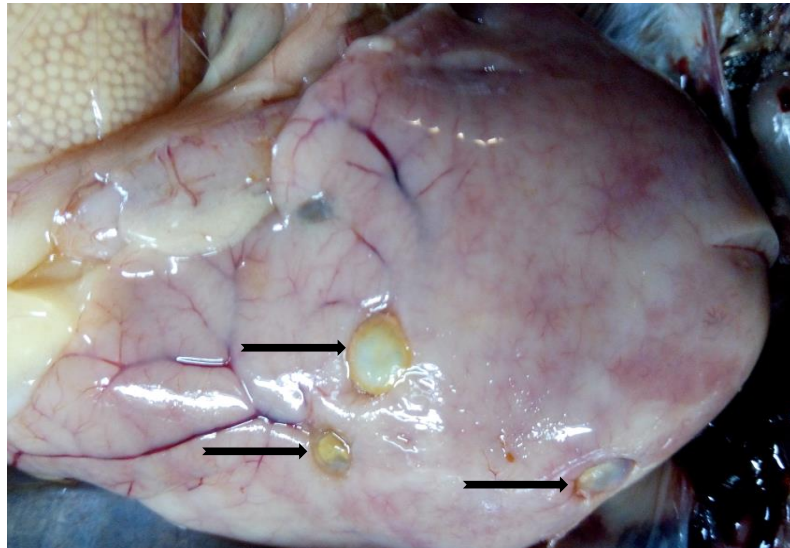


Рис. 6.64 Цисти *Triaenophorus nodulosus* (larvae) на поверхні гепатопакреаса окуня річкового

В той же час екстенсивність інвазії за еустронгілідозу була максимальна і становила 85,2 %, інтенсивність інвазії – 1–14 личинок нематоди родини Dioctophymatidae (рис. 6.65).



Рис. 6.65 Личинка (L3) нематоди *Eustrongylides excisus* на внутрішній поверхні черевної стінки окуня річкового (розірвана циста)

Слід зазначити, що нематоди Dioctophymatidae представляють потенційну небезпеку здоров'ю та життю людини при споживанні недостатньо термічно та технологічно обробленої риби [245].

За іхтіпатологічного дослідження в окунів була зареєстровано нематода *Raphidascaris acus* родини Anisakidae. Екстенсивність інвазії за рафідоскарозу становила 12,8 %, інтенсивність інвазії – 4–36 гельмінтів. Представником акантоцефалів в окунів був єдиний збудник *Pseudoechinorhynchus borealis*. Ураження окунів цим збудником незначне та носило, у більшості, випадковий характер. Слід зазначити, що збудника *P. borealis* знаходили у молодняка окуня річкового (табл. 6.58).

Таблиця 6.58

Показники інвазування окуня річкового збудниками паразитарних хвороб

Збудники	Кількість інвазованих, екз.	Екстенсивність інвазії (ЕІ), %	Інтенсивність інвазії (ІІ), екз.
<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rudolphi, 1819) Olsson, 1876	244	50,7	2–41
<i>D. chromatophorum</i> (Brown, 1931) Shigin, 1986	89	18,5	4–18
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (Katsurada, 1914)	74	15,3	7–31
<i>Posthodiplostomum cuticola</i> (Nordmann, 1832; Dubois, 1936)	48	9,97	87–118
<i>Dactylogirus alatus</i> (Linstow, 1878)	179	37,2	5–14
<i>D. vastator</i> (Nybelin, 1924)	141	29,3	6–11
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (larvae) (Pallas, 1781) Rudolphi, 1793	8	1,66	2–5
<i>Eustrongylides excisus</i> (Jägerskiöld, 1909)	410	85,2	1–14
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779)	62	12,8	4–36
<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i> (Linstow, 1901)	13	2,7	1–3
<i>Argulus foliaceus</i> (Linnaeus, 1758)	58	12	6–18
<i>Ergasilus sieboldi</i> (Nordmann, 1832)	29	6,02	11–26

Це, в свою чергу, підтверджує, що на ранніх етапах росту та розвитку у складі раціону окуня є рачки-бокоплави. Екстенсивність інвазії становила 2,7 %, інтенсивність інвазії – 1–3 екз.

Представниками крустаціозів або паразитичними ракоподібними, паразитофауна окуня річкового була представлена двома видами – *Argulus foliaceus* та *Ergasilus sieboldi*. Екстенсивність інвазії за ураження збудником *A. foliaceus* становила 12 %, інтенсивність інвазії – 6–18 екз; за ураження

збудником *E. sieboldi* EI – 6,02 %, II – 11–26 паразитів. Слід зазначити, що збудником аргульозу уражено лише тих окунів, які виловлені в ділянці берегової лінії із значною кількістю жорсткої та м'якої водної рослинності. Частіше ергазильоз реєструвався в окунів, виловлених у природних водоймах, віддалених від берега. Тобто різні види паразитів мають свою екологічну нішу та уражають окунів у різних зонах водного середовища.

За досліджень у щуки, як і в окуня, знаходили дигенетичних сисунів – *D. spathaceum*, *D. chromatophorum*. Ці паразити становили найбільшу групу гельмінтів щук. Екстенсивність інвазії за диплостомозу становила 62 %, інтенсивність інвазії – 3–17 метацеркарій (рис. 6.66).



Рис. 6.66 Метацеркарій *Diplostomum spathaceum*. Добре візуалізуються вапняні тільця та орган Брандеса (нативний препарат; збільш. x280).

Слід зазначити, що ураження щук збудником параценогонімозу було на рівні 42,7 % від загальної кількості досліджуваних. Інтенсивність інвазії становила 1–38 метацеркарій трематоди *P. ovatus*. Найменша екстенсивність інвазії була за постодиплостомозу і становила 10,7 %, інтенсивність інвазії – 23–51 метацеркарій *P. cuticola*.

Відзначали ураження щук збудниками моногенетичних сисунів – *D. alatus*, *D. vastator*. Екстенсивність інвазії за дактилогірозу становила 17,8 %, інтенсивність інвазії – 2–15 паразитів.

Ураження щук збудником диплозоозу носило у більшості випадковий характер (рис. 6.67).



Рис. 6.67 *Diplozoon paradoxum* від щуки (підфарбовано квасц. карміном по Гренахеру; зб. х40)

За досліджень встановлено ураження двох щук збудником *Diplozoon paradoxum*, EI – 0,67 % від загальної їх кількості.

Особливої уваги заслуговує ураження щук цестодою *Triaenophorus nodulosus*, EI – 56,5 %, II – 1–9 гельмінтів, що виявлені у кишках за розтину (рис. 6.68).

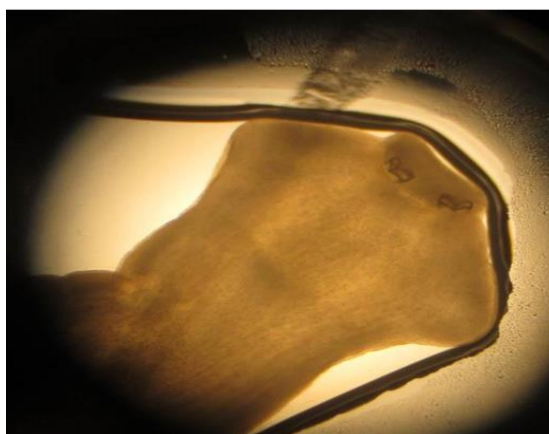


Рис. 6.68 Сколекс цестоди *Triaenophorus nodulosus* (нативний препарат; зб. х40)

Цікавою знахідкою був плероцеркоїд цестоди *Valipora campylancristrota*, якими щука заражається при полюванні на циклопів та дафній – проміжних хазяїв паразита (табл. 6.59).

## Показники інвазування щуки збудниками паразитарних хвороб

Збудники	Кількість інвазованих, екз.	Екстенсивність інвазії (ЕІ), %	Інтенсивність інвазії (ІІ), екз.
<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rudolphi, 1819) Olsson, 1876	184	62	3–17
<i>D. chromatophorum</i> (Brown, 1931) Shigin, 1986	102	34,3	2–11
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (Katsurada, 1914)	127	42,7	1–38
<i>Posthodiplostomum cuticola</i> (Nordmann, 1832; Dubois, 1936)	32	10,7	23–51
<i>Dactylogirus alatus</i> (Linstow, 1878)	53	17,8	2–15
<i>D. vastator</i> (Nybelin, 1924)	38	12,7	4–7
<i>Diplozoon paradoxum</i> (Nordmann, 1832)	2	0,67	1
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781) Rudolphi, 1793	168	56,5	1–9
<i>Valipora campylancristrota</i> (Wedl, 1855)	74	24,9	1–11
<i>Eustrongylides excisus</i> (Jägerskiöld, 1909)	175	58,9	1–13
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779)	227	76,4	8–31
<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i> (Linstow, 1901)	6	2,02	2–9
<i>Argulus foliaceus</i> (Linnaeus, 1758)	84	28,2	2–63

Слід зазначити, що збудників валіпорозу встановлено у щук різних вікових категорій, зокрема як у молоді, так і у старших. Екстенсивність інвазії за валіпорозу становила 24,9 %, інтенсивність інвазії – 1–11 плероцеркоїдів. Ступінь ураження збудником еустронгілідозу щук також заслуговує окремої уваги, оскільки його личинки є небезпечним для здоров'я людини. Екстенсивність інвазії за еустронгілідозу становила 58,9 %, інтенсивність інвазії – 1–13 личинок.

Проте, найбільша екстенсивність інвазії у щук була за рафадоскарозу – 76,4 %. Інтенсивність інвазії становила 8–31 личинок *R. acus*. Цей факт підтверджує, що до складу раціону щук природних водойм півдня України досить широко входять водні олігохети та хіроніміди – проміжні хазяї збудника *R. acus*.

Також за паразитологічного дослідження у щук знаходили скребликів *P. borealis*. Екстенсивність інвазії становила 2,02 %, інтенсивність інвазії – 2–9 акантоцефалів. Виявляли збудника аргульозу – *A. foliaceus*, EI – 28,2 %, II – 2–63 рачки

Паразитофауна судака також відзначалася різноманіттям. Так ступінь ураження збудником диплостомозу був на рівні 52,7 %. Інтенсивність інвазії становила 1–13 метацеркарійв паразита. Також встановлено ураження судака метацеркаріями трематоди *P. ovatus*. Їх знаходили у м'язовій тканині за мікроскопії. Екстенсивність інвазії за параценогонімозу становила 15,3 %, інтенсивність інвазії – 1–17 личинок паразита. Виявлено ураження судака збудником постодиплостомозу. Екстенсивність інвазії становила 8,8 %, інтенсивність інвазії – 8–84 метацеркарії *P. cuticola*. За паразитологічного дослідження у судака знайдено дактилогірусів – *D. alatus*, *D. vastator* (рис. 6.69).



Рис. 6.69 *Dactylogirus alatus* на поверхні зябер судака (нативний препарат; зб. x140)

Екстенсивність інвазії за дактилогірозу становила 31 %; інтенсивність інвазії – 2–23 моногенії. Також, реєструвалося ураження судака збудником валіпорозу, що було досить нехарактерно для цього виду риб. Екстенсивність інвазії становила 5,9 %, інтенсивність інвазії – 1–2 плероцеркоїди (рис. 6.70).





Рис. 6.70 *Valipora campylancristrota* у жовчному міхурі судака (нативний препарат; зб. x40)

Серед досліджених судаків відмічали ураження їх личинками *E. excisus* родини Dioctophymatidae. Екстенсивність інвазії за еустронгілозу становила 58,1 %, інтенсивність інвазії – 1–9 личинок паразита. За результатами досліджень встановлено ураження судаків збудником рафідаскарозу, EI – 18,2 %, II – 5–8 личинок *R. acus*. Слід відмітити, що за час іхтіопатологічного дослідження в одного судака виявлено збудника *P. borealis*, EI – 0,49 %, II – 2 екз. Також у судаків на зябрових дугах знайдено паразитичних ракоподібних – *Ergasilus sieboldi*; EI – 47,2 %, II – 7–28 рачків (табл. 6.60).

Таблиця 6.60

Показники інвазування судака збудниками паразитарних хвороб

Збудники	Кількість інвазованих, екз.	Екстенсивність інвазії (EI), %	Інтенсивність інвазії (II), екз.
<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rudolphi, 1819) Olsson, 1876	107	52,7	1–13
<i>D. chromatophorum</i> (Brown, 1931) Shigin, 1986	96	47,2	5–11
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (Katsurada, 1914)	31	15,3	1–17
<i>Posthodiplostomum cuticola</i> (Nordmann, 1832; Dubois, 1936)	18	8,8	5–84

<i>Dactylogyrus alatus</i> (Linstow, 1878)	63	31	2–23
<i>D. vastator</i> (Nybelin, 1924)	24	11,8	2–6
<i>Valipora campylancristrota</i> (Wedl, 1855)	12	5,9	1–2
<i>Eustrongylides excisus</i> (Jägerskiöld, 1909)	118	58,1	1–9
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779)	37	18,2	5–8
<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i> (Linstow, 1901)	1	0,49	2
<i>Ergasilus sieboldi</i> (Nordmann, 1832)	96	47,2	7–28

Таким чином, у хижих риб переважна більшість гельмінтів представлена дигенетичними сисунами 35,6 %, нематодами – 31,8 %, моногенетичними сисунами – 15,4 %, цестодами і їх личинками – 8,13 %, паразитичними ракоподібними – 8,36 %, скребликами (акантоцефалами) – 0,71 % (рис. 6.71).



Рис. 6.71 Рівень інвазованості прісноводних риб

Отже, переважна більшість паразитів, що уражає хижих риб, є біогельмінтами, які в процесі циклу розвитку мають проміжних хазяїв. Так моногенетичні сисуни: збудники диплостомозу, параценогоніозу, постодиплостомозу в якості проміжних хазяїв використовують молюсків, а нематоли: збудники еустронгілідозу і рафідоскарозу – олігохет та хіронімід. Висока ураженість хижих риб, саме паразитами з диференційованим циклом розвитку, створює комфортні умови для молюсків та інших представників

бентосу природних водойм півдня України. Адже значне антропогенне навантаження: підвищення рівня органічного забруднення, внесення біогенних елементів у водойми і є причиною евтрофування.

### **Вплив біотичних та абіотичних факторів на стан паразитофауни промислових і хижих риб природних водойм півдня України**

У червні 2018 року в ділянці акваторії Дніпро-Бузького лиману у плановому порядку здійснено контрольні відлови риби для встановлення епізоотичного благополуччя. Вилов риби проведено поблизу села Дніпровське Очаківського району та мису Аджигол.

За результатами іхтіопатологічних досліджень у бичкових риб родини Gobiidae встановлено ураження метацеркаріями криптокотиліосів (табл. 6.61).

Таблиця 6.61

Інвазованість бичкових риб метацеркаріями трематоди  
роду *Cryptocotyle* Lühe, 1899; червень 2018 року

Види риб	Кількість, екз.	Екстенсивність інвазії, %	Інтенсивність інвазії, екз.
Дніпро-Бузький лиман (мис Аджигол, Миколаївська область)			
<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	11	18,1	32–56
<i>Neogobius fluviatialis</i>	51	42,0	13–84
<i>Neogobius melanostomus</i>	8	75,0	94–157
Дніпро-Бузький лиман (с. Дніпровське, Миколаївська область)			
<i>Neogobius fluviatialis</i>	54	12,9	39–87
<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	11	0	0

У бичка *M. batrachocephalus* екстенсивність інвазії (EI) за криптокотиліозу становила 18,1 %, інтенсивність інвазії (II) – 32–56 метацеркаріїв; у *N. fluviatialis* EI – 42 %, II – 13–84 метацеркарії, у *N. melanostomus* EI – 75 %, II – 94–157 метацеркаріїв.

За досліджень у червні 2018 року, у ділянці Дніпро-Бузького лиману поблизу села Дніпровське Очаківського району, у бичка *N. fluviatialis* екстенсивність інвазії за криптокотиліозу становила 12,9 %, інтенсивність

інвазії – 39–87 метацеркаріїв трематод родини Heterophyidae. У бичка *M. batrachocephalus* метацеркаріїв трематоди не виявлено

У червні 2018 року проводили вилов та дослідження хижих риб на інвазування їх личинками нематоди *Eustrongylides excisus* родини Dioctophymatidae. За дослідження в окуня річкового, виловленого із акваторії Дніпро-Бузького лиману поблизу мису Аджигол, екстенсивність інвазії за еустронгілідозу становила 85,7 %, інтенсивність інвазії – 1–4 личинки; у судака EI – 40 %, II – 1–5 екз.; у щуки EI – 28,5 %, II – 1–8 екз.

Хижі види риб, що виловлені поблизу села Дніпровське Очаківського району, відзначалися незначним збільшенням показника ураження личинками нематод. Так у судака екстенсивність інвазії за еустронгілідозу становила 54,5 %, інтенсивність інвазії – 1–2 личинки; у щуки EI – 100 %, II – 1–4 екз. В той же час у цій вибірці, при проведенні вилову риби, окуня річкового добути не вдалося (табл. 6.62).

Таблиця 6.62

Інвазованість хижих риб личинками нематоди *Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909; червень 2018 року

Види риб	Кількість, екз.	Екстенсивність інвазії, %	Інтенсивність інвазії, екз.
Дніпро-Бузький лиман (мис Аджигол, Миколаївська область)			
<i>Perca fluviatilis</i>	21	85,7	1–4
<i>Sander lucioperca</i>	5	40,0	1–5
<i>Esox lucius</i>	7	28,5	1–8
Дніпро-Бузький лиман (с. Дніпровське, Миколаївська область)			
<i>Sander lucioperca</i>	11	54,5	1–2
<i>Esox lucius</i>	2	100	1–4

У середині липня 2018 року в акваторіях за вищеназваними локаціями відбулися масові заморні явища риби, ракоподібних та молюсків. Температурні режими у липні 2018 року відзначалися високими значеннями, що слугувало додатковим фактором заморів у природних водоймах. Так вздовж берегової лінії реєструвалась велика кількість загиблої риби різних видів. Серед заморної риби відзначались бички, а також щуки, судаки і окуні (рис. 6.72–6.73).



Рис. 6.72–6.73 Берегова лінія Дніпро-Бузького лиману. Відмічено масові заморні явища гідробіонтів. Липень 2018 року

На місці загибелі риби відмічались великі скупчення рибоїдних птахів рядів Ciconiiformes, Anseriformes, Gaviiformes, родини Laridae: *Ichthyaetus melanocephalus* (чайка чорноголова), *Larus canus* (чайка сиза), *Larus argentatus* (чайка срібляста) і ін. (рис. 6.74). Серед них був і *Phalacrocorax carbo* (великий баклан). Їх приваблювала ослаблена та загибла риба.



Рис. 6.74 Скупчення птахів родини Laridae на місці загибелі риби

Для з'ясування причини загибелі риби було відібрано зразки води із Дніпро-Бузького лиману на місці замору. За результатами гідрохімічного аналізу встановлено, що концентрація іонів водню (рН) у досліджуваній воді становила 8,7 од., що на 0,2 од. перевищувала верхню межу, яка регламентована нормативно-правовим документом. Дніпро-Бузький лиман

лежить на вапняному плато, що й забезпечує переважну насиченість води лужноземельними металами. Слід зазначити, що лужноземельні метали відіграють провідну роль у підтриманні слаболужної реакції та впливають на загальну твердість води природних водойм півдня України. Так загальна твердість води була 11,3 мг-екв/л, що в 1,88 раза перевищувала допустиму концентрацію, яка вказана в нормативному документі ДСТ 15.372-87.

Рівень вільного аміаку становив 0,18 мг/дм<sup>3</sup>. Підвищення рівня вільного аміаку було в 3,6 раза порівняно із максимально допустимим, який вказано в ГСТ 15.372-87. Збільшення показника рН вище верхньої межі зумовлено тим, що аміак є лужним буфером та частково забезпечує слаболужну реакцію води у Дніпро-Бузькому лимані.

При огляді акваторії лиману було відмічено надзвичайно активне «цвітіння» синьо-зелених водоростей, що надавало воді зеленкуватого відтінку.

Вдень вода в таких водоймах буває достатньо насичена киснем завдяки інтенсивному фотосинтезу водоростей та фітопланктону, але вночі вміст кисню надзвичайно різко знижується і, як результат, настає задуха. Основна причина нічних задух – використання кисню для дихання гідробіонтами (риби, ракоподібні, моллюски), аеробними бактеріями і водоростями, зокрема ціанопрокаріотами, особливо під час «цвітіння» останніх [131].

Саме тому при випробуванні води лиманної на відповідність ГСТ 15.372-87 встановлено, що вміст кисню становить 4,09 мг/дм<sup>3</sup>. Це у 0,81 раза його менше, ніж потрібно.

В процесі окиснення неіонізованого аміаку та відновлення нітратів утворюються побічні та проміжні продукти хімічного процесу – нітриту. Рівень нітрит-іонів також не відповідав існуючим вимогам, що відображені в документі. Перевищення у воді рівня нітрит-іонів було у 3 рази та становило 0,06 гN/м<sup>3</sup> (табл. 3.63).

Виявлені невідповідності гідрохімічного режиму водойми вказують на те, що акваторія Дніпро-Бузького лиману знаходиться під регулярним

впливом, як факторів абіотичного характеру (наявність у воді лужноземельних металів), так і факторів біотичної природи (значне антропогенне навантаження, перенасичення органічними рештками тощо). Невідповідні гідрохімічні показники у Дніпро-Бузькому лимані відображають незадовільні умови для існування гідробіонтів, зокрема риби. Стресові умови знижують опірність організму риби до зараження збудниками паразитарних хвороб, у тому числі, криптокотильозу і еустронгілідозу. В той же час, коли показники досягають критичних значень – відбувається загибель риби.

Таблиця 6.63

Гідрохімічні показники води у ділянці Дніпро-Бузького лиману, липень 2018 року

Показники	ГСТ 15.372-87 ДК	Результати дослідження
Температура, °С	-	18
Завислі речовини, г/м <sup>3</sup>	до 25,0	14
Водневий показник (рН)	6,5–8,5	8,7
Кисень розчинений, мг/дм <sup>3</sup>	не нижче 5,0	4,09
Вуглекислий газ (СО <sub>2</sub> ), мг/дм <sup>3</sup>	до 25	12
Сірководень (Н <sub>2</sub> С), мг/дм <sup>3</sup>	відсутній	не виявлено
Аміак вільний (NH <sub>3</sub> ), мг/дм <sup>3</sup>	0,05	0,18
Окисненість перманганатна, гО/м <sup>3</sup>	до 15	10,8
Нітрит-іон NO <sub>2</sub> , гN /м <sup>3</sup>	0,02	0,06
Нітрат-іон NO <sub>3</sub> , гN /м <sup>3</sup>	2,0	0,27
Залізо загальне (Fe), г/м <sup>3</sup>	1,8	0,35
Твердість загальна, мг-екв/л	2–6	11,3

Слід зазначити, що антропогенний вплив відображається і на стані поширеності інвазій іхтіофауни, оскільки перенасичення води біогенними елементами позитивно впливає на розвиток популяцій моллюсків та олігохет – проміжних та додаткових хазяїв представників паразитофауни риби Дніпро-Бузького лиману.

Для моніторингу паразитофауни гідробіонтів у Дніпро-Бузькому лимані у серпні 2018 року здійснено повторний відлов риби поблизу села Дніпровське Очаківського району та мису Аджигол Миколаївської області.

За результатами клініко-лабораторного дослідження бичків *M. batrachocephalus* екстенсивність інвазії за криптокотильозу становила 71,4 %, інтенсивність інвазії – 41–89 метацеркарій; у *N. fluviatialis* EI – 82,6 %, II – 28–121 метацеркарій; у *N. melanostomus* EI – 100 %, II – 102–211 метацеркарій.

У бичкових риб родини Gobiidae, що виловлені поблизу села Дніпровське Очаківського району, також реєстрували ураження збудником криптокотильозу. Так у бичка *N. fluviatialis* екстенсивність інвазії за криптокотильозу становила 37,03 %, інтенсивність інвазії – 48–105 метацеркарій; у *M. batrachocephalus* EI – 100 %, II – 18–61 метацеркарій. В той же час бичка-кругляка не вдалося добути в цій локації (табл. 6.64).

Таблиця 3.64

Інвазованість бичкових риб метацеркаріями трематоди  
роду *Cryptocotyle* Lühe, 1899; серпень 2018 року

Види риб	Кількість, екз.	Екстенсивність інвазії, %	Інтенсивність інвазії, екз.
Дніпро-Бузький лиман (мис Аджигол, Миколаївська область)			
<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	7	71,4	41–89
<i>Neogobius fluviatialis</i>	23	82,6	28–121
<i>Neogobius melanostomus</i>	4	100	102–211
Дніпро-Бузький лиман (с. Дніпровське, Миколаївська область)			
<i>Neogobius fluviatialis</i>	27	37,03	48–105
<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	2	100	18–61

За досліджень у серпні 2018 року у хижої риби, виловленої поблизу села Дніпровське Очаківського району та мису Аджигол, встановлено ураження збудником еустронгілідозу. Так в окуня річкового екстенсивність інвазії за еустронгілідозу становила 87,5 %, інтенсивність інвазії – 1–8 личинок нематод; у судака EI – 100 %, II – 1–5 личинок; у щуки EI – 75 %, II – 2–12 личинок нематод (табл. 6.65).



Інвазованість хижих риб личинками нематоди  
*Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909; серпень 2018 року

Види риб	Кількість, екз.	Екстенсивність інвазії, %	Інтенсивність інвазії, екз.
Дніпро-Бузький лиман (мис Аджигол, Миколаївська область)			
<i>Perca fluviatilis</i>	16	87,5	1–8
<i>Sander lucioperca</i>	3	100	1–5
<i>Esox lucius</i>	4	75,0	2–12
Дніпро-Бузький лиман (с. Дніпровське, Миколаївська область)			
<i>Sander lucioperca</i>	7	71,4	1–4
<i>Esox lucius</i>	2	100	7–11

Серед судаків, що виловлені в акваторії лиману поблизу мису Аджигол, екстенсивність інвазії становила 71,4 %, інтенсивність інвазії – 1–4 личинки; у щук EI – 100 %, II – 7–11 личинок нематод.

За результатами досліджень можна стверджувати, що основні фактори антропогенного впливу, які призводять до дестабілізації паразито-хазяїнних відносин у природних водоймах, сприяють формуванню вогнищ інвазії іхтіофауни в акваторії Дніпро-Бузького лиману.

Подібні явища, як замори, що виникають внаслідок незадовільного гідрохімічного режиму у лимані, призводять до зниження популяції і різноманіття іхтіофауни та формують тимчасові кормові місця для рибоїдних птахів – основних хазяїв збудників криптокотильозу і еустронгілідозу. Так, хижих видів риб: окуня, щуки та судака вже у серпні було виловлено на 47,8 % менше, ніж у червні. Чисельність популяції бичкових риб родини *Gobiidae* також зазнавала значних змін, оскільки, порівняно із червнем 2018 року, вилов їх у досліджуваних локаціях Дніпро-Бузького лиману у серпні майже не проводився. Це свідчить, як сукупний вплив факторів «живої» та «неживої природи» безпосередньо діє на стан популяції іхтіофауни окремих ареалів природних водойм Півдня України.

Заслуговує на увагу й той факт, що скупчення рибоїдних птахів на місці заморних явищ, призводить до збільшення показників інвазованості

риби збудниками паразитарних хвороб, зокрема криптокотильозу та еустронгілідозу. Так у червні у бичка *N. melanostomus* середня екстенсивність інвазії за криптокотильозу становила  $26,6 \pm 1,51$  %, інтенсивність інвазії – 94–157 метацеркаріїв трематод. Після заморних явищ екстенсивність інвазії у серпні стрімко зростає до  $60,3 \pm 1,18$  %, інтенсивність інвазії становила 102–211 метацеркаріїв. Середній показник зараження бичкових риб збудником криптокотильозу в акваторії Дніпро-Бузького лиману становив  $38,8 \pm 2,03$  %.

Подібна тенденція до зниження популяції риб після масової загибелі та збільшення показників ураження паразитами спостерігалася і серед окуня, судака і щуки. У червні у хижих риб середня екстенсивність інвазії за еустронгілідозу становила  $63,8 \pm 1,86$  %. Найбільш ураженою була щука, інтенсивність інвазії – 1–8 личинок *E. excisus*. У серпні екстенсивність інвазії збільшилася до  $84,3 \pm 2,44$  %. Інтенсивність інвазії у щуки становила 2–12 личинок нематод.

Таким чином, можна побудувати абсолютно логічний ланцюг послідовних подій, що в кінцевому результаті призвели до зниження популяції водних біоресурсів в акваторії Дніпро-Бузького лиману та сформували досить суттєве вогнище криптокотильозу та еустронгілідозу серед основних промислових риб природних водойм півдня України.

Отже, отримані наукові дані дають уяву глобальності та суті проблематики антропогенного навантаження на водойми півдня України; відображають деструктивний вплив на екологічну ситуацію в водоймах, яка була побудована в процесі еволюції паразито-хазяїнних відносин. Зазначені факти створюють передумови та можливості прогнозування і запобігання, не лише заморних явищ, але й формування вогнищ небезпечних зоонозних хвороб.

За результатами наукових досліджень встановлено поширення гельмінтозів промислових риб Дніпро-Бузького лиману та акваторії Чорного моря Херсонської, Миколаївської і Одеської областей.

Встановлено, що поширення криптокотильозу серед бичкових риб родини Gobiidae в акваторіях природних водойм півдня України розподілене не рівномірно. Так середня екстенсивність інвазії за криптокотильозу становила  $31,4 \pm 0,44$  % ( $p < 0,05$ ). Найбільш ураженим виявився бичок *N. melanostomus*, екстенсивність інвазії становила 59,2 %, у бичка *N. fluviatialis* EI – 30,4 %, у бичка *M. batrachocephalus* EI – 17 %. Найбільшу кількість метацеркарій виявляли у бичка *N. melanostomus*. Вперше в Україні зареєстровано та описано поширеність метацеркарій трематоди *Cryptocotyle jejuna* серед гідробіонтів природних водойм півдня України.

Досліджуючи поширення личинок нематоди *E. excisus* у хижих риб (окуня, щуки і судака) виявлено, що розподілення інвазійних личинок переважно залежить від гідрохімічних та гідробіологічних показників води. Оскільки, різні види хижих риб схильні існувати за різних показників солоності води. Так окунь і щука – переважно у прісних водах, саме тому більшу частину цих риб виловлено поблизу дельти Дніпра; судак є прохідним видом риб, а тому задовільно переносить солонуваті води Дніпро-Бузького лиману. Тому, відповідно до наших досліджень, встановлено, що показник ураження за еустронгілідозу хижих риб був у межах  $72,4 \pm 0,38$  % ( $p < 0,05$ ).

Для порівняльного аналізу проведено дослідження поширеності еустронгілідозу у неспецифічного хазяїна, а саме серед тарані. За результатами досліджень екстенсивність інвазії серед тарані в акваторіях Дніпро-Бузького лиману становить  $17,04 \pm 0,47$  %. Вперше в Україні описано та детально вивчено поширення еустронгілідозу серед специфічних (хижі риби) та неспецифічних (тарань) проміжних хазяїв нематоди *E. excisus* в акваторії Дніпро-Бузького лиману та дельти Дніпра.

Вперше описано та встановлено особливості епізоотології за криптокотильозу та еустронгілідозу риб у природних водоймах півдня України. Так, вивчаючи особливості вікової динаміки за ураження бичкових риб метацеркаріями трематоди родини Heterophyidae виявлено, що із

збільшенням віку риб збільшується і показник екстенсивності інвазії. Зареєстровано найбільші показники ураження за криптокотильозу серед бичкових риб вікової категорії 6+–7+. За еустронгілідозу виявлено позитивний корелятивний зв'язок: із збільшенням віку риб – збільшується і рівень екстенсивності інвазії та індекс рясності. Максимальні показники інвазованості за еустронгілідозу хижих риб відмічалися у вікової категорії 9+.

Вперше в Україні, вивчаючи сезонну динаміку гельмінтозів промислових видів риб у Дніпро-Бузькому лимані та акваторії Чорного моря, виявлено коливання показників ураженості між різними періодами року. Вперше описано, що за криптокотильозу переважну більшість уражених бичків виявлено восени, а найменше – навесні. Лише у бичка-пісочника мінімальні показники екстенсивності інвазії зареєстровано влітку. За еустронгілідозу хижих видів риб (окуня, щуки і судака) також відмічали залежність показників інвазованості від сезону року. Так пікові значення екстенсивності інвазії було відмічено навесні та восени, з переважанням кількості хворих риб восени. Найменшу кількість уражених риб виявлено взимку. Досліджуючи річні коливання інвазованості тарані збудником еустронгілідозу встановлено, що аналогічно, як і у хижих видів риб, максимальні значення екстенсивності інвазії було зареєстровано восени, але найменші значення, відмічено влітку. Вочевидь, ці різниці коливання у сезонах року пов'язані із різним початком вегетаційного періоду, а також особливостей складу раціону в залежності від видової належності проміжного хазяїна.

За вивчення особливостей паразито-хазяїнних відносин, детально досліджено розподілення ларвальних стадій окремих паразитів. Зокрема встановлено, що переважна більшість метацеркаріїв родини *Heterophyidae* локалізується на поверхні плавців та дорсо-краніальній частині тіла бичкових риб. Вперше описано можливість формування метацеркарія на внутрішній поверхні черевної стінки. У промислових риб (окуня, щуки, судака і тарані) Дніпро-Бузького лиману та дельти Дніпра встановлено, що переважна

більшість личинок збудника еустронгілідозу знаходиться на вентральній частині тіла, переважно в товщі черевної стінки. Ця різниця переважної локалізації та розподілення личинок паразитів у тілі риб є реалізацією напрацьованої в процесі коєволюції стратегії, яка стала елементом паразито-хазяїнної взаємодії.

Проведено морфологічні дослідження ларвальних паразитозів промислових видів риб. Подано детальний опис виявлених паразитів від різних хазяїв. Встановлено анатомічні особливості метацеркаріїв трематод *S. jejuna* і *S. consava*, а також наведено дані щодо морфологічних особливостей нематоли *E. excisus*. Вперше встановлено, що личинки *E. excisus*, які були відібрані від хижих риб та ті, що відбиралися від тарані, мали значну різницю за морфометричними показниками і кольором.

Вперше в Україні, для вивчення рівня адаптації у паразито-хазяїнних відносинах, проведено експериментальне зараження дослідних каченят та лабораторних щурів. У процесі дослідження встановлено референтні значення рН шлункового соку дослідних тварин, а також значення за введення різних доз розчину соляної кислоти. Відпрацьовано техніку введення личинок нематод до шлунку лабораторних щурів за допомогою самостійно розробленого ротошлункового зонду. Встановлено, що виживаність личинок *E. excisus*, які були відібрані від хижих риб, в організмі лабораторних щурів становить 18 %, за введення 0,5 мл 1 % розчину соляної кислоти – 38 %, а за введення 1 мл 1 % розчину соляної кислоти – 52 %. Аналізуючи виживаність личинок збудника еустронгілідозу в організмі лабораторних щурів за аналогічних умов, які були відібрані від тарані, встановлено, що виживаність в I групі становила 4,6 % у II та III – 7,3 та 12,6 % відповідно. Таким чином, вперше описано залежність рівня виживаності личинок нематод від рівня рН шлункового соку хазяїна. За експериментального інвазування каченят метацеркаріями *S. jejuna* і *S. consavum* виявлено, що виживаність паразитів становить 83 %.

За результатами експериментального дослідження відмічено патологічний вплив паразитів на організм хазяїна. Так за експериментального криптокотильозу каченят зареєстровано запальні явища травного каналу (катаральний та геморагічний ентерит) та вторинне ураження печінки. За визначення патологоанатомічних змін за експериментального інвазування встановлено перитоніти різного ступеня важкості, перфорації травного каналу, ураження печінки (мікроабсцеси та пошкодження капсули органу), спленомегалії. При івазуванні личинками *E. excisus*, які були відібрані від тарані, відмічалось зниження патогенного впливу паразитів на організм дослідних тварин, який відображався на ступені важкості патологоанатомічних змін, що виявлені в результаті розтину трупів. Відмічався абортивний перебіг хвороб.

За результатами патогістолгічного дослідження тканин експериментально інвазованих лабораторних щурів було встановлено гнійно-серозний та гнійно-фібринозний перитоніт, гострий розлад кровообігу у тканинах головного мозку (ознаки гіпоксично-ішемічного ураження речовини стовбура головного мозку у вигляді змін нейронів) та серця (частковий спазм артерій та набряк інтерстиційної тканини міокарда); патологічні зміни в легенях (гостру інтерстиційну гнійну пневмонію, гостру вогнищеву емфіземау легень), печінці (гострий ексудативний гепатит), нирках (ознаки «шокової» реакції) та кишках (гострий серозно-гнійний ентерит). Відмічали утворенням неспецефічних гранульом.

Встановлено вплив збудника криптокотильозу на гематологічні показники досліджуваних бичкових риб. Так відмічено підвищення кількості лейкоцитів, базофілів та псевдобазофілів, еозинофілів та псевдоеозинофілів, нейтрофільних гранулоцитів: паличко- та сегментоядерних, а також моноцитів. Водночас відзначалося зменшення вмісту гемоглобіну та кількості еритроцитів і лімфоцитів у крові риб. За еустронгілідозу виявлено зміни морфологічного складу периферійної крові хижих риб (окуня, щуки і судака), а саме анемія, еритропенія, загальний лейкоцитоз, незначний

моноцитоз, лімфопенія. Відмічено коливання юних нейтрофілів у крові риб: відсутність в окунів та підвищення їх кількості у щук та зниження у судаків ( $p < 0,01$ ).

Встановлено, що за ураження збудниками криптокотильозу та еустронгілідозу відбуваються зміни біохімічного гомеостазу сироватки крові хворих риб, зокрема гіпопротеїнемія, гіпоальбумінемія та гіпоглобулінемія. Співвідношення фракцій білка також зазнало змін, а саме відбулося зменшення вмісту  $\alpha$ - та  $\beta$ -глобулінів, незначне збільшення вмісту  $\gamma$ -глобулінів сироватки крові хворих риб. Реєструвалась диспротеїнемія. Активність АсАТ і АлАТ у дослідній групі риб підвищувалася порівняно із контролем. Відмічалось зменшення вмісту сечовини і глюкози ( $p < 0,05$ ). Отже, зміни біохімічного гомеостазу сироватки крові хворих риб і є результатом паразито-хазяїнної взаємодії.

Досліджено асоціацію збудників криптокотильозу та еустронгілідозу промислових риб природних водойм півдня України. Переважна кількість виявлених паразитів у складі мікстінвазії є біогельмінтами з диференційованим циклом розвитку: трематоди (*Asymphyrodora pontica*, *Cryptocotyle concavum*, *Cryptocotyle jejuna*, *Stephanostomum bicoronatum*, *Diplostomum spathaceum*, *D. chromatophorum*, *Posthodiplostomum cuticola*) та нематоди (*Cucullanellus minutes*, *Eustrongylides excises*, *Raphidascaris acus*) і ін.

Вперше в Україні досліджено та детально описано безпосередній вплив факторів абіотичної і біотичної природи на стан та поширення гельмінтозів промислових риб Дніпро-Бузького лиману та акваторії Чорного моря. Встановлено значне антропогенне навантаження, яке полягає в забрудненні стічними водами, що слугують причиною значних порушень гідрохімічного режиму природних водойм. Такі зміни хімічних показників води, в кінцевому результаті, призводять до глобальних порушень в екосистемі біотопу водойм: впливають на кількісний та якісний склад популяції гідробіонтів, а головне –

сприяють формуванню природних вогнищ інвазії, а особливо тих, що мають епідеміологічне значення.

Отже, за результатами наукових досліджень встановлено поширення гельмінтозів бичкових, хижих риб і тарані, в акваторіях природних водойм півдня України. Вперше вивчено та описано епізоотологію криптокотильозу та еустронгілідозу, збудники яких є типовими зоонозами. Встановлено особливості паразито-хазяїнних відносин між досліджуваними паразитами та організмом другого проміжного і дефінітивного хазяїв, як результат сумісного еволюційного процесу і удосконалення адаптацій та пристосувань в умовах водного біотопу.



## АНАЛІЗ ТА УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ ДОСЛІДЖЕНЬ

Гельмінтози промислових риб мають значне поширення не лише в природних водоймах України, але й у всьому світі [88, 90, 315, 339]. В той же час особливої уваги заслуговують паразитарні хвороби промислових риб, що мають епідеміологічне значення [2, 248, 276, 564]. Такими хворобами є криптокотильоз бичкових риб та еустронгілідоз хижих видів риб і тарані [248, 249, 313]. За результатами досліджень встановлено поширення збудника криптокотильозу у західній частині Дніпро-Бузького лиману та акваторії Чорного моря. Найбільшу кількість уражених бичкових риб було виявлено поблизу мису Аджигол. У риб, що виловлені у цій географічній локації, екстенсивність інвазії становила  $55,77 \pm 0,21\%$  та була максимальною порівняно з іншими місцями. Найменше уражених бичкових риб збудником криптокотильозу встановлено в ділянці Чорного моря поблизу Одеси, екстенсивність інвазії –  $18 \pm 0,12\%$ . Виявляли також інвазування бичкових риб метацеркаріями у водоймах поблизу Очакова, екстенсивність інвазії –  $20,2 \pm 0,17\%$ , села Рибаківка –  $30,7 \pm 0,33\%$ , міста Южне –  $33,8 \pm 0,52\%$  та міста Чорноморськ –  $23,07 \pm 0,16\%$ . У бичкових риб, в акваторіях природних водойм півдня України, екстенсивність інвазії за криптокотильозу становила  $31,4 \pm 0,44\%$ .

Слід відмітити, що збудники криптокотильозу *C. lingua* і *C. concava* вперше зареєстровані Н. М. Найдьоновою (1974) у кримській частині Чорного моря [141]. Пізніше криптокотильоз був виявлений у риб в Одеській затоці Чорного моря та північно-західній частині Азовського моря. В обох випадках у риб реєстрували лише метацеркарії трематод *C. lingua* і *C. concava* [108]. За результатами досліджень у риб виявляли метацеркарії *C. concava* та вперше описали паразитування *C. jejuna*. Паразитування статевозрілих гельмінтів *C. jejuna* у чайкових птахів (*Larus cachinnans* Pallas, 1811) з Керченського проливу було описано І. М. Мартиненко (2012) [455]. Проте в останні роки у спеціальній літературі не було підтверджених випадків паразитування *C. jejuna* у гідробіонтів водойм України.

У бичків *N. melanostomus* встановлено найбільшу екстенсивність інвазії за криптокотильозу – 59,2 %, при інтенсивності інвазії – 211 метацеркаріїв. У бичків *N. fluviatialis* і *M. batrachocephalus* екстенсивність інвазії становила 30,4 і 17 %, при інтенсивності інвазії – 124 і 89 метацеркаріїв відповідно.

У 2016 році екстенсивність інвазії за криптокотильозу становила 24,8 %, у 2017 році – 34,1 %; у 2018 – 24,6 %; у 2019 – 37,1 %.

Таким чином, криптокотильоз не має стрімкого поширення серед бичкових риб Дніпро-Бузького лиману та акваторії Чорного моря. Відсутність різких коливань показників ураженості свідчить про сформоване стаціонарне вогнище інвазії. Утворення зазначеного вогнища, в більшості, забезпечується підтриманням рівня біогенного забруднення природних водойм, що є елементом антропогенного навантаження. Перенасичення води органічними і неорганічними речовинами призводить до утворення задовільної кормової бази та умов існування для перших проміжних хазяїв трематод родини Heterophyidae – молюсків. Не менш важливу роль у підтриманні та поширенні збудників криптокотильозу виконують рибоїдні птахи.

Найдьонова Н. М. (1974) вказує на те, що бичкові риби є типовими хижаками та молюскофагами, до раціону яких переважно входять молюски – *Mytilaster lineatus* та дещо менше – *Hydrobia ulvae* і *H. acuta* [141]. Останні види молюсків є першими проміжними хазяями для збудника криптокотильозу [117]. Проте забруднення водойм призводить до різкого зменшення популяції метілястера – основи раціону бичкових риб родини Gobiidae. В той же час популяція інших молюсків, *Abra ovata* і *Cerastoderma edule*, навпаки, збільшується [131]. Крім того, й популяція молюсків родини Hydrobiidae у складі раціону бичкових риб також збільшується, як і рівень їх ураження збудником криптокотильозу, відповідно.

Еустронгілідоз риб має значне поширення у водоймах світу. Так ця хвороба гідробіонтів зареєстрована у водах Європи, Азії, Північної та

Південної Америки [245, 352, 579]. В Україні ураження хижих риб (окуня, судака і сома) збудником еустронгілідозу досліджено в акваторії Запорізького водосховища [88, 89].

У природних водоймах півдня України, зокрема в акваторіях Дніпро-Бузького лиману та дельти Дніпра, середній показник ураженості промислових риб (окуня, щуки і судака) за еустронгілідозу становить  $72,4 \pm 0,38$  %. В той же час, аналізуючи показники ураженості риб у розрізі локацій, слід відмітити, що найбільша екстенсивність інвазії зареєстрована поблизу мису Аджигол –  $85,5 \pm 1,07$  %, а найменша поблизу села Геройське –  $43,5 \pm 0,93$  %. Ураження хижих риб личинками нематоди *E. excisus* відмічали поблизу села Дніпровське з екстенсивністю інвазії –  $68,9 \pm 1,28$  %, а також сіл Олександрівка –  $79,6 \pm 0,94$  %, Станіслав –  $88,6 \pm 1,31$  %, Софіївка –  $76,09 \pm 0,58$  %, Рибальче –  $56,6 \pm 1,18$  %.

Таким чином, аналізуючи поширення еустрогілідозу в акваторії Дніпро-Бузького лиману та дельти Дніпра, встановлено тенденцію до збільшення екстенсивності інвазії у заражених риб щороку. Так у 2016 році показники ураження були на рівні 68,6 % та поступово збільшувалися щороку. У 2019 році вже було зареєстровано 76,5 % риб, уражених личинками *E. excisus*.

Географічно Дніпро-Бузький лиман сформований Бузьким лиманом, дельтою Дніпра та Чорним морем. Води Південного Бугу, Інгулу та Дніпра впадаючи в естуарій, несуть велику кількість забруднювачів (сполуки фосфору, амонійного азоту, сульфати і ін.) у складі поверхнево-каналізаційних стоків [151]. Підвищене евтрофування водойми має безпосередній вплив на чисельність зообентосу, зокрема на кількісний склад популяції олігохет – перших проміжних хазяїв для збудника еустронгілідозу [102, 138]. Визначну роль у поширенні збудника еустронгілідозу відіграють рибоїдні птахи – дефінітивні хазяї. Нинішні кліматичні умови призвели до зміни міграційних шляхів та кордонів міграції перелітних птахів, які в процесі екологічної адаптації, стали основними переносниками значної

кількості збудників паразитарних хвороб іхтіофауни природних водойм півдня України, зокрема й еустронгілідозу. Природні умови ландшафту заплавної системи Дніпра і Дніпро-Бузького лиману сформували Чорноморський біосферний заповідник. Цей заповідник і є територією гніздування перелітних та осілих птахів. Останні стали причиною функціонування природного стаціонарного вогнища інвазій і, зокрема й еустронгілідозу. На сформованість та повноцінність динамічної системи вогнища інвазії у біотопі, вказує поступове збільшення екстенсивності інвазії упродовж наших досліджень.

Окремо досліджено поширення еустронгілідозу серед тарані в Дніпро-Бузькому лимані. Екстенсивність інвазії становила  $17,4 \pm 0,53$  %. Найбільшого поширення інвазія набула у тарані поблизу села Олександрівка –  $28,3 \pm 0,39$  %. Найменші показники екстенсивності інвазії у тарані відзначено поблизу села Софіївка –  $11,5 \pm 0,26$  %.

Повідомлення про ураження тарані збудником еустронгілідозу у водоймах України відсутні. Проте відмічаються поодинокі випадки зараження тарані у частині водойми Дністровсько-Прутського міжріччя з боку Молдови та в озері Палеостомі, що у Грузії. Ці випадки зараження тарані, характеризуються низькими показниками інвазування [139, 196].

За результатами досліджень личинок *E. excisus*, які були відібрані від хижих риб і тарані, встановлена суттєва різниця у їх морфометричних показниках. Так личинки, що виявлені в окуня, були інтенсивно червоного кольору, завдовжки до 55 мм, завширшки – 1,8–0,5 мм. Подібні морфометричні характеристики були вказані й іншими дослідниками [104]. Проте у тарані личинки були 16–22 мм завдовжки та 0,5–0,8 мм – завширшки. Тіло їх мало блідо-червоний колір. Подібні розміри личинок описані іншими дослідниками за дослідження лисиць, інвазованих збудником дифілоботріозу. Як відомо, паразит, перебуваючи в організмі неспецифічного хазяїна, характеризувався зміною розмірів тіла та тривалістю життя [66].

За дослідження личинок *C. jejuna* і *C. concava* виявлено, що на ранніх етапах проникнення та формування метацеркарія в тілі проміжного хазяїна – бичкових риб, вони не набувають інтенсивно-чорного кольору, а залишаються відносно прозорими. Таких метацеркаріїв відзначали на поверхні зябрових дуг та пелюстках бичкових риб. Встановили, що диференційною ознакою метацеркаріїв роду *Cryptocotyle* є наявність Y-подібного розгалуження екскреторного міхура. За результатами експериментального зараження каченят метацеркаріями гетерофіїд, вдалося отримати статевозрілі форми *C. jejuna*, яких раніше на цій території ніколи не реєстрували.

Вивчаючи особливості епізоотичного процесу гельмінтозів, визначали вікову та сезонну динаміку за криптокотильозу та еустронгілідозу промислових риб у водоймах півдня України.

Найбільш інвазованими збудником криптокотильозу були бичкові риби вікової категорії 6+–7+. Менш ураженими були риби вікової категорії 2+–3+. За результатами досліджень виявлено, що, чим старшими були бички, тим показники інвазованості метацеркаріями трематоди родини *Heterophyidae*, вищі. Ця закономірність була описана і обґрунтована В. А. Догелем (1962). Дослідник стверджував, що упродовж життя індивіда зараження відбувається з накопичувальним ефектом. Частина паразитів елімінується із організму хазяїна, але за повторного інвазування, їх загальна чисельність збільшується і, так щороку [82].

Індекс рясності у бичків різних видів, характеризувався коливаннями в залежності від їх віку. Цей факт пояснюється різницею опірної здатності бичкових риб різних видів до зараження збудниками паразитарних хвороб, що підтверджується результатами гематологічних досліджень. Також, на стан інвазованості бичків, впливають ряд факторів, зокрема: тип раціону, приуроченість до певних умов існування (ландшафт дна, вибагливість до гідрохімічних показників води тощо).

Досліджуючи залежність віку хижих риб (окунів, щук і судаків) від ступеня інвазованості збудником еустронгілідозу, нами було отримано подібні результати. Зокрема, встановлено, що із збільшенням віку хижих риб підвищуються і показники ураження – екстенсивність інвазії та індекс рясності. Встановлено, що максимальними показниками ураження риб збудником еустронгілідозу характеризуються старші вікові групи – від 7+–8+ до 9+. Виключення становив окунь річковий, у якого із збільшенням віку реєстрували незначне зменшення екстенсивності інвазії. Це вказує на те, що із віком кількість хіронімід та олігохет у складі раціону окуня зменшується, вочевидь із зміною кормових пріоритетів. Інвазування личинками нематод відбувається поетапно та збільшується із віком риб. Хоча окремі автори зазначають, що личинка *E. excisus* є життєздатною в тілі риб упродовж одного року [293]. Індекс рясності за еустронгілідозу має тенденцію до поступового та рівномірного збільшення упродовж всього життя хижих риб. Це певною мірою викликає сумніви стосовно того, що строк перебування личинок паразита в тілі хижих риб обмежується одним роком.

Слід зазначити, що ступінь ураженості риб збудниками паразитарних хвороб також залежить і від сезонних та кормових міграцій. Личинкові стадії паразитів риб нерівномірно розподілені у товщі водного середовища. Саме тому, здійснюючи навіть незначні міграції, риби постійно інвазуються в більшому, або меншому ступені, в залежності від дисперсії розподілення збудника в середовищі існування гідробіонтів. Тип живлення, поведінкові реакції під час нересту та кормові вподобання також, безпосередньо впливають на екстенсивність інвазії за паразитозів риб.

За результатами досліджень відмічали два піки підвищення показників інвазії упродовж року – влітку та восени. Максимальні показники екстенсивності та інтенсивності інвазії за криптокотильозу спостерігаються восени. Найбільш заражені були бички-кругляки, екстенсивність інвазії становила  $72,7 \pm 1,12$  %. У бичка-мартовика та бичка-пісочника екстенсивність інвазії становила  $28,5 \pm 1,81$  та  $48,1 \pm 1,08$  % відповідно.

Найнижчі показники зараження бичкових риб відмічали весною порівняно з іншими сезонами року. У бичка-кругляка екстенсивність інвазії за криптокотильозу становила  $44,4 \pm 1,54$  %, бичка-мартовика –  $7,14$  %, бичка-пісочника –  $26,7 \pm 0,74$  %.

Сезонні коливання інвазованості бичкових риб родини *Gobiidae* збудником криптокотильозу напряду залежать від температурних показників навколишнього середовища [141]. Це пов'язано із тим, що температурні коливання впливають на біологічні ритми як паразитів, так і хазяїв. Активне споживання корму (молюсків) та наступне інвазування бичкових риб починається із початком вегетаційного періоду, із підвищенням температури води вище  $10\text{--}12$  °C. Саме тому максимальне зараження припадає на весну та літо, але найвищі показники екстенсивності інвазії реєструвалися восени, оскільки зараження відбувається з накопичувальним ефектом. Абсолютно очевидним є той факт, що інвазовані раніше бички повністю не звільняються від паразитів упродовж свого життя, а лише, в залежності від життєвих циклів досліджуваних трематод, відбувається їх постійне зараження. Тому упродовж року значних коливань екстенсивності інвазії за криптокотильозу у бичкових риб не відмічається. Сезонність безпосередньо впливає на формування колоній рибоїдних птахів – основних дефінітивних хазяїв збудника криптокотильозу. В процесі формування паразито-хазяїнних відносин паразит адаптував свій життєвий цикл таким чином, щоб синхронізувати його із біологічними циклами своїх хазяїв – молюсків, гідробіонтів і птахів.

Максимальні показники екстенсивності та інтенсивності інвазії за еустронгілідозу у хижих риб реєстрували навесні. Найбільше заражених риб виявляли серед окуня, екстенсивність інвазії становила  $95,4 \pm 1,12$  %, у судака та щуки –  $81,8 \pm 1,41$  і  $80,4 \pm 1,44$  % відповідно. Найнижчі показники зараження хижих риб відмічали зимою порівняно з іншими сезонами року. Екстенсивність інвазії за еустронгілідозу в окуня становила  $66,6 \pm 1,03$  %,

судака –  $35,7 \pm 1,18$  %, щуки –  $26,6 \pm 1,68$  %. Подібні результати отримані і за дослідження сезонної динаміки інвазування тарані.

Слід відмітити, що пік еустронгідозу у хижих риб було зареєстровано навесні в акваторії Запорізького водосховища Н. Йосіповою (2013) [89]. Подібні результати отримані А. Мошу (2014) за дослідження хижих риб у природних водоймах Молдови. Найбільшу кількість уражених риб виявлено навесні [139]. Проте у водоймах Туреччини, пік еустронгідозу серед окунів, припадає на осінь [579]. Зараження південно-каспійського осетра з іранської частини Каспійського моря, відмічали упродовж всього року, але найбільше хворих риб було виявлено восени [489]. Очевидним є той факт, що температурні показники навколишнього середовища безпосередньо впливають на біологічні особливості циклу розвитку нематоди *E. excisus*. За даними R. Cole (2013), дозрівання яєць паразита залежить від температури води [293].

Україна географічно розташована в зоні помірно-континентального клімату, з відносно широким діапазоном температурних показників між сезонами року. Саме цей факт і впливає на показники ураженості риби в різні періоди року. Зараження риби відбувається упродовж всього року. Проте особливо інтенсивно заражається риба у теплий період. Основними дефінітивними хазяями паразита є рибоїдні птахи, які з ранньої весни і до пізньої осені формують осілі або перелітні колонії та місця гніздувань в заплавах і болотистих місцинах, вздовж берегової лінії Дніпро-Бузького лиману. Переважно, починаючи з ранньої весни, відбувається поширення птахами, разом з послідом, яєць збудника в акваторії Дніпро-Бузького лиману. Проте осілі рибоїдні птахи, особливо чайкові, поширюють яйця нематоди *E. excisus* упродовж всього року. Інвазування продовжується навіть у холодну пору року (взимку), оскільки споживання корму (олігохет) хижими рибами не завжди залежить від температурних показників, хоча і не так інтенсивно. В той же час, дозрівання личинок паразита в тілі першого проміжного хазяїна – олігохет відбувається 5–5,5 місяців до утворення



інвазійної форми і лише за оптимальних температур [339]. Проте інвазування риб продовжується упродовж всього року із максимальними показниками навесні.

Саме тому динаміка сезонних коливань криптокотильозу і еустронгілідозу залежить від кількох основних факторів: температури навколишнього середовища, інтенсивності споживання корму рибами, періоду розвитку паразита, присутності рибоїдних птахів, які поширюють збудника.

Основним місцем локалізації метацеркаріїв трематоди родини *Heterophyidae* є дорсальна частина тіла бичкових риб, у тому числі, ділянка голови та зябер, екстенсивність інвазії –  $71,3 \pm 2,37$  %. З вентральної частини тіла риб екстенсивність інвазії становить  $28,4 \pm 2,01$  %. Рідше метацеркаріїв виявляли на внутрішній частині черевної стінки, екстенсивність інвазії –  $0,3 \pm 0,07$  %. Розподілення метацеркаріїв залежить від напрацьованої паразитом стратегії інвазування риб, яка полягає в здатності церкарія сприймати рухові та біохімічні прояви їх життєдіяльності. Такими проявами є рух риб у середовищі існування та формування, коливання води, які сприймаються паразитами. Бички, що рухаються у воді, здатні змінювати інтенсивність світлового потоку, який аналізується спеціальними світлочутливими ділянками на тілі церкарія. Також наявність сіалової кислоти у складі поверхневого слизу бичків дає можливість паразитам диференціювати риб, як потенційних проміжних хазяїв, від інших об'єктів, що здатні до руху. Такі адаптативні особливості церкаріїв сформовані у процесі гармонізації паразито-хазяїнної системи, яка є динамічною та постійно удосконалюється. Так присутність фото- та геотаксису у личинок паразита дозволяє здійснювати інвазування риб та подальшу реалізацію циклу розвитку криптокотиліосів. Слід припустити, що локалізація метацеркаріїв саме в дорсальній частині тіла також буде пов'язана з термотаксисом, який можна спостерігати у церкаріїв трематод інших видів. Це явище пояснюється тим, що для динамічного руху риб задіяний

найбільший масив м'язів – спинна група. Оскільки посилений обмін речовин за руху бичків супроводжується утворенням певної кількості тепла і, як наслідок, підвищення загальної температури їх тіла, що і допомагає орієнтуватися церкаріям криптокотиліосів під час інвазування.

Переважає кількість личинок *E. excisus* локалізується у вентральній частині тіла хижих риб, а саме в товщі м'язової стінки, екстенсивність інвазії –  $74,0 \pm 2,87$  %. Личинки паразитів також виявляються у товщі паренхіми гепатопанкреаса і гонад, стінці порожнистих органів та вільно розташовуються в черевній порожнині риб, екстенсивність інвазії –  $13,7 \pm 1,03$  %. Проте найменшу кількість личинок зареєстровано в дорсальній частині тіла – спинній групі м'язів.

За результатами досліджень у трьох видів хижих риб індивідуальних особливостей розподілення личинок збудника еустронгілідозу не виявлено. В окремих випадках відмічено наявність запальних процесів у риб, зокрема в місці проникнення та локалізації личинок. Відмічено, що реакція тканини стінки порожнистих органів та м'язової тканини на травмування їх личинками паразитів, є різною. Водночас відмічалися ознаки запалення у місцях локалізації личинок. Запальні реакції реєструвались лише в тих тканинах, де були молоді личинки, навколо яких ще не утворилась сполучнотканинна капсула. В тканинах, де виявлено личинок у капсулах, ознаки запалення були відсутні. Сполучнотканинна капсула є елементом пристосування личинок паразита до організму риб. Незважаючи на наявність еволюційно напрацьованих адаптацій (антигенна мімікрія і ін.), личинки гельмінтів не здатні тривалий час протистояти захисним механізмам організму хазяїна, зокрема запаленню. Саме тому в процесі коєволюції був сформований механізм утворення капсули, яка відмежовує личинку паразита від тканин хазяїна, знижуючи подальший вплив хазяїна на неї та, навпаки. Оскільки паразитизм, все таки, є антагоністичним типом взаємодії між елементами паразито-хазяїнної системи, то для збалансованості функціонування системи потрібно уникати незворотних змін у системі

гомеостазу. Якщо ж баланс порушується, то в системі відбуваються зміни, які призводять до загибелі як паразита, так і хазяїна.

За результатами досліджень 1 % розчин соляної кислоти, який вводили в травного канал лабораторних щурів за допомогою ротошлункового зонда упродовж трьох діб поспіль, спричиняв збільшення об'єму шлункового соку та зниження його рН. Виявлено, що рН шлункового соку інтактних лабораторних щурів був на рівні  $3,7 \pm 0,67$  ( $p > 0,001$ ), а об'єм останнього становив  $2,1 \pm 0,07$  мл ( $p < 0,01$ ). При введенні через ротошлунковий зонд 0,5 мл 1 % розчину соляної кислоти, відзначали зміни рН, які були на рівні  $2,17 \pm 0,1$  ( $p > 0,01$ ), а об'єм шлункового соку становив  $2,47 \pm 0,11$  мл ( $p < 0,01$ ). Введення 1 мл 1 % розчину соляної кислоти в організм дослідних тварин характеризувалось зниженнями рН до  $1,2 \pm 0,13$  ( $p > 0,02$ ) та об'єму шлункового соку –  $2,59 \pm 0,12$  мл ( $p < 0,01$ ). Зниження рН шлункового соку у лабораторних щурів дозволяє зімітувати умови травного каналу природного хазяїна – рибоїдного птаха та підвищити виживаність.

Наступним етапом досліджень встановлено залежність виживаності личинок нематоди *E. excisus* в організмі експериментально заражених лабораторних щурів від рН шлункового соку. Так за зниження рН виживаність личинок паразитів підвищується. Виживаність в організмі інтактних лабораторних щурів становила 18 %. Серед лабораторних щурів, яким штучно знижували рН шляхом введення розчину соляної кислоти у дозі 0,5 мл, виживаність личинок паразитів становила 38 %, а тим, яким вводили 1 мл розчину соляної кислоти – 52 %. Слід відмітити, що виживаність личинок, відібраних від тарані, у травному каналі лабораторних щурів першої групи становила 4,6 %, другої – 7,3 %, третьої – 12,6 % від їх загальної кількості.

Відмічено, що цей вид нематод має широку екологічну пластичність в реалізації власного циклу розвитку та найбільшого поширення в певному біотопі, зокрема в акваторії Дніпро-Бузького лиману. За результатами досліджень можна припустити, що тарань не є специфічним хазяїном для

збудника еустронгілідозу, на відміну від хижих риб, а тому і показники виживаності личинок в організмі лабораторних щурів, є значно нижчими. Проте цей факт дає підстави стверджувати, що процес сумісної еволюції пристосувань у паразито-хазяїнних відносинах відбувається постійно. Саме тому, зараження тарані личинками паразита свідчить, що збудник *E. excisus* намагається включити у свій цикл розвитку найбільшу кількість видів риб, як проміжних хазяїв.

Виживаність метацеркаріїв трематоди родини *Heterophyidae* в організмі дослідних каченят на 25 добу після зараження, становить 83 %. Слід відмітити, що організм каченят для цього виду гельмінтів є специфічним хазяїном. Саме тому, нами було відмічено досить високий показник виживаності метацеркаріїв паразита у травному каналі дослідних каченят.

Таким чином, функціонування паразито-хазяїнних відносин у системі «паразит – проміжний або дефінітивний хазяїн» можливе лише за умов збалансованості та адаптацій один до одного. Пристосування забезпечують рівновагу між паразитом та хазяїном і в подальшому реалізацію життєвого циклу паразита. Така взаємодія між елементами зазначених відносин має і свої наслідки, що проявляються у патогенному впливі паразитів на організм хазяїна, або загибелі певної кількості паразитів в згаданому організмі. Коли система не є динамічною або незбалансованою, відбувається загибель паразита, або хазяїна. В обох випадках подібне завершується елімінацією паразитів та «провалом» паразитичної стратегії.

Результатом взаємодії личинок нематоди *E. excisus* (що були відібрані від окуня) і лабораторних щурів є патологічні зміни та порушення гомеостазу в їх організмі. За експериментального інвазування реєстрували зміни клінічного стану лабораторних щурів: зниження апетиту та рухливості, пригнічення загального стану, тахіпное, болючість черевної стінки. За патологоанатомічного розтину відмічали серозно-фібринозні та гнійно-фібринозні перитоніти, перфорації стінки травного каналу, що були викликані дією паразитів, запальні явища стінки шлунка та кишок. Також

відмічали наявність мікроабсцесів під капсулою печінки, вторинні патології нирок та органів грудної порожнини. В просвіті кишок та безпосередньо в черевній порожнині виявляли живих личинок і таких, що не проявляли ознак життя. Подібні патологічні зміни були відмічені за інвазування кролів *E. ignotus* – спорідненого виду для *E. excisus* [239].

Існує прямий корелятивний зв'язок, між характером прояву хвороби та кількістю і якістю личинок *E. excisus*. Тобто, ступінь важкості патологічних процесів в організмі, є результатом виживаності паразитів.

Вплив личинок *E. excisus*, відібраних від тарані, на організм лабораторних щурів, був дещо слабшим порівняно з такими від хижих риб. Відмічено абортивний перебіг хвороби: зареєстровано відновлення загального клінічного стану. За патологоанатомічного дослідження реєструвався переважно серозно-фібринозний перитоніт і лише у виключних випадках – гнійно-фібринозний перитоніт. Слід відмітити спленомегалію. У черевній порожнині та просвіті шлунка і кишок знаходили мертвих личинок нематод та їх фрагменти. Отже, личинки нематод, які розвиваються в тілі неспецифічного хазяїна, зокрема тарані, не володіють тими властивостями патогенності, які присутні у личинок *E. excisus* від хижих риб.

Під час міграційного процесу паразит механічно пошкоджує тканини і органи черевної порожнини, перфорує стінки внутрішніх органів та призводить до важких патологічних станів: кровотечам, перитоніту та септицемії. За результатами гістологічних досліджень тканин, що були відібрані від лабораторних щурів, яких попередньо інвазували личинками *E. excisus* реєстрували гнійно-серозний та гнійно-фібринозний перитоніт, гострий розлад кровообігу у тканинах головного мозку (ознаки гіпоксично-ішемічного ураження речовини стовбура головного мозку у вигляді змін нейронів) та серця (частковий спазм артерій та набряк інтерстиційної тканини міокарда); патологічні зміни в легенях (гостру інтерстиційну гнійну пневмонію, гостру вогнищеву емфіземау легень), печінці (гострий ексудативний гепатит), нирках (ознаки «шокової» реакції) та кишках

(гострий серозно-гнійний ентерит). Відмічали утворенням неспецифічних гранульом. Зазначені гранульоми містили елементи личинок паразита. Встановлено гострий перебіг гнійно-серозного та гнійно-фібринозного типу запалення внутрішніх органів заражених щурів; ознаки синдрому системної запальної відповіді із вираженим розподільним судинним лейкоцитозом у досліджуваних органів.

За експериментального зараження пекінських каченят метацеркаріями криптокотиліосів відмічали діарею. За патологоанатомічних змін у хворих каченят виявляли катаральний та геморагічний ентерит, вторинні ураження печінки. У вмісті кишок було виявлено статевозрілих марит *S. jejuna* і *S. concava*. Незважаючи на те, що каченята є специфічним хазяїном для збудника криптокотиліозу, певну частину незрілих форм трематод нами було виявлено елімінованими з послідом у перші кілька діб після інвазування. Цей факт дає підстави стверджувати, що незалежно від збалансованості паразито-хазяїнних відносин, які були сформовані упродовж тривалого часу, система взаємодії знаходиться у стані постійного вдосконалення, як з боку паразита, так і хазяїна.

За результатами морфологічних досліджень крові хижих риб, що були уражені личинками нематоди *E. excisus*, відмічали зменшення вмісту гемоглобіну та кількості еритроцитів. Подібні гематологічні зміни, вочевидь, пов'язані із посиленням розпадом гемоглобіну. Продукти життєдіяльності паразитів, що потрапляють до організму риб, вкрай негативно впливають на еритропоез у заражених окунів, щук і судаків.

За час міграції личинки нематод здійснюють механічні пошкодження (перфорують) стінки кишок, м'язової тканини риб. Подібний вплив паразита на організм хазяїна знаходить своє відображення у підвищенні кількості лейкоцитів, заражених личинками еустронгілід риб. Загальний лейкоцитоз було відмічено у всіх видів дослідних хижих риб. Ці зміни є причиною запальних явищ та відповідною реакцією організму, в тому числі і, на клітинному рівні, що є наслідком проникнення личинок паразита. Відмічали

підвищення кількості базофілів та псевдобазофілів, а також еозинофілів і псевдоеозинофілів, що свідчить про алергічний вплив личинок паразита на організм риби. Як відомо [533], еозинофіли здатні фіксуватися на поверхні мігруючих личинок та, завдяки власним активним ферментативним системам, можуть призводити до загибелі певної частини личинок паразитів. Базофіли реагують вивільненням значної частини гістаміну та гепарину, які призводять до поглиблення місцевих патологічних процесів [126]. Як наслідок інокуляторного впливу личинок паразита відбувається проникнення значної кількості мікроорганізмів до організму риби. Саме тому зареєстровано підвищення кількості сегменто- та паличкоядерних нейтрофілів, що є відповідною реакцією на спровоковане личинками паразита запалення. Виявлено, що кількість юних нейтрофілів в організмі щук знизилась, а у судака, навпаки, підвищилась, порівняно із контролем. У крові окунів юних нейтрофілів не реєстрували. Ймовірно, личинки паразитів володіють здатністю впливати на гранулоцитопоез риби. За морфологічного дослідження крові хворих риби відмічали моноцитоз. Моноцити крові – це є основні фагоцити. Тому підвищення їх кількості вказує на участь у патологічних процесах. Моноцити виконують детоксикуючу функцію, а також поглинання та ферментативне розщеплення мертвих тканин, продуктів обміну і мікроорганізмів. В інвазованих личинками *E. excisus* хижих риби відмічали лімфоцитопенію, що свідчить про хронічний перебіг хвороби та виснаження природної опірності їх організму.

За криптокотильозу бичкових риби відмічали зменшення вмісту гемоглобіну та еритропенію. Церкарій, який щойно відкинув хвіст і проник у тіло риби та ще не перетворився у метацеркарій, є вкрай патогенним, оскільки виділяє значну кількість продуктів життєдіяльності. В зв'язку з цим може відмічатися зниження кількості еритроцитів та вмісту гемоглобіну. За час проникнення личинок гельмінтів відбувається травмування та механічне пошкодження поверхневих тканин тіла бичкових риби, а особливо зябер. Такий механічний вплив личинок паразитів на організм хазяїна призводить

до значного лейкоцитозу. Водночас, спостерігається підвищення кількості паличко- та сегментоядерних нейтрофілів, а також базофілів та еозинофілів у крові бичкових риб. Такі зміни у крові свідчать про патогенний вплив, зокрема механічний, алергічний, інокуляторний і трофічний, метацеркаріїв криптокотиліосів на організм заражених бичкових риб. Відмічено підвищення кількості моноцитів у крові риб, що свідчить про активізацію процесів фагоцитозу, як захисної функції їх організму. В той же час лімфоцитарний профіль характеризує і гематологічні показники дослідних бичкових риб. Кількість лімфоцитів незначно знижувалася порівняно з контрольною групою риб. Ці зміни у крові риб свідчать про довготривалий хронічний перебіг хвороби.

Продукти життєдіяльності личинок паразитів можуть значно впливати на біохімічний гомеостаз сироватки крові заражених риб. Так, за результатами біохімічних досліджень сироватки крові хижих риб, заражених личинками еустронгілід, виявлено гіпопротеїнемію, що вказує на ураження гепатопанкреаса. Останній, крім білоксинтезуючої функції, є органом детоксикації та знешкодження продуктів обміну, запалення та життєдіяльності личинок *E. excisus*, що паразитують в тілі окунів, щук і судаків. Також, зараження риб личинками еустронгілід характеризується гіпоальбумінемією та гіпоглобулінемією. Зменшення вмісту загального альбуміну у сироватці крові риб також підтверджує факт ураження їх гепатопанкреаса, адже майже всі білки в організмі синтезуються саме в цьому органі. Зменшення вмісту загальних глобулінів у сироватці крові хижих риб також дає підстави стверджувати, що в основному білоксинтезуючому органі відбуваються зтяжні дистрофічні зміни. Ймовірно, коливання вмісту загального білка сироватки крові хворих риб, пов'язано із надходженням його разом із кормом. Як відомо [346], личинки паразита можуть значно впливати на поведінкові особливості риб-хазяїв, підвищуючи або зменшуючи споживання корму, в тому числі і, олігохет.



Відмічено, що за еустронгілідозу відбувається зменшення вмісту  $\alpha$ -глобулінів сироватки крові заражених хижих риб. Ця фракція білків синтезується також у гепатопанкреасі, а тому зтяжні інтоксикації вочевидь безпосередньо впливають на їх синтез. Вірогідне зменшення вмісту  $\alpha$ -глобулінів відмічалось в сироватці крові щук і судаків. У сироватці крові окунів контрольної та дослідної груп статистично значущої різниці вмісту  $\alpha$ -глобулінів не виявлялось. Отже, екстенсивність інвазії серед дослідних хижих риб була максимальною саме в окуня. Тому, можна зробити висновок, що за однакових умов інвазування та перебігу еустронгілідозу, опірність організму цих риб є вищою, аніж у судаків і щук.

За еустронгілідозу хижих риб відмічали незначне збільшення вмісту  $\beta$ -глобулінів у сироватці їх крові. Вказана фракція білків підвищується за хронічного перебігу хвороби. Вочевидь, за постійного ураження хижих риб збудником еустронгілідозу, здійснюється систематичний патогенний вплив на їх організм.

Збільшився вміст  $\gamma$ -глобулінів у сироватці крові заражених личинками еустронгілід окунів, щук і судаків. Як відомо [222], імунітет за гельмінтозів має свої особливості, зокрема відсутність його специфічності. Збільшення вмісту  $\gamma$ -глобулінів також пов'язано із проникненням мікрофлори, яка потрапляє в організм хижих риб за механічного пошкодження тканин хазяїна личинками гельмінта. Мікрофлора, також проникає до організму хижих риб, перебуваючи на поверхні власне тіла личинки *E. excisus*. Мікроорганізми ускладнюють запалення та поглиблюють патологічний процес в організмі, зокрема впливають на біохімічні показники сироватки крові заражених риб.

Глибину патологічного процесу вивчали, досліджуючи активність ферментів АсАТ і АлАТ. За результатами досліджень виявлено підвищення їх активності, що вказує на переважання процесу катаболізму над анаболізмом. Тому, можна вважати, що підвищена активність ферментів у сироватці крові заражених риб вказує на деструктивний вплив личинок паразита на їх організм, зокрема на клітинному рівні. Про значні

деструктивні процеси, що відбуваються в гепатопанкреасі окунів, щук і судаків, свідчить зменшення вмісту сечовини у сироватці їх крові. Як відомо [126], сечовина є продуктом вторинного перетворення азотовмісних сполук, які є досить токсичними. Тому, зменшення вмісту сечовини у сироватці крові риб, вказує на порушення процесу знешкодження продуктів метаболізму, що може поглиблювати процес хронічної інтоксикації та вторинного ураження гепатопанкреаса. Також у сироватці крові заражених риб відмічено зменшення вмісту глюкози, що ймовірно, є ознакою зниження у них споживання корму та рухливості.

За криптокотильозу бичкових риб у сироватці їх крові відмічалось зменшення вмісту загального білка, альбумінів та глобулінів. Зміни цих показників можуть вказувати на порушення білоксинтезуючої функції гепатопанкреаса внаслідок патогенної дії метацеркаріїв криптокотильозів на організм бичкових риб. Відмічено незначне збільшення вмісту  $\alpha$ - і  $\beta$ -глобулінів, що вказує на довготривалі запальні процеси в організмі бичкових риб. Збільшення вмісту  $\alpha$ -глобулінів дає підстави стверджувати, що запалення носить гострий перебіг. Проте за рахунок постійного інвазування бичкових риб метацеркаріями трематоди родини *Heterophyidae*, одночасно відбувається і збільшення вмісту  $\beta$ -глобулінів. Такі характеристики змін у сироватці крові дослідної групи бичкових риб можуть вказувати на тенденцію переходу гострої в хронічну форму криптокотильозу. Реєструвалось незначне збільшення вмісту  $\gamma$ -глобулінів сироватки крові у хворих на криптокотильоз бичків. З точки зору репрезентативного аналізу, такі зміни не є суттєвими, але вказують на те, що збудник криптокотильозу не володіє властивостями активно стимулювати синтез імуноглобулінів. Вочевидь, це пов'язано із тим, що за криптокотильозу не відбувається значного травмування тканин риби, а двошарова капсула метацеркарія дозволяє паразиту уникати прямого контакту з їх імунокомпетентними клітинами. Зменшення вмісту сечовини у сироватці крові хворих бичків вказує на деструктивні процеси в гепатопанкреасі та, як наслідок, порушення

детоксикуючої функції. Вміст глюкози у сироватці крові також знижувався, що вказує на незначну активність полювання та низьку рухову діяльність риб. Варто відмітити, що активність ферментів АсАТ і АЛАТ значно коливалася у бичка-мартовика, бичка-кругляка та бичка-пісочника. Цей факт свідчить, що окрім інвазування бичків збудником криптокотильозу, на активність ензимів впливають й індивідуальні особливості їх біології.

За результатами біохімічного дослідження сироватки крові бичків та хижих риб (окунів, щук і судаків) коефіцієнт де Рітиса не відображає в повній мірі вірогідність змін гомеостазу їх організму за паразитозів.

Аналізуючи асоціації збудників паразитарних хвороб, встановлено, що хижі риби найчастіше заражаються дигенетичними сисунами (ЕІ – 35,6 %) та нематодами (ЕІ – 31,8 %). Найменше уражають риб акантоцефали (ЕІ – 0,71 %). Окунь річковий найчастіше заражається личинками еустронгілід. В той же час реєструється ураження збудниками диплостомозу (ЕІ – 50,7 %, ІІ – 2–41 метацеркаріїв) та дактилогірозу (ЕІ – 37,2 %, ІІ – 5–14 екз.).

У щук досить часто виявляють личинок еустронгілід та асоціації з іншими збудниками диплостомозу (ЕІ – 65 %, ІІ – 3–17 личинок), параценогонімозу (ЕІ – 34,3 %, ІІ – 2–11 цист), трієнофорозу (ЕІ – 56,5 %, ІІ – 1–9 цестод), рафідоскарозу (ЕІ – 76,4 %, ІІ – 8–31 нематод).

У судака, крім личинок еустронгілід, знаходять збудників диплостомозу (ЕІ – 52,7 %, ІІ – 2–13 личинок), дактилогірозу (ЕІ – 31 %, ІІ – 2–23 моногеней), ергазильозу (ЕІ – 42,7 %, ІІ – 7–28 рачків).

У бичкових риб родини Gobiidae найчастіше знаходять личинок трематод (ЕІ – 52,2 %) та нематод (ЕІ – 37,3 %). Значно менше виявляють цестод (ЕІ – 0,37 %). Бички *N. fluviatialis* найчастіше уражаються збудниками криптокотильозу в асоціації з еустронгілідозу (ЕІ – 23,06 %, ІІ – 1–4 личинки). У бичків *N. melanostomus* реєструють асоціативний перебіг збудників криптокотильозу з *S. bicoronatum* (ЕІ – 26,5 %, ІІ – 6–69 метацеркаріїв), *E. excisus* (ЕІ – 22,4 %, ІІ – 2–4 личинки), *C. minutus* (ЕІ – 16,3 %, ІІ – 1–6 нематод), *E. nanus* (ЕІ – 14,2 %, ІІ – 2–8 рачків). Бички

*M. batrachocephalus* уражаються збудниками криптокотильозу в асоціації з *E. excisus* (EI – 32,2 %, II – 1–3 личинок), *C. minutus* (EI – 35,6 %, II – 1–3 нематод), *E. nanus* (EI – 8,74 %, II – 1–15 рачків).

Узагальнюючи вплив абіотичних і біотичних факторів на функціонування паразито-хазяїнної системи в біотопі природних водойм Півдня України встановлено, що ряд причинно-наслідкових подій (перенасичення води біогенними елементами, бурхливий розвиток синьо-зелених водоростей, порушення гідрохімічного режиму, загибель риби і ін.), призводять до формування стаціонарних природних вогнищ інвазії. В ділянці акваторії Дніпро-Бузького лиману та Чорного моря виявлено функціонування осередків криптокотильозу і еустронгілідозу промислових видів риби.

Слід відмітити, що у червні 2018 року у бичкових риби Дніпро-Бузького лиману екстенсивність інвазії за криптокотильозу становила 26,6 %, інтенсивність інвазії – 94–157 метацеракаріїв. Після заморів вже у липні відмічалось зменшення популяції бичкових риби на 46,6 %. У серпні екстенсивність інвазії становила 60,3 %, інтенсивність інвазії – 102–211 метацеракаріїв. Також, у червні у хижих видів риби (окунь, щука і судак) екстенсивність інвазії за еустронгілідозу становила 63,8 %, інтенсивність інвазії у щуки звичайної – 1–8 личинок. Після заморних явищ в акваторії Дніпро-Бузького лиману кількість виловлених хижих риби зменшилася на 47,8 %. У серпні екстенсивність інвазії за еустронгілідозу становила 84,3 %, інтенсивність інвазії – 2–12 личинок.

За результатами гідрохімічних досліджень води Дніпро-Бузького лиману у липні, виявлено невідповідність до чинного нормативно-правового документа за показниками: рН, кисень, вільний аміак, нітрит-іон, загальна твердість. Невідповідність гідрохімічного режиму стало причиною заморних явищ гідробіонтів, що є наслідком значного антропогенного навантаження на водойми з їхньою евтрифікацією.

Встановлено, що рибоїдні птахи відіграють провідну роль у формуванні природних осередків криптокотильозу і еустронгілідозу серед основних промислових риб Дніпро-Бузького лиману.

Таким чином, встановлено поширення зоонозних паразитарних хвороб – криптокотильозу і еустронгілідозу промислових риб в акваторіях Дніпро-Бузького лиману та Чорного моря. Визначено особливості епізоотології за криптокотильозу бичків та еустронгілідозу хижих риб і тарані. Досліджено сезонну та вікову динаміку за криптокотильозу і еустронгілідозу промислових риб природних водойм півдня України. Визначено розподілення та локалізацію личинок паразитів родин *Heterophyidae* та *Dioctophymatidae* у тілі бичкових і хижих риб. Встановлено морфологічні особливості трематод *S. concava* і *S. jejuna* та нематоди *E. excisus*. Експериментально визначено референтні значення об'єму шлункового соку і його рН у лабораторних щурів. Досліджено зміни середовища існування личинок паразитів та їх здатність пристосовуватись в організмі неспецифічного хазяїна. Визначено виживаність метацеркарій криптокотильосів та личинок еустронгілід в організмі дослідних каченят та лабораторних щурів. Встановлено клінічні та патологоанатомічні зміни в організмі дефінітивних хазяїв. Виявлено морфологічні та біохімічні зміни крові бичкових і хижих риб за криптокотильозу і еустронгілідозу. Визначено асоціацію збудників криптокотильозу і еустронгілідозу з іншими паразитами промислових риб. Досліджено вплив абіотичних і біотичних факторів на формування та функціонування природних вогнищ інвазії.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Адиятулин И. Ф. Распространение описторхоза и определение качественных показателей мяса рыб. *Ветеринарная патология*. 2007. № 3. С. 178–187.
2. Андреев О. Н., Горохов В. В., Сафиуллин Р. Т. Возбудитель описторхоза *Opisthorchis felinus* на территории Рязанской области. *Российский паразитологический журнал*. 2013. № 2. С. 6–9.
3. Аникиева Л. В., Доровских Г. Н. Полиморфизм и внутривидовая изменчивость специфичного паразита корюшok – цестоды *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda: *Proteocephalidae*). *Паразитология*. 2009. Т. 43. Вып. 4. С. 309–316.
4. Аринжанов А. Е., Лядова А. Ю. Описторхоз: эпидемиология, профилактика, лечение. *Территория науки*. 2016. № 6. С. 7–13.
5. Астафьев Б. А. Петров О. Е. Эволюционно-генетическая теория паразитизма. *Успехи современной биологии*. 1992. Т. 109. № 2. С. 163–175.
6. Астафьев Б. А., Яроцкий Л. С., Лебедева М. Н. Экспериментальные модели паразитозов в биологии и медицине. М.: Наука. 1989. С. 278–282.
7. Барышников Е. Н. Медицинская паразитология: учебное пособие. Москва: Владос-Пресс. 2005. 144 с.
8. Беклемишев В. Н. Биоценотические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука. 1970. 502 с.
9. Беляева М. И. Оптимизация эпидемиологического надзора и санитарно-паразитологического мониторинга на разных территориях гиперэндемического очага описторхоза. *Медицинская наука и образование Урала*. 2015. Т. 16. № 1 (81). С. 110–114.
10. Беляков В. Д. Общие закономерности функционирования паразитарных систем. *Паразитология*. 1986. Т. 20. № 4. С. 249–254.

11. Беэр С. А. Подходы к проблеме устойчивости паразитарных систем. Теоретические и прикладные проблемы гельминтологии. Москва: ИНПА РАН. 1998. С. 97–107.
12. Бодня Е. И., Гарюк Г. И., Филатова И. В., Головкин А. Н. Аллергические риниты и паразитарные инвазии человека. *Международный медицинский журнал*. 2008. № 2. С. 57–60.
13. Бойко М. Ф. Природа Херсонської області: Фізико-географічний нарис. Київ: Фітосоціоцентр. 1998. 120 с.
14. Бонина О. М., Сербина Е. А. Выявление локальных очагов описторхозов в пойме реки Обь и в Новосибирском водохранилище. Сообщение 1. Зараженность карповых рыб метацеркариями описторхид. *Экология и биология паразитов*. 2011. № 2. С. 24–30.
15. Бочарова Т. А., Макарова Т. С., Герасимова О. И. Паразитофауна некоторых видов рыб водоемов бассейна средней Оби. Паразитология в изменяющемся мире. Материалы V Съезда Паразитологического общества при РАН: Всероссийской конференции с международным участием. Новосибирск, 23–26 сентября 2013. С. 31.
16. Брагинский Л. П., Давыдов О. Н., Калиниченко К. П. Трансформация системы «хозяин (рыба) – паразит» в токсической среде. Международ. конф. посвящ. памяти д.б.н. Б. Л. Флерова «Современные проблемы водной токсикологии»: тез. докл. Борок. 15–17 декабря 2005. С. 19.
17. Бритов В. А. Паразитизм в природе и его роль в охране гомеостаза хозяина. *Успехи современной биологии*. 1987. Т. 107. № 1 (4). С. 132–144.
18. Булахов В. Л., Пахомов О. Є. Функціональна зоологія. Д.: Вид. Дніпропетр. нац. університету. 2010. 392 с.
19. Буряк М. В., Малышева Н. С. Роль эколого-паразитологического мониторинга в снижении циркуляции описторхозной инвазии на территории Курской области. *Сибирский медицинский журнал*. 2008. № 7. С. 88–89.

20. Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Ленинград: Наука. 1985. 121 с.
21. Бычков В. Г., Крылов Г. Г., Плотникова А. О. Описторхоз в Обь-Иртышском бассейне (вопросы этиологии и патогенеза). *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*. 2007. № 4. С. 1–6.
22. Ванятинский В. Ф., Головин П. П., Головина Н. А., Поддубная А. В. Использование математических методов оценки данных при изучении паразито-хозяйинных отношений. II Всесоюзный съезд паразитологов. Тезисы докладов (Киев, октябрь 1983). – К.: Наукова думка, 1983. С. 56–58.
23. Васильков Г. В. Гельминтозы рыб. Москва: Изд-во «Колос», 1983. 208 с.
24. Васильков Г. В., Грищенко Л. И., Енгашев В. Г. Болезни рыб. Москва: «Агропромиздат». 1989. 288 с.
25. Вернадский В. И. Биосфера. М.: Наука. 1967. 350 с.
26. Власов Б. П., Самойленко В. М., Гришхенкова Н. Д. Антропогенные изменения экосистемы озера Болойсо и пути его восстановления. *Журнал Белорусского государственного университета. География. Геология*. 2016. С. 14–25.
27. Вовк Н. І. Іхтіопатологічний контроль рибогосподарських водойм України. *Тваринництво України*. 2002. № 5. С. 25–26.
28. Вовк Н. І., Божик В. Й. Іхтіопатологія. Київ: Агроосвіта. 2002. 308 с.
29. Волошина Н. О. Екологічні аспекти профілактики паразитарного забруднення на антропогенно трансформованих територіях (на прикладі нематод): автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д. біол. наук: спец. 03.00.16 «Екологія», Чернівці. 2011. 40 с.
30. Галактионов К. В., Добровольский А. А. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука. 1998. 403 с.



31. Ганжа Е. В., Гранович А. И. Заражение партенитами трематод приводит к изменению строения пениальных желез самцов литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* (Olivia) *L. obtusata* (L.). *Паразитология*. 1998. Т. 42. № 1. С. 13–22.
32. Генещинская Т. А., Бхутта М. Ш. Железистые образования церкарий и основные направления их эволюции. *Паразитология*. 1976. Т. 10. С. 338–345.
33. Герасимов Ю. Л. Основы рыбного хозяйства: Учебное пособие. Самара: Изд-во «Самарский университет». 2003. 108 с.
34. Глушанкова М. А., Пашкова И. М. Аккумуляция тяжелых металлов тканями рыб озер Псково-Чудского и Вырцярв. Материалы 2-й Всесоюз. конф. по рыбохозяйственной токсикологии. Санкт-Петербург. 1991. Т. 1. С. 116–117.
35. Гончаров С. Л. Епізоотичний стан природних водойм півдня України з криптокотильозу риб родини бичкових. XVI Конференція Українського наукового товариства паразитологів, 18–21 вересня 2017 р. Львів: Тези доповідей. Київ. 2017. С. 18.
36. Гончаров С. Л. Асоціація еустронгілозу з іншими паразитарними інвазіями хижих риб природних водойм півдня України. *Біологія тварин*. 2019. Т. 21. № 4. С. 22–30. DOI:org/10.15407/animbiol21.04.022
37. Гончаров С. Л. Асоціація криптокотильозу з іншими паразитарними інвазіями бичкових риб природних водойм півдня України. *Науковий вісник ЛНУВМБ імені С. З. Гжицького. Серія: Ветеринарні науки*. 2019. Т. 21. № 96. С. 101–107. DOI: 10.32718/nvlvet9618
38. Гончаров С. Л. Взаємодія в паразито-хазяїнних відносинах на прикладі криптокотильозу риб родини Gobiidae в лиманних водах та акваторії Чорного моря півдня України. *Theoretical and Applied Veterinary Medicine*. 2020. Т. 8. № 1. С. 3–8; електронний ресурс [<https://bulletin-biosafety.com/index.php/journal/article/view/252/259>] DOI:10.32819/2020.81001

39. Гончаров С. Л. Вікова динаміка зараження риб родини Gobiidae трематодами *Cryptocotyle* Lühe, 1899 (Trematoda: Heterophyidae) в лиманних водах та акваторії Чорного моря півдня України. *Вісник Полтавської державної аграрної академії*. 2019. № 3. С. 207–214. DOI:10.31210/visnyk2019.03.28
40. Гончаров С. Л. Вікова динаміка зараження хижих видів риб личинками нематод *Eustrongylides excisus* у Дніпро-Бузькому лимані та дельті Дніпра. *Вісник Полтавської державної аграрної академії*. 2017. № 3. С. 110–115.
41. Гончаров С. Л. Вплив деяких біотичних та абіотичних чинників на стан паразитофауни гідробіонтів природних водойм Півдня України. *Науковий вісник ветеринарної медицини* 2019. № 2. С. 60–70. DOI:10.33245/2310-4902-2019-152-2-60-70
42. Гончаров С. Л. Деякі біохімічні показники сироватки крові хижих риб, хворих на еустронгілідоз. *Вісник Полтавської державної аграрної академії*. 2019. № 2. С. 140–147. DOI:10.31210/visnyk2019.02.18
43. Гончаров С. Л. Динаміка інвазування хижих видів риб нематодами *Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909 – larvae (Nematoda: Dioctophymatidae) в Дніпро-Бузькому лимані та дельті Дніпра. Сучасні тенденції розвитку освіти й науки : проблеми та перспективи: зб. наук. праць. Київ – Львів – Бережани – Гомель, 2019. Вип. 5. С. 281–284.
44. Гончаров С. Л. Експериментальне зараження каченят метацеркаріями трематод *Cryptocotyle* Lühe, 1899 (Trematoda: Heterophyidae). *Науковий вісник ЛНУВМБ імені С. З. Гжицького*. 2017. Т. 19. № 78. С. 112–117. DOI:10.15421/nvlvet7823
45. Гончаров С. Л. Експериментальне зараження лабораторних щурів личинками нематоди *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatidae). *Український часопис ветеринарних наук*. 2019. Т. 10. № 3. С. 70–77. DOI:org/10.31548/ujvs2019.03.011

46. Гончаров С. Л. Експериментальне інвазування лабораторних тварин личинками нематоди *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatidae): матеріали XVIII Всеукраїнської наук.-практ. конфер. молодих вчених «Молоді вчені у розв'язанні актуальних проблем біології, тваринництва та ветеринарної медицини», Львів, 5–6 груд. 2019. С. 108.

47. Гончаров С. Л. Еустронгілідоз хижих видів риб в умовах півдня України: мат. Міжнар. наук.-практ. інтернет-конференції «Тенденції та перспективи розвитку науки і освіти в умовах глобалізації»: Зб. наук. праць., Переяслав-Хмельницький, 2019. Вип. 43. С. 742–743.

48. Гончаров С. Л. Локалізація личинок нематод родини Dioctophymatidae у тілі риб хижих видів. The 1 th International scientific and practical conference «Implementation of Modern Science into practice» (January 12–13, 2020), SH SCW «NEW ROUTE», Varna, Bulgaria. 2020. С. 155–158.

49. Гончаров С. Л. Морфологічні зміни крові риб родини Gobiidae за криптокотильозу. *Український часопис ветеринарних наук*. Т. 9. № 1. 2018. С. 12–19.

50. Гончаров С. Л. Морфологічні зміни крові хижих видів риб за еустронгілідозу. *Науковий вісник ЛНУВМБ імені С. З. Гжицького. Серія: Ветеринарні науки*. 2019. Т. 21. № 93. С. 15–20. DOI: 10.32718/nvlvet9303

51. Гончаров С. Л. Особливості сезонної динаміки ураження бичкових риб збудником криптокотильозу в лиманних водах та акваторії Чорного моря півдня України. Сучасний рух науки: тези доп. VIII міжнародної науково-практичної інтернет-конференції, 3–4 жовт. 2019 р. Дніпро, 2019. Т. 1. С. 419 – 424.

52. Гончаров С. Л. Патологоанатомічні зміни за експериментального криптоколитильозу каченят. *Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини*. Збірник наукових праць. Ветеринарні науки. 2017. Вип. 35. Ч. 2. Т. 2. С. 31–33.

53. Гончаров С. Л. Порушення біохімічного гомеостазу крові бичкових риб за ураження метацеркаріями трематод родини Heterophyidae. *Аграрний вісник Причорномор'я*. Ветеринарні науки. 2019. Вип. 93. С. 172–181.

54. Гончаров С. Л. Поширення нематоди *Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909 – larvae (Nematoda: Dioctophymatidae) серед тарані (*Rutilus rutilus*, Linnaeus 1758) у Дніпро-Бузькому лимані півдня України. *Науковий вісник ЛНУВМБ імені С. З. Гжицького*. Серія: Ветеринарні науки. 2020. Т. 22. № 97. С. 31–38. DOI:10.32718/nvlvet9706

55. Гончаров С. Л. Поширення нематоди *Eustrongylides excisus* серед хижих риб природних водойм України. Сучасні тенденції розвитку освіти й науки: проблеми та перспективи: зб. наук. праць. Київ – Львів – Бережани – Гомель, 2019. Вип. 4: в 2-х томах. Т. 1. С. 245–248.

56. Гончаров С. Л. Результати експериментального інвазування лабораторних щурів личинками нематоди *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatidae), відібраних від тарані (*Rutilus rutilus*, Linnaeus 1758). *Український часопис ветеринарних наук*. 2020. Т. 11. № 1. С. 97–111.

57. Гончаров С. Л. Розподілення личинок нематоди *Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909 (Nematoda: Dioctophymatidae) у тілі риб хижих видів. *Науково-технічний бюлетень НДЦ біобезпеки та екологічного контролю ресурсів АПК*. 2017. Т. 5. № 3. С. 5–9; електронний ресурс [режим доступу: <https://bulletin-biosafety.com/index.php/journal/article/view/150/162>]

58. Гончаров С. Л. Розподілення метацеркаріїв *Cryptokotyle Lühe*, 1899 (Trematoda: Heterophyidae) у тілі риб родини gobiidae. *Науковий вісник ЛНУВМБ імені С.З. Гжицького*. Серія: Ветеринарні науки. 2019. Т. 21. № 95. С. 9–14. DOI: 10.32718/nvlvet9502

59. Гончаров С. Л. Сезонна динаміка інвазованості трематодами *Cryptokotyle Lühe*, 1899 (Trematoda: Heterophyidae) риб родини Gobiidae в лиманних водах та акваторії Чорного моря півдня України. *Біологія тварин*. 2019. Т. 21. №. 3. С. 21–27. DOI: org/10.15407/animbiol21.03.021

60. Гончаров С. Л. Сорока Н. М. Мазуркевич А. Й. Спосіб зараження лабораторних щурів личинками нематоди *Eustrongylides excisus* при експериментальному інвазуванні: пат. на корисну модель 139676 Україна МПК (2020.01), G09B 23/28 (2006.01), A61M 25/00, A61D 99/00; заявл. 05.07.2019; опубл. 10.01.2020, Бюл. № 1.

61. Гончаров С. Л. Сорока Н. М. Мазуркевич А. Й. Спосіб підвищення виживаності личинок нематод *Eustrongylides excisus* при експериментальному інвазуванні лабораторних щурів: пат. на корисну модель 139675 Україна МПК (2020.01), G09B 23/28 (2006.01), A61D 99/00; заявл. 05.07.2019; опубл. 10.01.2020, Бюл. № 1.

62. Гончаров С. Л., Сорока Н. М. Дубовий А. І. Сезонна динаміка зараження хижих видів риb нематодами *Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909 (Nematoda: Dioctophymatidae) у Дніпро-Бузькому лимані та дельті Дніпра. *Біологія тварин*. 2017. Т. 19. № 4. С. 16–23. DOI: 10.15407/animbiol19.04.016

63. Гончаров С. Л., Сорока Н. М., Литвиненко О. П. Методичні рекомендації з діагностики та профілактики еустронгілідозу прісноводних риb. Київ, ДНДІЛДВСЕ, 2018. 28 с.

64. Гончаров С. Л., Сорока Н. М., Литвиненко О. П. Методичні рекомендації з діагностики та профілактики криптокотильозу бичкових риb. Київ, ДНДІЛДВСЕ, 2018. 29 с.

65. Гончаров С. Л., Сорока Н. М., Мазур Т. В. Поширення трематоди родини Heterophyidae у бичкових риb (Gobiidae) в лиманних водах та акваторії Чорного моря. *Український часопис ветеринарних наук*. 2017. № 265. С. 66–75.

66. Гончаров С. Л., Сорока Н. М., Галат М. В., Дубовий А. І. Спосіб підвищення виживаності метацеркаріїв родини Heterophyidae: пат. на корисну модель 151326 України МПК (2022.01), A61D 99/00, C12N 1/00, C12N 1/20 (2006.01); заявл. 16.12.2021; опубл. 06.07.2022, Бюл. № 27.

67. Гончаров С. Л. Патогенність *Eustrongylides excisus* (Nematoda:Dioctophymatidae) Jägerskiöld, 1909 – larvae (Nematoda: Dioctophymatidae) за паразитування в організмі різних представників іхтіофауни. II Міжнародна науково-практична конференція «Сучасні проблеми раціонального використання водних біоресурсів», 27 – 29 жовтня 2020 року, Київ, Україна, С. 139–141.

68. Гончаров С. Л. Залежність зараженості чорноморських бичків метацеркаріями трематод *Cryptokotyle Lühe*, 1899 від віку риб. Results of Modern Scientific Research and Development, Proceedings of III International Scientific and Practical Conference Madrid, Spain, 29–31 May 2021, P. 24–29.

69. Горчакова Н. Г. Взаимодействие в паразито-хозяйинных системах. *Биологические науки*. 2016. № 7–1. С. 34–43.

70. ГОСТ 23268.12-78 Воды минеральные питьевые лечебные, лечебно-столовые и природные столовые. Метод определения перманганатной окисляемости. СССР. 1980. 13 с.

71. Гранович А. И. От систем паразит-хозяин к паразитарным системам. Взаимодействие моллюсков рода *Littorina* с паразитирующими в их трематодами. *Зоологический журнал*. 2016. Т. 35. № 3. С. 252–266.

72. Григорьева И. Н. Описторхоз: традиции и инновации. *Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология*. 2012. № 4. С. 54–59.

73. Гусейнов М. А. Сравнительный анализ сезонных изменений зараженности щуки (*Esox lucius* L.) Девичинского лимана кровепаразитами в 1992 и 2002 годах. *Вісник Запорізького національного університету*. 2011. № 2. С. 42–49.

74. Давидов О. М., Куровська Л. Я., Темніханов Ю. Д. Роль чужерідних видів риб у формуванні фауни паразитів водойм України. *Вісник зоології*. 2009. № 23. С. 26–30.

75. Давыдов О. Н. Куровская Л. Я., Базеев Р. Е. О распространении личинок описторхид и лигулид в Киевском водохранилище. Матер. конф.

посвященной памяти д.б.н. профессора Б. И. Купермана «Паразиты рыб: Современные аспекты изучения», Борок, 18–22 августа 2003 г. С. 19.

76. Давыдов О. Н. Паразиторазнообразие – движущая сила эволюции. Материалы IV Международ. конф. «Биоразнообразие и роль животных в экосистемах». Днепропетровск. 2007. С. 329–330.

77. Давыдов О. Н., Березовский А. В., Мандыгра Н. С. Современное представление о вредоносности и (или) полезности паразитов. *Проблеми здоров'я гідробіонтів у сучасних умовах*. Луцьк. 2009. С. 16–23.

78. Давыдов О. Н., Куровская Л. Я., Темниханов Ю. Д., Неборачек С. И. Паразиты некоторых инвазионных рыб пресных водоёмов Украины. *Гидробиол. журнал*. 2011. № 6. Т. 47. С. 76–89.

79. Давыдов О. Н., Куровская Л. Я., Лысенко В. Н., Неборачек С. И. Видовое разнообразие паразитов рыб, непреднамеренно интродуцированных в водоёмы Украины. *Збірник праць Зоологічного музею*. 2011. № 42. С. 3–12.

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

81. Давыдов О. Н., Куровская Л. Я., Темниханов Ю. Д., Неборачек С. И. Формирование связей паразитов и их хозяев в антропогенно измененных гидробиоценозах. *Гидропаразитология. Гидробиол. журнал*. 2011. Т. 47. № 3. С. 80–90.

82. Давыдов О. Н., Перевозченко И. И., Брагинский Л. П. Изучение кумуляции, десорбции и механизма действия хлорорганических ядохимикатов у цестод рыб. *Паразитология*. 1976. Т. 10. № 3. С. 238–246.

83. Диксон М., Уэбб Э. Ферменты. Москва: Иллюзор. 1961. 726 с.

84. Добровольский А. А., Евланов И. А., Шульман С. С. Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющие их устойчивость. *Экологическая паразитология*. Петрозаводск: ННЦ РАН. 1994. С. 4–44.

85. Догель В. А. Общая паразитология. И-во: Ленинградского университета. 1962. 463 с.

86. Доровских Г. Н. Наблюдения над паразитами рыб водоемов, расположенных вблизи и в черте городов северо-востока европейской части России. «Паразитологические проблемы больших городов» СПб.: Изд-во Зоологического института РАН. 1996. 31 с.

87. Доровских Г. Н. Некоторые данные по экологии диплозоид (Monogenea, Diplozoidae) – паразитов рыб бассейна среднего течения р. Вычегды. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО АН СССР. 1989. С. 116–124.

88. Доровских Г. Н., Степанов В. Г., Голикова Е. А. Структура компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из экологически благополучных и загрязненных водоемов. *Успехи современной биологии*. 2007. № 5. С. 495–502.

89. ДСТУ 4077-2011 Якість води. Визначення рН. Видання офіційне. Київ. 2003. 16 с.

90. Ермоленко А. В., Безпрозванных В. В., Камнев В. Д. Рыба залива Петра Великого – источник инвазии человека нематодой *Anisakis simplex* (сем. Anisakidae). *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*. 2004. № 3. С. 21–24.

91. Есипова Н. Б. Патологические изменения в тканях и органах рыб под действием паразитических червей р. *Eustrongylides*. Проблемы патологии, иммунологии и охраны здоровья рыб и других гидробионтов: Мат. IV конф., Борок, 24–27 сен. 2015. Ярославль. 2015. С. 297–304.

92. Есипова Н. Б. Распространение паразитической нематоды *Eustrongylides excisus* у рыб Запорожского (Днепровского) водохранилища. Матеріали VI Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції. Тернопіль, 9–12 жовтня 2013 р. С. 86–88.

90. Євтушенко А. В. Епізоотична ситуація щодо паразитозів риби на водних об'єктах Харківщини. *Ветеринарна медицина*. Вип. 2013. № 97. С. 188–190.

91. Євтушенко А. В., Євтушенко І. Д., Васенко О. Г. Сучасна епізоотична ситуація та стан іхтіофауни озера Сасик, прогнозування змін за



умов відновлення гідрологічного режиму. *Ветеринарна медицина*. 2005. Т. 1. № 85. С. 427–432.

92. Жаворонкова Н. В., Новак А. И. Адаптации паразитов к реализации биологического цикла в различных экологических условиях. *Биологические науки*. 2015. С. 162–164.

93. Жукова Т. С., Глазунова Л. А. Биотические особенности инвазирования леща (*Abramis brama* Linnaeus, 1758) трематодами. *Молодой ученый*. 2016. № 23 (127). С. 165–169.

94. Зубарева И. М., Василевич Ф. И., Донченко А. С. Аспекты общей эпизоотологии инвазионных болезней: учеб. пособие. Новосиб. гос. аграр. ун-т, МГАВМиБ им. К. И. Скрябина. Новосибирск: ИЦ НГАУ «Золотой колос». 2016. 275 с.

95. Зубков А. Л., Осипов А. С. Сравнительная характеристика зараженности гельминтами рыб малых рек (р. Алабуга, р. Ишим) на территории Казанского района. *Молодой ученый*. 2015. № 6–5 (86). С. 163–167.

96. Иванова Н. Т. Атлас клеток крови рыб. Москва: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. 184 с.

97. Изюмова Н. А. Сезонная динамика паразитофауна рыб Рыбинского водохранилища (сообщение 11. Плотва, ерш). *Тр. Ин-та биол. водоохран.* 1959. Т. 1. № 4. С. 332–342.

98. Изюмова Н. А. Сезонная динамика паразитофауны Рыбинского водохранилища (лещ, чехонь, судак, окунь). *Тр. биол. станции «Борок»*. 1958. Т. 3. С. 384–398.

99. Ильин В. С., Пай И. С., Осипов А. С. Мышечные трематоды карповых рыб в различных водоемах Ямало-Ненецкого и Ханты-Мансийского автономных округов. *Инновационное развитие АПК Северного Зауралья*, Тюмень. 2013. С. 305–307.

100. Ильинских Е. Н., Новицкий В. В., Ильинских Н. Н., Лепехин А. В. О распространении инвазии *Opisthorchis felinus* (Rivolta, 1884) и *Metorchis*

*bilis* (Braun, 1890) у населения некоторых регионов Западной Сибири. *Бюллетень сибирской медицины*. 2006. № 4. С. 18–24.

101. Исханов И. В. Роль домашних животных в распространении описторхоза в бассейне реки Терек. *Экология и биология паразитов*. 2012. С. 39–42.

102. Каминская Л. Д. Материалы Всесоюзного симпозиума по изученности Черного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов. Киев. Наукова думка. 1973. С. 78–81.

103. Кармалиев Р. С., Кереев Я. М. Описторхоз рыб в Западно-Казахстанской области. *Российский паразитологический журнал*. 2013. № 3. С. 11–15.

104. Карманова Е. М. Диоктифимидеи животных и человека и вызываемые ими заболевания. М.: Из-во «Наука». 1968. 261 с.

105. Карпенко С. В., Чечулин А. И., Юрлова Н. И. Сербина Е. А., Водяницкая С. Н., Кривопапов А. В., Федоров К. П. Характеристика очагов описторхоза юга Западной Сибири. *Сибирский экологический журнал*. 2008. Т. 15. № 5. С. 675–680.

106. Катюха С. М., Вознюк І. О. Поширення інвазійних хвороб риб у водоймах Рівненської області. *Ветеринарна біотехнологія*. 2016. № 28. С. 94–101.

107. Квач Ю. В. Гельмінти бичків (Gobiidae) та інших фонових видів риб Одеської затоки та лиманів північно-західного Причорномор'я (фауна, екологія): Автореф. дис... канд. біол. наук. Київ, 2005. 22 с.

108. Квач Ю. В. Гельмінтофауна бичків (Gobiidae) Одеської затоки Чорного моря. *Vestnik zoologii*. 2007. Т. 41 (3). С. 207–211.

109. Квач Ю. В., Заморов В. В., Кудренко С. А. Ураженість бичка-пісочника ремінцем *Ligula pavlovskii* Dubinina в пониззі Хаджибейського лиману. *Вісн. Одеськ. у-ту. Біологія*. 2000. Т. 5. Вип. 1. С. 181–185.

110. Кеннеди К. Р. Динамика паразитоценозов в британских пресноводных экосистемах. Экологические аспекты паразитологии. *Труды зоологического института*. 1981. Т. 108. С. 9–22.
111. Коваль В. П. Паразитофауна рыб дельты Дніпра. *Вісн. Київ. ун-ту. Сер. біол.* 1962. № 5. Вип. 1. С. 98–104.
112. Колесников В. А. Воздействие тяжёлых металлов на биохимические реакции. *Бюллетень КрасГАУ*. 2009. № 5. С. 106–111.
113. Комаров И. Ф., Коровкин Б. Ф., Меншиков В. В. Биохимические исследования в клинике. Элиста: АПП Джангар. 1999. 250 с.
114. Кондрахин И. П. Клиническая лабораторная диагностика в ветеринарии. Москва : Агропромиздат. 1985. 485 с.
115. Конькова А. В., Иванов В. П., Лардыгина Е. Г., Дегтярёва Л. В. Влияние гидролого-гидрохимических факторов на зараженность молоди карповых рыб ремнецами в северном Каспии. *Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство*. 2015. № 3. С. 25–32.
116. Корж О. П., Лебедева Н. І., Воронова Н. В., Горбань В. В. Основи паразитології. Паразитизм як біологічне явище. Видавництво: Суми: Університетська книга. 2009. 270 с.
117. Корнийчук Ю. М., Мартыненко И. М. Трематоды *Cryptocotyle jejuna* в моллюсках *Hydrobia acuta* Керченского пролива. XV Конференція Українського наукового товариства паразитологів (Чернівці, 15–18 жовтня 2013 р.). Київ, 2013. С. 58.
118. Корнюшин В. В. Система паразит-хозяин: критерии соответствия внутренней среды организма хозяина потребностям паразита. XV Конференція Українського наукового товариства паразитологів (Чернівці, 15–18 жовтня 2013 р.). Київ, 2013. С. 59.
119. Котримавичус В. Л. Паразитизм и эволюция экосистем. *Журн. общ. биологии*. 1982. Т. 43. № 3. С. 69–113.

120. Кравець С. І. Активність Т- і В-лімфоцитів у крові однорічок коропа за інвазії крустаціозами. *Науковий вісник ЛНУВМБТ імені С. З. Гжицького*. 2012. Т. 14. № 2 (52). Ч. 2. С. 81–83.
121. Краснощеков Г. П. Паразитарная система: среда обитания и особенности адаптации паразитов. Тольятти. 1996. 50 с.
122. Кумари Е. В. Миграция птиц как зоогеографическая проблема. *Русский орнитологический журнал*. 2012. Т. 21. Экспресс-выпуск. 758. С. 1131–1140.
123. Куперман Б. И. Функциональная морфология низших цестод. Л.: Наука. 1988. 167 с.
124. Лапач С. Н., Чубенко А. В., Бабич П. Н. Статистические методы в медико-биологических исследованиях с использованием Excel. Киев: Морион. 2000. 320 с.
125. Ларцева Л. В., Проскурина В. В., Воробьев В. И. Паразиты рыб, опасные для человека. Проблемы региональной экологии и природопользования. *Естественные науки*. 2012. № 1 (38). С. 74–81.
126. Левченко В. І., Влізло В. В., Кондрахін І. П., Галяс В. Л. Ветеринарна клінічна біохімія. Біла Церква. 2002. 400 с.
127. Либерман Е. Л., Медведева И. Н., Волосников Г. И. Ретроспективный анализ распространения возбудителя описторхоза *Opisthorchis felineus* (Rivolta, 1884) на территории Российской Федерации. *Международный научный журнал «Символ науки»*. 2017. № 4–1. С. 197–201.
128. Лисицына О. И., Мирошниченко А. И. Каталог гельминтов позвоночных Украины. Акантоцефалы. Моногенеи. Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, Украинское научное общество паразитологов. Киев. 2008. 138 с.
129. Литвинов Ю. Н. Влияние факторов различной природы на показатели разнообразия сообществ мелких млекопитающих. *Успехи современной биологии*. 2004. Т. 124. Вып. 6. С. 612.

130. Логачев Е. Д. Пути развития эволюционной гельминтологии (в порядке постановки проблемы). Работы по гельминтологии. Москва: Наука. 1981. С. 112–118.
131. Лукьяненко В. И. Экологические аспекты ихтиотоксикологии. Москва, ВО «Агропромиздат». 1987. 240 с.
132. Лысенко В. Н. Паразиты стерляди (*Acipenser ruthenus*) интродуцированной из Украины в аквакультуру Вьетнама. *Гидробиол. журнал*. 2013. № 1. Т. 49. С. 101–111.
133. Малютина Т. А. Взаимоотношения в системе паразит-хозяин: биохимические и физиологические аспекты адаптации (ретроспективный обзор). *Российский паразитологический журнал*. 2008. Т. № 1. С. 1–17.
134. Маниковская Н. С., Кориневская Е. О., Расковалова Е. П. Изучение зараженности метацеркариями *Opisthorchis felineus* Rivolta, 1884 (Trematoda) рыб семейства карповые (Cyprinidae). Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями, Москва, 19–20 мая, 2015. С. 243–246.
135. Маркевич А. П. Паразитоценология. Теоретические и прикладные проблемы. 1985. 223 с.
136. Методики гидрохимических исследований проб из рыбохозяйственных водоемов. М.: Изд-во МСХ СССР, № 115-6 от. 20.10.1983.1983. 37 с.
137. Микаилов Т. К., Бунятова К. И., Насирова А. М. О находке яиц нематоды *Eustrongylides excisus* у осетровых Каспийского моря. *Паразитология*. 1992. Вып. 5. С. 440–442.
138. Миловидова Н. Ю., Смоляр Р. И. Материалы Всесоюзного симпозиума по изученности Черного и Среднеземного морей, использованию и охране их ресурсов. Киев. Наукова думка. 1973. С. 90–92.
139. Мошу А. Гельминты рыб водоёмов Днестровско-Прутского междуречья, потенциально опасные для здоровья человека. Кишинэу: Есо-TIRAS. 2014. 88 с.

140. Мусыргалина Ф. Ф., Кудакеева Т. Г. Изучение зараженности рыб сем. Карповые метацеркариями описторхид на реке Белой Республики Башкортостан. *Общество XXI века: итоги, вызовы, перспективы*. 2015. № 4. С. 3–6.
141. Найденова Н. Н. Паразитофауна рыб семейства бычковых Черного и Азовского морей. К.: «Наукова думка». 1974. 173 с.
142. Наумова А. М., Наумова А. Ю. Паразитологический контроль объектов сельскохозяйственного рыбоводства. *Российский паразитологический журнал*. Москва. 2016. Т. 35. Вып. 1. С. 54–57.
143. Николаева Н. И., Гигилева А. В. Описторхоз. Этиология, клиника, диагностика, лечение. *Российский паразитологический журнал*. 2005. № 5. С. 23–26.
144. Новак А. И. Физиологические адаптации паразитов рыб к экологическим особенностям среды обитания. *Вестник РГАУ им. П. А. Костычева. Научно-производственный журнал*. 2012. № 3 (11). С. 44–49.
145. Определитель паразитов пресноводных рыб. Под. ред. О. Н. Бауэра. М.: Наука, 1987. Т. 3. 583 с.
146. Павліковська Т. М., Бодня К. І., Холтобіна Л. В. Опісторхоз в Україні. *Сучасні інфекції*. 2005. № 2. С. 4–6.
147. Павловский Е. Н. Условия и факторы становления организма хозяином паразита в процессе эволюции. *Зоологический журнал*. 1946. Т. 25. № 4. С. 284–304.
148. Пельгунов А. Н. Паразиты человека. Описторхоз. *Экологические системы и приборы*. 2006. № 5. С. 21–26.
149. Пельгунов А. Н. Проблемы описторхоза и дифиллоботриоза в нижнем течении Иртыша. *Эпизоотология, эпидемиология и мониторинг паразитарных болезней*. 2012. № 3. С. 68–73.

150. Петрачук Е. С., Пай И. С., Осипов А. С., Янкова Н. В. Паразитофауна леща Обь-Иртышского бассейна. *Молодой ученый*. 2013. № 2 (49). С. 98–100.
151. Пічура В. І., Потравка Л. О. Скок С. В. Екологічний стан акваторії ріки Дніпро у зоні впливу урбосистеми (на прикладі міста Херсон). Водні біоресурси та аквакультура. 2019. Вип. 2. С. 19–34.
152. Подолько Р. Н., Горохов В. В. Партеногенетическое развитие *Metagonimus yokogawai* (Katsurada, 1912). *Российский паразитологический журнал*. 2017. Т. 41. Вып. 3. С. 242–245.
153. Причепя М. В., Потрохов О. С., Зіньковський О. Г. Особливості зміни деяких біохімічних показників у різних екологічних груп риб за дії антропогенного навантаження. *Біологічні системи*. 2017. Т. 9. Вип. 1. С. 39–43.
154. Пронина С. В., Пронин Н. М. Взаимоотношения в системах гельминты – рыбы (на тканевом, органном и организменном уровне). М.: Наука. 1988. 176 с.
155. Псарьов В. М., Шолохова С. Є., Даниленко Л. М., Жук П. І. Санітарно-паразитологічна характеристика довкілля як показник ризику зараження паразитарними хворобами. Матеріали наради паразитологів України і тези доповідей. Рівне, 2007. С. 157–160.
156. Пукало П. Я., Лобойко Ю. В. Морфометричні показники коропів, уражених лернеозом та після обробки негувоном N. *Науковий вісник ЛНУВМБТ ім. С. З. Гжицького*. 2008. Т. 10. № 3 (38). Ч. 1. С. 179–182.
157. Пукало П. Я., Лобойко Ю. В., Данко М. М., Божик В. Й. Епізоотологічні особливості лернеозу риб. *Науковий вісник ЛНУВМБТ ім. С. З. Гжицького*. 2008. Т. 10. № 2 (37). Ч. 1. С. 263–266.
158. Пукало П. Я., Шекк П. В. Паразитарні хвороби риб у ставах господарств Львівського облрибкомбінату. *Науковий вісник ЛНУВМБТ імені С. З. Гжицького*. 2018. Т. 20. № 83. С. 141–144.

159. Размашкин Д. А. О видовой принадлежности метацеркарий рода *Metorchis* (Trematoda, Opistorchidae) из рыб Западной Сибири. *Паразитология*. 1978. Т. XII. № 1. С. 68–78.

160. Ріполовський О. І. Ураження цюголітки коропа метацеркаріями роду *Diplostomum* у вирощувальних ставах Передкарпаття. *Науковий вісник ЛНУВМБТ імені С. З. Гжицького*. 2011. Т. 13. № 4 (50). Ч. 1. С. 356–364.

161. Ройтман В. А., Беэр С. А. Паразитизм как форма симбиотических отношений. Москва: Т-во науч. изданий КМК. 2008. 310 с.

162. Романенко Н. А. Падченко И. К., Чебышев Н. В. Санитарная паразитология: руководство для врачей. М.: Медицина. 2000. 342 с.

163. Ромашова Е. Н., Кулешов А. А., Ромашов Б. В. Некоторые аспекты морфологической изменчивости *Opisthorchis felineus*. Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. Материалы докладов научной конференции, Москва, 19–20 мая, 2015. С. 370–372.

164. Ромашова Е. Н., Рогов М. В., Ромашов Б. В., Никулин П. И. Гельминты диких плотоядных Воронежской области: эколого-фаунистический анализ. *Российский паразитологический журнал*. 2014. № 1. С. 23–33.

165. Рубанова М. В., Евланов И. А. Сезонная динамика фауны паразитов вида-вселенца водоемов Поволжья ротана *Perccottus glenii*. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2013. Т. 15. № 3 (1). С. 532–536.

166. Русинек О. Т., Кондратистов Ю. Л. Изучение зараженности карповых рыб метацеркариями трематод в очаге описторхоза (Ташкентский район, Иркутская область, Россия). *Известия ИГУ*. 2010. Т. 3. № 1. С. 132–142.

167. Сачук Р. М., Юськів І. Д. Еколого-паразитологічний моніторинг коропа в рибоводних господарствах Рівненської області. *Науковий вісник ЛНУВМБТ імені С. З. Гжицького*. 2010. Т. 12. № 2 (44). Ч. 1. С. 274–278.



168. Семенов О. Ю. Мирацидии. *Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей*. 1991. Т. 83. Вып. 4. С. 1–204.

169. Семенов О. Ю. Экспериментальное изучение биологии мирацидия *Philophthalmus rhionica* Tichomirov: Автореф. дис. канд. биол. наук. Л.: 1977. 17 с.

170. Синяева Д. М. Потенційно небезпечні для людини нематоди нашого регіону. Матеріали I Всеукраїнської науково-практичної конференції молодих вчених та студентів з міжнародною участю 8–9 жовтня 2014 року, Дніпропетровськ, Україна. 2014. С. 170–172.

171. Скрябин К. И. Трематоды животных и человека. АН СССР. Москва. 1952. Т. 6. С. 283–297.

172. Смирнов А. М., Скира В. Н. Задачи ветеринарной науки в рыбоводстве России. Проблемы патологии, иммунологии и охраны здоровья рыб и других гидробионтов: сборник тезисов докладов Всероссийской научно-практической конф., Москва, 2003. С. 123–124.

173. Соловьева Г. Ф., Красных А. М. Обнаружение личинки *Anisakis simplex* (Ascaridata; Anisakidae) в желудке человека. *Паразиты животных и растений*. ДВО АН СССР. 1989. С. 131–133.

174. Соловьева Г. Ф., Таран Н. А. Два случая обнаружения личинок *Anisakis simplex* (Ascaridata; Anisakidae) в желудке человека. *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра*. 2000. Т. 127. С. 590–592.

175. Соловьева И. А., Чертов А. Д., Подолько Р. Н. Ареал обитания промежуточных хозяев *Clonorchis sinensis* и *Metagonimus yokogawai* на территории Амурской области. *Вестник Крас ГАУ*. 2015. № 12. С. 162–165.

176. Сонин М. Д., Беэр С. А. Закономерность формирования паразитарного загрязнения среды в урбанизированных экосистемах. *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*. 2000. № 1. С. 7–11.

177. Сопрунов Ф. Ф. Молекулярные основы паразитизма. М.: Наука. 1987. 224 с.

178. Сорока Н. М., Сафарова Ф. Э., Акрамова Ф. Д., Шакарбоев Э. Б., Азимов Д. А., Менглиев Г. А., Халиков С. Р., Маматиминов Ш. К. Цестоды карпообразных рыб (Cypriniformes) водоемов среднего течения реки Сырдарья. Биоресурсы и природопользование. 2014. Т. 6. № 3–4. С. 88–91.

179. Стерлигова О. П. Методы определения возраста рыб и его практическое значение (учебное пособие). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2016. 57 с.

180. Стрелков Ю. А. Концепция охраны здоровья рыб в современной аквакультуре. Сборник тез. докладов научно-практической конференции, Москва, 2000. С. 16.

181. Стрельчик В. А., Иванюшина А. М., Марач Ю. Н., Медведева К. О. Гельминтофауна диких плотоядных животных. *Вестник ОмГАУ*. 2016. № 3 (23). С. 125–127.

182. Судариков В. Е., Ломакин В. В., Атаев А. М., Семенова Н. Н. Метацеркарии трематод – паразиты рыб Каспийского моря и дельты Волги. Москва: Наука. 2006. Т. 2. 183 с.

183. Тихомиров И. А. Жизненный цикл *Philophtalmus rhionica* sp. nov. (Trematoda, Philophtalmidae). Автореф. дис... канд. биолог. наук. Л., 1980. 20 с.

184. Токмалева А. К., Кожевникова Г. М. Клиническая паразитология: протозоозы и гельминтозы. М.: ООО «Медицинское информационное агенство». 2010. 432 с.

185. Трошина А. С., Стойко Т. Г. Экологические предпосылки появления и распространения *Opisthorchis felineus* (Rivolta, 1884) в Пензенской области. *Вестник Пензенского государственного университета*. 2016. № 2 (14). С. 80–85.

186. Трухачев В. И., Толоконников В.П., Лысенко И. О. Научные основы экологической паразитологии. Ставрополь: Изд-во СтГАУ «АГРУС». 2005. С. 413.

187. Трушева С. С. Гідробіологія. Інтерактивний комплекс навчально-методичного забезпечення дисциплін. Рівне: Національний університет водного господарства та природокористування. 2005. 70 с.

188. Фаттахов Р. Г., Степанова Т. Ф., Кряжнева Е. С., Летюшев А. Н. Инвазированность карповых рыб личинками возбудителя описторхоза в бассейне Иртыша на территории Омской области. *Wschodnioeuropejskie Czasopismo Naukowe*. 2016. Т. 7. № 1. С. 156–159.

189. Фаттахов Р. Г., Ушаков А. В. Зараженность карповых рыб личинками описторхид в бассейнах рр. Тобол и Исеть в пределах Курганской области. Паразитология в изменяющемся мире. Материалы V Съезда Паразитологического общества при РАН: Всероссийской конференции с международным участием. Новосибирск, 23–26 сентября 2013. С. 200.

190. Федоров Н. М., Фирсов Н. Ф., Соловьев Н. А. Ветеринарно-санитарная экспертиза речного окуня при эустронгилидозе. *Ветеринарная патология*. 2014. № 3–4. С. 68–73.

191. Федоткина С. Н., Шинкаренко А. Н. Паразитофауна рыб в естественных и искусственных водоемах Волгоградской области. *Изв. Нижневолж. агроуниверситет. комплекса*. 2007. № 4. С. 98–100.

192. Федотов А. А., Гусева Т. В., Жуков И. В. Эпизоотическая ситуация по болезням рыб в Липецкой области. *Ветеринарная патология*. 2008. № 1. С. 194–196.

193. Чемич Н. Д., Ильина Н. И., Захлебаева В. В., Шолохова С. Е., Кочетков А. В. Описторхоз в Украине: Эпидемиологические и клинические особенности. *Журнал Инфектологии*. 2011. Т. 3. № 2. С. 56–62.

194. Чеснова Л. В. Биоразнообразие и процесс становления системно-экологического (биогеоценологического) направления в гельминтологии. Материалы междунаро. науч. конф. «Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных биоценозов». Москва, 2008. С. 412–414.

195. Чесунов А. В., Милютин Д. М. Разнообразие и пути эволюции нематод, паразитирующих в морских донных беспозвоночных. *Ученые*

*записки Казанского государственного университета*. 2007. Т. 149. Кн. 3. С. 83–88.

196. Чернова Т. Н. Сезонные изменения паразитофауны щуки и плотвы озер Палеостомы и Джапана. Труды Всесоюзного научно-исследов. института мор. рыб. хозяйства и океанографии. 1975. Т. CV. С. 108–120.

197. Шакирова Ф. М., Северов Ю. А. Виды паразитов, встречающиеся на промышленных рыбах Куйбышевского водохранилища. *Проблемы ихтиопатологии в начале XXI века, сборник научных трудов*. Санкт-Петербург. 2009. Вып. 338. С. 230–234.

198. Шевчук Т. І. Принципи взаємовідносин в системі паразит-хазяїн. *Вісник проблем біології медицини*. 2013. Вип. 2 (100). С. 39–43.

199. Шишова-Касаточкина О. А., Леутская З. К. Биохимические аспекты взаимоотношений гельминта и хозяина. М.: Наука. 1979. 279 с.

200. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука. 1946. 274 с.

201. Шолохова С. Є., Сніцарь А. О., Міроненко В. Б. Ситуація з опісторхозу в Сумській області та в Україні. Сучасні інфекції. *Паразитологія*. 2004. № 4. С. 9–11.

202. Шульман С. С., Добровольский А. А., Куперман Б. Н. Эволюция жизненных циклов у паразитов позвоночных. Эволюция паразитов. Тольятти. 1991. С. 50–58.

203. Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей паразитологии. М.: Наука 1970. Т. 1. 492 с.

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

205. Щербина А. К. Болезни рыб и меры борьбы с ними. Киев: Украинская академия сельскохозяйственных наук. 1960. 326 с.

206. Щербина А. К. Болезни рыб и основы рыбоводства. Изд. «Колос», Москва. 1964. 295 с.

207. Щербина А. К. Болезни рыб. Урожай. 1973. 404 с.

208. Щербина А. К. Профилактика и санитария в рыбном хозяйстве. М.: Пищепромиздат. 1939. 22 с.
209. Юришинець В. І., Корнюшин В. В., Подобайло А. В. Перша знахідка плероцеркоїдів *Ligula pavlovskii* Dubinina (Cestoda, Diphyllbothriidae) у бичків з прісноводного Каховського водосховища. *Гідробіол. журнал*. 2016. № 6. Т. 52. С. 88–98.
210. Aaltonen T. M., Valtonen E. T., Jokinen E. I. Humoral response of roach (*Rutilus rutilus*) to digenean *Rhipidocotyle fennica* infection. *Parasitology*. 1997. V. 114. P. 285–291.
211. Acosta A. A., Queiroz J., Brandão H., Carvalho E. D. Helminths of *Steindachnerina insculpta* in two distinct stretches of the Taquari River, state of São Paulo, Brazil. *Rev. Bras. Parasitol. Vet., Jaboticabal*. 2013. V. 22. № 4. P. 539–547.
212. Adams M. B., Nowak B. F. Amoebic gill disease: sequential pathology in cultured Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *J. Fish Dis*. 2003. V. 26. P. 601–614.
213. Adams M. B., Nowak B. F. Distribution and structure of lesions in the gills of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., affected with amoebic gill disease. *J. Fish Dis*. 2001. V. 24. P. 535–542.
214. Agius C., Roberts R. J. Melano-macrophage centres and their role in fish pathology. *J. Fish Dis*. 2003. V. 26. P. 499–509.
215. Aiken H. M., Hayward C. J., Crosbie P., Watts M., Nowak B. Serological evidence of an antibody response in farmed southern bluefin tuna naturally infected with the blood fluke *Cardicola fosteri*. *Fish Shellfish Immunol*. 2008. V. 25. P. 66–75.
216. Alarcos A. J., Timi J. T. Parasite communities in three sympatric flounder species (Pleuronectiformes: Paralichthyidae): similar ecological filters driving toward repeatable assemblages. *Parasitol. Res*. 2012. V. 110. P. 2155–2166.
217. Alexander J. B., Ingram G. A. Noncellular nonspecific defence mechanisms of fish. *Ann. Rev. Fish Dis*. 1992. V. 2. P. 249–279.

218. Alishahi M., Buchmann K. Temperature-dependent protection against *Ichthyophthirius multifiliis* following immunisation of rainbow trout using live theronts. *Dis. Aquat. Organ.* 2006. V. 72. P. 269–273.
219. Al-Samman A., Molnár K., Székely C. 2006. Infection of cultured and freshwater fishes with monogeneans in Syria. *Bulletin of the European Association of fish Pathologists.* 2006. V. 26. 170 p.
220. Altizer S., Ostfeld R. S., Johnson P. T. J., Kutz S., Harvell C. D. Climate change and infectious diseases: from evidence to a predictive framework. 2013. *Sc.* 341. P. 514–519.
221. Alvarez-Pellitero P. Diseases caused by flagellates. In: Eiras J., Segner H., Wahli T., Kapoor B. G. (Eds.), *Fish Diseases*, V. 1., Science Publishers, Enfield, NH, USA. 2008. P. 421–515.
222. Alvarez-Pellitero P. Fish immunity and parasite infections: from innate immunity to immunoprophylactic prospects. *Vet. Immunol. Immunopathol.* 2008. V. 15. P. 171–198.
223. Alvarez-Pellitero P., Quiroga M. I., Sitja-Bobadilla A., Rodondo M. J., Palenzuela O., Padros F., Vazquez S., Nieto J. M. *Cryptosporidium scohpthalmi* n. sp. (Apicomplexa: Cryptosporidiidae) from cultured turbot *Scophthalmus maximus*. Light and electron microscope description and histopathological study. *Dis. Aquat. Organ.* 2004. V. 62. P. 133–145.
224. Alvarez-Pellitero P., Sitja-Bobadilla A. *Cryptosporidium molnari* n. sp. (Apicomplexa: Cryptosporidiidae) infecting two marine fish species, *Sparus aurata* L., and *Dicentrarchus labrax* L. *Int. J. Parasitol.* 2002. V. 32. P. 1007–1021.
225. Amin O. M., Oguz M. C., Heckmann R. A., Tepe Y., Kvach Y. *Acanthocephaloides irregularis* n. sp. (Acanthocephala: Arhythmacanthidae) from marine fishes off the Ukrainian Black Sea coast. *Syst. Parasitol.* 2011. V. 80. P. 125–135.

226. Anderson R. C., Chabaud A. G., Willmott S. Keys to the nematode parasites of vertebrates. Archival volume. CAB International, Oxfordshire, UK. 2009. 463 p.
227. Anonymous. Codworms, the hidden extrasin row fish. *New Scientist*. 1987. V. 113. № 1553. P. 28
228. Anosike J. C., Omoregie E., Ofojekwu P. C., Nweke I. E. A survey of helminth parasites of *Clarias gariepinus* in plateau State, Nigeria. *J. Aqua. Sci.* 1992. V. 7. P. 39–43.
229. Araki K., Akatsu K., Suetake H., Kikuchi K., Suzuki Y. Characterization of CD8<sup>+</sup> leukocytes in fugu (*Takifugu rubripes*) with antiserum against fugu CD8. *Dev. Comp. Immunol.* 2008. V. 32. P. 850–858.
230. Arjona F. J., Vargas-Chacoff L., Maria del Rio M. P. Effects of cortisol and thyroid hormone on peripheral outer ring deiodination and osmoregulatory parameters in the Senegalese sole (*Solea senegalensis*). *J. Endocrinol.* 2011. V. 208. P. 323–330.
231. Asato R., Wakuda M., Sueyoshi T. A case of human infection with *Anisakis physeteris* larvae in Okinawa, Japan. *Jpn. J. Parasitol.* 1991. V. 40. P. 181–183.
232. Audicana M. T., Kennedy M. W. *Anisakis simplex*: from Obscure Infectious Worm to Inducer of Immune Hypersensitivity. *Clin Microbiol Rev.* 2008. V. 21 (2). P. 360–379.
233. Aunpromma S., Tangkawattana P., Papirom P., Kanjampa P., Tesana S., Sripa B. High prevalence of *Opisthorchis viverrini* infection in reservoir hosts in four districts of Khon Kaen Province, an opisthorchiasis endemic area of Thailand. *International Journal for Parasitology.* 2012, V. 61. P. 60–64.
234. Auta J., Onye S. J., Adakole J. A. The helminth parasites of the gastrointestinal tract of Synodontis species in Zaria, *Nig. J. Aqua. Sci.* 1999. V. 2. P. 47–53.

235. Baird F. J., Gasser R. B., Jabbar A., Lopata A. L. Foodborne anisakiasis and allergy. *Mol. Cell. Probes*. 2014. V. 28 (4). P. 167–74.

236. Bao M., Mota M., Nachón D. J., Antunes C., Cobo F., Garci M. E., Pierce G. J., Pascual S. Anisakis infection in allis shad, *Alosa alosa* (Linnaeus, 1758), and twaite shad, *Alosa fallax* (Lacépède, 1803), from Western Iberian Peninsula Rivers: zoonotic and ecological implications. *Parasitology Research Founded as Zeitschrift für Parasitenkunde*. 2015. P. 1–14.

237. Bao M., Roura A., Mota M., Nachón D., Antunes J. C., Cobo F., MacKenzie K., Pascual S. Macroparasites of allis shad (*Alosa alosa*) and twaite shad (*Alosa fallax*) of the Western Iberian Peninsula Rivers: ecological, phylogenetic and zoonotic insights. *Parasitology Research Founded as Zeitschrift für Parasitenkunde*. 2015. P. 1–21.

238. Barber I., Hoare D., Krause J. Effects of parasites on fish behaviour: a review and evolutionary perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2000. V. 10. P. 131–165.

239. Barros L. A., Tortelly R., Pinto R. M., Gomes D. C. Effects of experimental infections with larvae of *Eustrongylides ignotus* Jäegerskiöld, 1909 and *Contraecum multipapillatum* (Drasche, 1882) Baylis, 1920 in rabbits. *Arq Bras Med Vet Zootec*. 2004. V. 56. P. 325–332.

240. Barson M. The occurrence of *Contraecum* sp. larvae (Nematoda: Anisakidae) in the catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell) from Lake Chivero, Zimbabwe. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*. 2003. V. 71. P. 35–39.

241. Bayoumy E. M., Osman H. A. M., El-Bana L. F., Hassanain M. A. Monogenean parasites as bioindicators for heavy metals status in some Egyptian Red Sea fishes. *Global Veterinary*. 2008. V. 2. P. 117–122.

242. Beck B. H., Peatman E. Mucosal Health in Aquaculture. 1st ed. Academic Press. 2015. [<https://www.elsevier.com/books/mucosal-health-in-aquaculture/beck/978-0-12-417186-2>]

243. Bermudez R., Vigliano F. A., Marcaccini A., Sitja-Bobadilla A., Quiroga M. I., Nieto J. M. Response of Ig-positive cells to *Enteromyxum*



*scophthalmi* (Myxozoa) experimental infection in turbot, *Scophthalmus maximus* (L.): a histopathological and immunohistochemical study. *Fish Shellfish Immunol.* 2006. V. 21. P. 501–512.

244. Besprozvannykh V. V., Ermolenko A. V., Dvoryadkin V. A. On the discovery of *Metagonimus katuradai* Isumi [sic], 1935 (Trematoda: Heterophyidae) in northern Primor'e. In: Mamaev YuL., editor. Helminths and Diseases Caused by Them. Akademiya Nauk SSSR, Dal'nevostochnyy Nauchnyy Tsentr. Biologo-Pochvennyy Institut; Vladivostok, Russia. 1987. P. 47–52.

245. Bjelic-Cabrilo O., Novakov N., Cirkovic M., Kostic D., Popovic E., Aleksic N., Lujic J. The first determination of *Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909 – larvae (Nematoda: *Dioctophymatidae*) in the pike-perch *Sander lucioperca* in Vojvodina (Serbia). *Helminthologia.* 2013. № 50. P. 291–294.

246. Bjelic-Čabriolo O., Novakov N., Čirkovic M., Kostic D., Popovic E., Aleksic N., Lujic J. The first determination of *Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909 – larvae (Nematoda: *Dioctophymatidae*) in the pike-perch *Sander lucioperca* in Vojvodina (Serbia). Parasitological Institute of SAS, Košice. *Helminthologia.* 2013. V. 50. № 4. P. 291–294.

247. Bock D. Formation, histochemisry and ultrastructure of the metacercaria cyst wall of *Plagiorchis species* (Trematoda, Plagiorchiidae). *Ins. J. Parasitol.* 1988. Vol. 18. P. 379–388.

248. Bock D. Hatching mechanism of the metacercaria of *Plagiorchis species* (Trematoda, Plagiorchiidae). *J. Helminthol.* 1989. V. 63. P. 163–171.

249. Bogitsh B. J. An overview of surface specialization in digenetic trematodes. *Hydrobiologia.* 1986. V. 132. P. 305–310.

250. Bordas M. A., Balebona M. C., Rodriguez-Maroto J. M., Borrego J. J., Moriñigo M. A. Chemotaxis of pathogenic *Vibrio* strains towards mucus Surfaces of gilt-head sea bream (*Sparus aurata* L.). *Appl. Env. Microbiol.* 1998. V. 64. P. 1573–1575.

251. Bortone S. A., Bradley W. K., Oglesby J. L. The host-parasite relationship of two copepod species and two fish species. *J. Fish Biol.* 1978. № 13. P. 337–350.
252. Bott N., Cribb T. Prosorhynchine trematodes (Digenea: Bucephalidae) from epinephelines (Perciformes: Serranidae) on the Great Barrier Reef, Australia. *Systematic Parasitology.* 2009. V. 72. P. 57–69.
253. Bourée P., Paugam A., Petithory J. C. Anisakidosis: report of 25 cases and review of the literature. *Comp. Immunol. Microbiol. Infect. Dis.* 1995. V. 18. P. 75–84.
254. Boutin S., Sauvage C., Bernatchez L., Audet C., Derome N. Inter individual variations of the fish skin microbiota: host genetics basis of mutualism? 2014. PLoS ONE 9: e102649
255. Braga M. P., Araújo S. B. L., Boeger W. A. Patterns of interaction between Neotropical freshwater fishes and their gill Monogenoidea (Platyhelminthes). *Parasitol. Res.* 2014. № 113. P. 481–490. DOI 10.1007/s00436-013-3677-8
256. Branciarri R., Ranucci D., Miraglia D., Valiani A., Veronesi F., Urbani E. Occurrence of parasites of the genus *Eustrongylides* spp. (Nematoda: Dioctophymatidae) in fish caught in Trasimeno lake, Italy. *Italian Jour. of Food Safety.* 2016. V. 5. № 6130. P. 206–209.
257. Brandão H., Yamada F. H., Toledo G. M., Carvalho E. D., José da Silva R. Monogeneans (Dactylogyridae) parasitizing gills of *Salminus hilarii* from a Neotropical reservoir, Brazil. *Rev. Bras. Parasitol. Vet. Jaboticabal.* 2013. V. 22. № 4. P. 579–587.
258. Bray R. A., Cribb T. H. *Stephanostomum* spp. (Digenea: Acanthocolpidae) from scombrids and carangids (Perciformes) from the Great Barrier Reef, with the description of two new species. *Revista Mexicana Biodiversidad.* 2008. V. 79. P. 49–68.
259. Bray R., Cribb T. *Ningalooia psammopercae* n. g., n. sp. (Digenea: Acanthocolpidae) from the Waigieu seaperch *Psammoperca waigiensis* (Cuvier)

(Perciformes: Latidae) on the Ningaloo Reef, Western Australia. *Systematic Parasitology*. 2007. V. 66. P. 131–135.

260. Bray R., Cribb T. Species of *Stephanostomum* Looss, 1899 (Digenea: Acanthocolpidae) from fishes of Australian and South Pacific waters, including five new species. *Systematic Parasitology*. 2003. V. 55. P. 159–197.

261. Bray R., Cribb T. *Stephanostomum talakitok* n. sp (Digenea : Acanthocolpidae) from the golden trevalley, *Gnathanodon speciosus* (Perciformes: Carangidae), from Ningaloo Reef, Western Australia. *Zootaxa*. 2006. V. 1104. P. 59–68.

262. Bricle P., Pompert J., Poulging D. The Occurrence of *Otodistomum plunketi* Fyfe, 1953 (Digenea: Azygiidae), in Rays (Chondrichthyes: Rajidae) Around the Falkland Islands. *Comp. Parasitol.* 2002. V. 69 (1). P. 86–89.

263. Brockelman W. Y., Upatham E. S., Viyanant V., Ardsungnoen S., Chantanawat R. Field studies on the transmission of the human liver fluke, *Opisthorchis viverrini*, in northeast Thailand: population changes of the snail intermediate host. *International Journal of Parasitology*. 1986. V. 16. P. 545–552.

264. Buchmann K. Antiparasitic immune mechanisms in teleost fish: a two-edged sword? *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.* 2000. V. 20. P. 48–59.

265. Buchmann K. Immune mechanisms in fish skin against monogeneans – a model. *Folia Parasitol.* 1999. V. 46. P. 1–9.

266. Buchmann K. Lectins in fish skin: do they play a role in host–monogenean interactions? *J. Helminthol.* 2001. V. 75. P. 227–231.

267. Buchmann K., Lindenstrøm T. Interactions between monogenean parasites and their fish hosts. *Int. J. Parasitol.* 2002. V. 32. P. 309–319.

268. Cabrera R., Del Pilar M., Altamirano T. Anisakidosis a marine parasitic zoonosis: unknown or emerging in Perú? *Rev. Gastroenterol. Peru.* 2004. V. 24. P. 335–342.

269. Camargo A. A., Pedro N. H. O., Pelegrini L. S., Azevedo R. K., José da Silva R., Abdallah D. V. Parasites of *Acestrorhynchus lacustris* (Lütken, 1875) (Characiformes: Acestrorhynchidae) collected from the Peixe River, southeast

Brazil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*. 2015. V. 37. № 2. P. 231–237  
DOI:10.4025/actascibiolsci.v37i2.24303

270. Cambi A., Figdor C. G. Levels of complexity in pathogen recognition by C-type lectins. *Curr. Opin. Immunol.* 2005. V. 17. P. 345–351.

271. Campbell N. Population studies of horse mackerel (*Trachurus trachurus*, L.) and herring (*Clupea harengus*, L.) using parasites as biological tags. 2008. 464 p.

272. Campbell R. A., Haedrich R. L., Munroe T. A. Parasitism and ecological relationships among deep-sea benthic fishes *Marine Biology*. 1980. V. 57. P. 301–313.

273. Carey C. The impacts of climate change on the annual cycles of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 2009. V. 364. № 1534. P. 3321–3330.

274. Caulfield J. P., Yuan H. C., Ciagci C. M. L., Hein A. *Shistosoma mansoni*: development of cercarial glicocalix. *Exp. Parasitol.* 1988. V. 65. P. 10–19.

275. Cavero H. O. A. Aspectos profilacticos preventivos en la parasitosis humana. Abstract Book del III Congreso Internacional de Parasitología Neotropical (III COPANEO) «Parasitología Global: Salud, Biodiversidad y Zoonosis» International Scientific Meeting. 5 al 10 de Noviembre del 2012, Lima, Perú. 2012. P. 162.

276. Chai J. Y., Murrell K. D., Lymbery A. J. Fish-borne parasitic zoonoses: status and issues. *International Journal of Parasitology*. 2005. V. 35. P. 1233–1254.

277. Chai J. Y., Shin E. H., Lee S. H., Rim H. J. Foodborne intestinal flukes in Southeast Asia. *Korean J. Parasitol.* 2009. V. 47. P. 69–102.

278. Chai J. Y., Lee S. H. Intestinal trematodes infecting humans in Korea Southeast Asian. *J. Trop. Med. Public. Health*. 1991. V. 22. P. 163–170.

279. Chai J.-Y., Bahk Y. Y., Sohn W.-M. Trematodes Recovered in the Small Intestine of Stray Cats in the Republic of Korea. *Korean J. Parasitol.* 2013. V. 51. № 1. P. 99–106.
280. Chen D., Chen J., Huang J., Chen X., Feng D., Liang B. Epidemiological investigation of *Clonorchis sinensis* infection in freshwater fishes in the Pearl River Delta. *Parasitology Research.* 2010. V. 107. P. 835–839.
281. Chero J., Cruces C., Iannacone J., Saez G., Alvariño L. Helminth Parasites of *Anisotremus scapularis* (Tschudi, 1846) (Perciformes: Haemulidae) «Peruvian Grunt» Acquired at the Fishing Terminal of Villa Maria Del Triunfo, Lima, Peru. *Neotrop. Helminthol.* 2014. V. 8. № 2. P. 411–428.
282. Chibani M., Kijewska A., Rokicki J. Sex and age of flounder *Platichthys flesus* (L.) and parasitic infection in the gulf of Gdansk. *Oceanological and Hydrobiological Studies.* 2005. V. XXXIV. № 3. P. 25–96.
283. Chistiakov D. A., Hellemans B., Volckaert F. A. M. Review on the immunology of European sea bass *Dicentrarchus labrax*. *Vet. immunol. immunopathol.* 2007. V. 117. P. 1–16.
284. Ciurea I. Les vers parasites de l'homme, des mammifères et des oiseaux provenant des poissons du Danube et de la Mer Noire. *Premier Mémoire. Trématodes, famille Heterophyidae* Odhner, avec un essai de classification des Trématodes de la superfamille *Heterophyoidea* Faust. *Arch. Roum. Pathol. Ex.p Microbiol.* 1933. V. 6. P. 5–134.
285. Ciurea I. Heterophyidés de la faune parasitaire de Roumanie. *Parasitology.* 1924. V. 15. P. 1–21.
286. Ciurea I. Über einige neue Distomen aus dem Darm unserer Haustiere und des Pelikans, für welche die Fische als Infektionsquelle zu betrachten sind. *Z Infektionskr Haustiere.* 1915. V. 16. P. 445–458.
287. Clark T. G., Dickerson H. W. Antibody-mediated effects on parasite behavior: evidence of a novel mechanism of immunity against a parasitic protist. *Parasitol.* 1997. P. 477–480.

288. Clausen J. H., Madsen H., Van P. T., Dalsgaard A., Murrell K. D. Integrated parasite management: path to sustainable control of fishborne trematodes in aquaculture. *Trends. in Parasitology*. 2015. V. 31. P. 8–15.
289. Clavel A., Delgado B., Sánchez Acedo C., Carbonell E., Castillo J., Ramírez J. A live *Anisakis physeteris* larva found in the abdominal cavity of a woman in Zaragoza, Spain. *Jpn. J. Parasitol.* 1993. V. 42. P. 445–448.
290. Cobb C. S., Levy M. G., Noga E. J. Development of immunity by the tomato clownfish *Amphiprion frenatus* to the dinoflagellate parasite *Amyloodinium ocellatum*. *J. Aquat. Anim. Health*. 1998. V. 10. P. 259–263.
291. Codex alimentarius commission. 2004. Proposed draft standard for ready-to-eat smoked fish. <http://www.codexalimentarius.net>
292. Coello W. F., Khan M. Protection against heavy metal toxicity by mucus and scales in fish. *Arch. env. contam. toxicol.* 1996. V. 30. P. 319–326.
293. Cole R. Eustrongyloidosis. In: Field Manual of Wildlife Diseases. General Field Procedures and Diseases of Birds. Milton Friend & J. Christian Franson. 2013. Chap. 29. P. 223–228.
294. Copp G. H., Gozlan R. E. Propagule pressure and the invasion risks of non-native freshwater fishes: a case study in England. *Journal of Fish Biology*. 2007. V. 71. P. 148–159.
295. Corrêa L. L., Karling L. C., Takemoto R. M., Ceccarelli P. S., Ueta M. T. Hematological parameters of *Hoplias malabaricus* (Characiformes: Erythrinidae) parasitized by Monogenea in lagoons in Pirassununga, Brazil. *Rev. Bras. Parasitol. Vet., Jaboticabal*. 2013. V. 22. № 4. P. 457–462.
296. Coscia M. R., Simoniello P., Giacomelli S., Oreste U., Motta C. M., Investigation of immunoglobulins in skin of the Antarctic teleost *Trematomus bernacchii*. *Fish Shellfish Immunol.* 2014. V. 39. P. 206–214.
297. Costa G., Afonso-Dias I., Menezes G., Mackenzie K., Eiras J. C. Marine parasitology. Proceedings of the International Workshop on Marine Parasitology: Applied Aspects of Marine Parasitology. Arquipélago. *Life and Marine Sciences*. 2008. Suppl. 1. P. 21–26.

298. Costa G., Eiras J. C., Chubb J. C., Mackenzie K., Berland B. Parasites of the black-scabbard fish *Aphanopus carbo* Lowe, 1839 from Madeira. *Bulletin European Association of Fish Pathologists*. 1996. V. 16. P. 13–16.

299. Costa G., Veltkamp C. J., Chubb J. C. Larval trypanorhynch (Platyhelminthes: Eucestoda: Trypanorhyncha) from black-scabbard fish, *Aphanopus carbo* and oceanic horse mackerel, *Trachurus picturatus* in Madeira (Portugal). *Parasit*. 2003. V. 10. P. 325–331.

300. Crafford D., Luus-Powell W., Avenant-Oldewage A. Monogenean parasites from fishes of the Vaal Dam, Gauteng Province, South Africa II. New locality records. *Acta Parasitologica*. 2014. V. 59 (3). P. 485–492.

301. Crafford D., Luus-Powell W., Avenant-Oldewage A. Monogenean parasites from fishes of the Vaal Dam, Gauteng Province, South Africa. I. Winter survey versus summer survey comparison from *Labeo capensis* (Smith, 1841) and *Labeo umbratus* (Smith, 1841) hosts. *Acta Parasitologica*. 2014. V. 59. P. 17–24. DOI:10.2478/s11686-014-0205-7

302. Cribb T., Bray R., Barker S., Adlard R., Anderson G. Ecology and diversity of digenean trematodes of reef and inshore fishes of Queensland. *International Journal for Parasitology*. 1994. V. 24. P. 851–860.

303. Cribb T., Pichelina S., Dufourb V., Bray R., Chauvet C., Faliexe E., Galzinb R., Lob C., Lo-Yat A., Morand S., Rigby M., Sasal P. Parasites of recruiting coral reef fish larvae in New Caledonia. *International Journal for Parasitology*. 2000. V. 30. P. 1445–1451.

304. Culurgioni J., Sabatini A., De Murtas R., Mattiucci S., Figus V. Helminth parasites of fish and shellfish from the Santa Gilla Lagoon in southern Sardinia, Italy. *Journal of Helminthology*. 2013. P. 1–10.

305. Davidova M., Blazek R., Trichkova T., Koutrakis E., Gaygusuz O. The role of the European bitterling (*Rhodeus amarus*, Cyprinidae) in parasite accumulation and transmission in riverine ecosystems. *Aquat. Ecol.* DOI: 10.1007/s10452-011-9361[<https://link.springer.com/article/10.1007/s10452-011-9361-0>]

306. Davidova M., Ondrackova M., Barus V., Reichard M., Koubkova B. Nematode infections of the European bitterling (*Rhodeus sericeus* Pallas, 1776: Cypriniformes). *Helminthologia*. 2005.V. 42. P. 45–48.
307. Dávidová M., Ondračková M., Jurajda P., Gelná M. Parasite assemblages of European bitterling (*Rhodeus amarus*), composition and effects of habitat type and host body size. *Parasitol. Res.* 2008. V. 102. P. 1001–1011.
308. Dawkins R. Extended phenotype-but not too extended. A reply to Laland, Turner and Jablonka. *Biology and Philosophy*. 2004. V. 19. № 3. P. 377–396.
309. Dawkins R. The extended phenotype: the long reach of the gene, revised edition. Oxford: Oxford Univ. Press. 1999. 336 p.
310. Day M. F. Changes in the epidermis of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) during metamorphosis of cercaria to metacercaria in the second intermediate (fish) host. *Parasitology*, 1976. V. 73. P. 24.
311. De Britto Y. C. T., Silva-Souza Â. T. Temporal variation of monogenoideans component community in the gills of *Oreochromis niloticus* (Cichlidae) in fish farming in northern Parana state, Brazil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*. 2017. V. 12 (4). P. 333–342.
312. Deardorff T. L., Kayes S. G., Fukumura T. Human anisakiasis transmitted by marine food products. *Hawaii Med. J.* 1991. V. 50. P. 9–16.
313. Deardorff T. L., Overstreet R. M. Seafood-transmitted zoonoses in the United States: the fishes, the dishes, and the worms. In: *Microbiology of Marine Food Products* (ed. by D.R. Ward & C.R. Hackney), New York. 1991. P. 211–265.
314. Deardorff T. L., Throm R. Commercial blast-freezing of third-stage *Anisakis simplex* larvae encapsulated in salmon and rockfish. *J. Parasitol.* 1988. V. 74. № 4. P. 600–603.
315. Demir S., Karakişi H. Metazoan Parasite Fauna of the Prussian carp, *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) (Cyprinidae), from Marmara Lake, Turkey. *Acta zool. bulg.* 2016. V 68 (2). P. 265–268.



316. Dezfuli B. S., Giari L., Shinn A. P. The role of rodlet cells in the inflammatory response in *Phoxinus phoxinus* brains infected with *Diplostomum*. *Fish Shellfish Immunol.* 2007. V. 23. P. 300–304.
317. Dixon B., Stet R. J. M. The relationship between major histocompatibility receptors and innate immunity in teleost fish. *Dev. Comp. Immunol.* 2001. V. 25. P. 683–699.
318. Djikanovic V., Simonovic P., Cakic P., Nikolic V. Parasitofauna of allochthonous fish species in the open waters of the Danube river basin (Serbian part) – impact on the native fish fauna. *Applied Ecology and Environmental Research.* 2018. V. 16 (5). P. 6129–6142.
319. Doanha P. N., Nawab Y. *Clonorchis sinensis* and *Opisthorchis spp.* in Vietnam: current status and prospects. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene.* 2016. V. 110. P. 13–20.
320. Dönges J. Entwicklungs und Lebensdauer von Metacercarien. *Z. Parasitenk.* 1969. Bd. 32. S. 340–366.
321. Dove A. D. M., Ernst I. Concurrent invaders – four exotic species of Monogenea now established on exotic freshwater fishes in Australia. *International Journal for Parasitology.* 1998. V. 28. P. 1755–1764.
322. Ekanem A. P., Eyo V. O., Sampson A. F. Parasites of landed fish from Great Kwa River, Calabar, Cross River State, Nigeria. *International Journal of Fisheries and Aquaculture.* 2011. V. 3 (12). P. 225–230. DOI: 10.5897/IJFA11.072
323. Ekanem A. P., Eyo V. O., Udoh J. P., Okon J. A. Endoparasites of Food-fish landing from the Calabar River, Cross River State, Nigeria. *Journal of Scientific Research & Reports.* 2014. V. 3 (6). P. 810–817.
324. Emere M. C. Parasitic infection of the Nile perch *Lates niloticus* in river Kaduna. *J. Aqua Sci.* 2000. V. 15. P. 51–54.
325. Esteban M. A. An overview of the immunological defenses in fish skin. *ISRN Immunol.* 2012. P. 1–29.

326. Ewart K. V., Johnson S. C., Ross N. W. Identification of a pathogen-binding lectin in salmon serum. *Comp. Biochem. Physiol.* 1999. № 123. P. 9–15.
327. Eyo J. E., Iyaji F. O., Obiekezie A. I. Parasitic infestation of *Synodontis batensoda* (Rüppell, 1832, Siluriformes, Mookokidae) at Rivers Niger-Benue Confluence, Nigeria. *African Journal of Biotechnology*. 2013. V. 12 (20). P. 3029 – 3039.
328. Fellis K. J, Esch G. W. Autogenic-allogenic status affects interpond community similarity and species area relationship of macroparasites in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*, from a series of freshwater ponds in the Piedmont area of North Carolina. *J. Parasitol.* 2005. V. 91. P. 764–767.
329. Field L. S., Irwin S. B. W. Digenean larvae in *Hidrobia ulvae* from Belfast Lough (Northern Ireland) and the Ythan Estuary (North-east Scotland). *Journal of the marine Biological Association of the United Kingdom*. 1999. V. 79 (3). P. 431–435.
330. Final report on the «Ecological studies of parasites of commercially important fish species along the Kenyan coast». Department of zoology Kenyatta University. 2002. 14 p.
331. Fletcher A. S., Whittington I. D. A parasite-host checklist for Monogenea from freshwater fishes in Australia, with comments on biodiversity. *Systematic Parasitology*. 1998. V. 41. 159–168.
332. Gagut A. N., Gasso V. Ya., Yarmolenko S. V., Kuzmin Yu. I. Contamination of dice snake (*Natrix tasselata*) by a nematode *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatidae) in conditions of the central steppe Dniester region Biodiversity and the role of animals in ecosystems. Dnepropetrovsk: Lira. 2013. P. 213–214.
333. Gardner S. L., Thew P. T. Redescription of *Cryptocotyle thapari* McIntosh, 1953 (Trematoda: Heterophyidae), in the river Otter *Lutra longicaudis* from Bolivia. *Comparative Parasitology*. 2006. V. 73. P. 20–23.

334. Garrido-Oliviera L., Arita H. T., Ponce-de-leon G. The influence of host ecology and biogeography on the helminth species richness of freshwater fishes in Mexico. *Parasitology*. 2012. V. 139. P. 1652–1665.
335. Gibson D. I., Jones A., Bray A. Keys to the Trematoda. V. 1. Wallingford: CABI Publ. 2002. 521 p.
336. Gibson D.I., Jones A., Bray A. Keys to the Trematoda. V. 2. Wallingford: CABI Publ. 2005. 768 p.
337. Gibson D.I., Jones A., Bray A. Keys to the Trematoda. V. 3. Wallingford: CABI Publ., 2008. 824 p.
338. Godoi M. M. M. I., Engracia V., Lizama M. d. L. A. P., Takemoto R. M. Parasite-host relationship between the tambaqui (*Colossoma macropomum* Cuvier 1818) and ectoparasites, collected from fish farms in the city of Rolim de Moura, State of Rondônia, Western Amazon, Brazil. *Acta Amaz.* 2012. V. 42. № 4. P. 238–244.
339. Goga I. C., Codreanu-Balcescu D. Preliminary records on the presence of the nematode *Eustrongylides excisus* at the fish species *Silurus glanis* and *Perca fluviatilis* from Victoria like (Bratovoieuti – Dolj). Oltenia. *Studii úi comunicãri. Útiin Ėele Naturii*. 2013. T. 29. № 2. P. 184–190.
340. Gómez A., Nichols E. Neglected wild life: Parasitic biodiversity as a conservation target. *Int. J. Parasitol.: Parasites Wildl.* 2013. V. 2. P. 222–227.
341. Gomez D., Sunyer J. O., Salinas I. The mucosal immune system of fish: the evolution of tolerating commensals while fighting pathogens. *Fish Shellfish Immunol.* 2013. V. 35. P. 1729–1739.
342. Gómez-Puerta L. A. Primeros registros de *Hysterothylacium pelagicum* (Anisakidae) y *Toxocara alienata* (Toxocaridae) en el Perú. *Revista peruana de Biología*. 2014. V. 21. P. 171–174.
343. Goncharov S. L., Soroka N. M., Pashkevich I. Y, Dubovyi A. O., Bondar A. O. Infection of Predatory Fish with Larvae of *Eustrongylides excisus* (Nematoda, Dioctophymatidae) in the Delta of the Dnipro River and the Dnipro-

Buh Estuary in Southern Ukraine. *Vestnik Zoologii*. 2018. № 52 (2). P. 137–144. DOI 10.2478/vzoo-2018-0015

344. Goncharov S. L., Soroka N. M., Pryima O. B, Dubovyi A. I. Distribution of Trematodes *Cryptocotyle* (Trematoda, Heterophyidae), in Fish of the Family Gobiidae in the Estuary Waters and the Black Sea in Southern Ukraine. *Vestnik zoologii*. 2017. № 51(5). P. 393–400. DOI: 10.1515/vzoo-2017-0046

345. Gopko M. V., Mikheev V. N., Taskinen J. Changes in host behaviour caused by immature larvae of the eye fluke: evidence supporting the predation suppression hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2015. V. 69. № 10. P. 1723–1730.

346. Gopko M. V., Mikheev V. N., Taskinen J. Density-dependent growth supports costs sharing hypothesis and population density sensing in a manipulative parasite. *Parasitology*. 2017. V. 144. № 11. P. 1511–1518.

347. Gopko M. V., Mikheev V. N., Taskinen J. The deterioration of basic components of the antipredator behaviour in fish harbouring eye fluke larvae. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2017. V. 71. P. 68.

348. Gopko M. V., Mironova E. I., Pasternak A. F., Mikheev V. N., Taskinen J. Freshwater mussels (*Anodonta anatina*) reduce transmission of a common fish trematode (eye fluke, *Diplostomum pseudospathaceum*). *Parasitology*. 2017. V. 144. № 14. P. 1971–1979.

349. Groenewold S., Berghahn R., Zander C. D. Parasite communities of four fish species in the Wadden Sea and the role of fish discarded by the shrimp fisheries in parasite transmission. *Helgolander Meeresunters*. 1996. V. 50. P. 69–85.

350. Guardiola F. A., Cuesta A., Arizcun M., Meseguer J., Esteban M. A., Comparative skin mucus and serum humoral defence mechanisms in the teleost gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Fish Shellfish Immunol*. 2014. V. 36. P. 545–551.

351. Guerin P. F., Marapendi S., Grail S. L. Intestinal perforation caused by larval Eustrongylides. *Morb. Mort. Week. Rep.* 1982. V. 31. P. 383–389.

352. Gunimaladevi I., Savan R., Sakai M. Identification, cloning and characterization of interleukin-17 and its family from zebrafish. *Fish Shellfish Immunol.* 2006. V. 21. P. 393–403.
353. Harris P. D., Soleng A., Bakke T. A. Killing of *Gyrodactylus salaris* (Platyhelminthes, Monogenea) mediated by host complement. *Parasitology.* 1998. № 117. P. 137–143.
354. Hatcher M. J., Dick J. T., Dunn A. M. Diverse effects of parasites in ecosystems: linking interdependent processes. *Front. Ecol. Environ.* 2012. V. 10. P. 186–194.
355. Hawkins C. J., Caffrey J. M., Stuart P., Lawton C. Biliary parasite *Pseudamphistomum truncatum* (Opistorchiidae) in American mink (*Mustela vison*) and Eurasian otter (*Lutra lutra*) in Ireland. *Parasitol. Res.* 2010. V. 107 (4). P. 993–997.
356. Hecht T., Endemann F. The impact of parasites, infections and diseases on the development of aquaculture in sub-Saharan Africa. *Journal of Applied Ichthyology.* 1998. V. 14. P. 213–221.
357. Heil M. Host manipulation by parasites: cases, patterns, and remaining doubts. *Frontiers in Ecology and Evolution.* 2016. V. 4. P. 80.
358. Helmby H. Helminths and our immune system: friends or foe? *Parasitology International.* 2009. V. 58 (2). P. 121–127.
359. Hildebrand J., Popiołek M., Zalesny G., Piróg A. A record of *Pseudamphistomum truncatum* (Rudolphi, 1819) (Digenea, Opisthorchiidae) in the Eurasian otter (*Lutra lutra* L.) from Poland. *Wiadomoœci Parazytologiczne.* 2011. № 57 (3). P. 151–154.
360. Hitanant S., Trong D.T., Damrongsak C., Chinapak O., Boonyapisit S., Plengvanit U., Viranuvatti V. Peritoneoscopic findings in 203 patients with *Opisthorchis viverrini* infection. *Gastrointest. Endosc.* 1987. V. 33. P. 18–20.
361. Holland M. C. H., Lambris J. D. The complement system in teleosts. *Fish Shellfish Immunol.* 2002. V. 12. P. 399–420.

362. Holzer A. S., Schachner O. Myxosporidia and macrophage centres in chub (*Leuciscus cephalus*) – quantitative interactions focus on *Myxobolus cyprini*. *Parasitology*. 2001. № 122. P. 55–62.

363. Honcharov S. L. Pathological anatomic changes among laboratory rats in case of experimental infection with the larvae of the nematode *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatidae). *Біологія тварин*. Т. 22. № 1. 2020. С. 30–37. DOI: 10.15407/animbiol22.01.003

364. Honcharov S. L. Changes in biochemical homeostasis in the blood of fish of Gobiidae family infected with Heterophyidae trematodes. The 4th International scientific and practical conference «Dynamics of the development of world science» (December 18–20, 2019). Perfect Publishing, Vancouver, Canada. 2019. P. 41–50.

365. Honcharov S. L., Soroka N. M., Halat M. V., Zhurenko O. V. Dubovyi A. I., Dzhmil V. I. *Eustrongylides* (Nematoda: Dioctophymatidae): Epizootology and special characteristics of the development biology. *Helminthologia*. 2022. Vol. 59 (2). P. 127–142.

366. Honcharov S. L., Soroka N. M., Halat M. V., Dubovyi A. I., Zhurenko V. V., Halushko I. A. Distribution of the nematode of the genus *Eustrongylides* (Nematoda: Dioctophymatidae) in the world. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2022. № 13(1), P. 73–79.

367. Honcharov S. L., Kupriianova O. M., Soroka N. M., Halat M. V., Dubovyi A. I., Zhurenko O.V. The experimental invasion of rats with *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatidae) larvae during the acute course of infection. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2022. № 13(2), P. 99–104.

368. Honcharov S. L., Soroka N. M., Halat M. V., Dubovyi A. I. Cryptocotyle Lühe, 1899 (Trematoda: Heterophyidae): special characteristics of the developmental biology and epizootology. *Agricultural Science and Practice*. 2022. Vol. 9. № 1, P. 49–73.

369. Horký P., Slavík O., Douda K. Altered thermoregulation as a driver of host behaviour in glochidia-parasitised fish. *Journal of Experimental Biology*. 2019. № 222. P. 1–9.
370. Hudson P. J., Dobson A. P., Lafferty K. D. Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends. Ecol. Evol.* 2006. V. 21. P. 381–385.
371. Hughes D. P. On the origins of parasite-extended phenotypes. *Integrative and Comparative Biology*. 2014. V. 54. № 2. P. 210–217.
372. Hughes W. O. H., Boomsma J. J. Let your enemy do the work: within-host interactions between two fungal parasites of leaf-cutting ants. *Proc. Biol.* 2004. Sc. 271. P. 104–106.
373. Hung N. M., Madsen H., Fried B. Global status of fish-borne zoonotic trematodiasis in humans. *Acta Parasitologica*. 2013. V. 58. P. 231–258.
374. Iannacone J., Cárdenas-Callirgos J., Alvarino L. Ecología comunitaria de los parásitos de la chilindrina *Stromateus stellatus* (Cuvier, 1829) (Perciformes: Stromateidae) de la zona costera de Chorrillos, Lima, Perú. *Neotropical Helminthology*. 2010. V. 4. P. 159–167.
375. Im K., Shin H., Kim B, Moon S. Gastric anisakiasis cases in Cheju-do, Korea. *Korean J. Parasitol.* 1995. V. 33. P. 179–186.
376. Infection with liver flukes (*Opisthorchis viverrini*, *Opisthorchis felinus* and *Clonorchis sinensis*) IARC Monogr Eval Carcinog Risks Hum. 1994. V. 61. P. 121–175.
377. Isaychikov I. M. On the development of digenea *Cryptocotyle concavum* Crepl. *Work of the Siberian Veterinary Institute*. 1925. V. 6. P. 101–119.
378. Ishikura H., Kikuchi K., Nagasawa K., Ooiwa T., Takamiya H., Sato N., Sugane K. Anisakidae and anisakidosis. Progress in clinical parasitology, Springer-Verlag, New York. 1993. Vol. III. P. 43–102.
379. Ishikura H., Namiki M. Gastric anisakiasis in Japan. New-York: Springer-Verlag, 1986. 144 p.

380. Iwanowicz L. R., Blazer V. S., Hitt N. P. Histologic, immunologic and endocrine biomarkers indicate contaminant effect in fishes of the Asthabula river. *Ecotoxicology*. 2012. V. 12. P. 165–182.

381. Iyaji F. O., Eyo J. E. Parasites and their Freshwater Fish Host. *Bio-Research*. 2008. V. 6 (1). P. 328–338.

382. Jeong Y.-I., Shin H.-E., Lee S.-E. Prevalence of *Clonorchis sinensis* infection among residents along 5 major rivers in the Republic of Korea. *Korean J. Parasitol.* 2016. V. 54. P. 215–221. DOI: 10.1016/j.bbrc.2014.01.189

383. Jianying Z., Tingbao Y., Lin, L., Xuejuan D. A list of monogeneans from Chinese marine fishes. *Systematic Parasitology*. 2003. V. 54. P. 111–130. DOI:org/10.1023/A:1022581523683

384. Jinawath N., Chamgramol Y., Furukawa Y., Obama K., Tsunoda T., Sripa B., Pairojkul C., Nakamura Y. Comparison of gene expression profiles between *Opisthorchis viverrini* and non-*Opisthorchis viverrini* associated human intrahepatic cholangiocarcinoma. *Hepatology*. 2006. № 44. P. 1025–1038.

385. Joerink M., Forlenza M., Ribeiro C. M. S., Vries B. J., Savelkoul H. F. J., Wiegertjes G. F. Differential macrophage polarisation during parasitic infections in common carp (*Cyprinus carpio* L). *Fish Shellfish Immunol.* 2006. V. 21. P. 561–571.

386. Jones S. R. M. The occurrence and mechanisms of innate immunity against parasites in fish. *Dev. Comp. Immunol.* 2001. V. 25. P. 841–852.

387. Jones S. R. The occurrence and mechanisms of innate immunity against parasites in fish. *Dev. Comp. Immunol.* 2001. V. 25. P. 841–852.

388. Joseph A., Jackson I. M., Friberg L. S., Janette B. E. Review series on helminths, immune modulation and the hygiene hypothesis: Immunity against helminths and immunological phenomena in modern human populations: coevolutionary legacies? *Immunologi.* 2009. V. 126 (1). P. 18–27.

389. Kaewpitoon N., Kaewpitoon S. J., Pengsaa P., Sripa B. *Opisthorchis viverrini*: The carcinogenic human liver fluke. *World. J. Gastroenterol.* 2008. V. 14 (5). P. 666–674. DOI:10.3748/wjg.14.666



390. Kagei A., Isogaki I. A case of acute abdominal syndrome caused by the presence of a large number of *Anisakis simplex* larvae. *Int J. Parasitol.* 1992. V. 22. P. 251–253.
391. Kania P. W., Larsen T. B., Ingerslev H. C., Buchmann K. Baltic salmon activates immune relevant genes in fin tissue when responding to *Gyrodactylus salaris* infection. *Dis. Aquat. Organ.* 2007. V. 76. P. 81–85.
392. Katzenback B. A., Plouffe D. A., Haddad G., Belosevic M. Administration of recombinant parasite b-tubulin to goldfish (*Carassius auratus* L.) confers partial protection against challenge infection with *Trypanosoma danilewskyi* Laveran and Mesnil 1904. *Vet. Parasitol.* 2008. V. 151. P. 36–45.
393. Kennedy C. R. Colonisation and establishment of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) in an isolated English river. *J. Helminth.* 1996. V. 70. P. 27–31.
394. Kim T. I., Na B. K., Hong S. J. Functional genes and proteins of *Clonorchis sinensis*. *Korean J. Parasitol.* 2009. V. 47 P. 59–68. DOI: 10.3347/kjp.2009.47.S.S59
395. Kim T.-S. Pak J. H., Kim J.-B., Bahk Y. Y. *Clonorchis sinensis*, an oriental liver fluke, as a human biological agent of cholangiocarcinoma: a brief review. *Journal List BMB Rep.* 2016. V. 49 (11). P. 23–31.
396. Kir I., Özan S. T. Helminth Infections in Common Carp, *Cyprinus carpio* L., 1758 (Cyprinidae) from Kovada Lake (Turkey). *Türkiye Parazitoloji Dergisi.* 2007. V. 31. P. 232–236.
397. Kirin D., Hanzelova V., Shekerova S., Hrisov S., Turcekova L., Spakulova M. Helminth communities of fishes from the river Danube and lake Sreberna, Bulgaria. *Scientific Papers. Series D. Animal Science.* 2013. V. LVI. P. 333–340.
398. Kiyani V. S., Bulashev A. K., Katokhin A.V. *Opisthorchis felinus* and *Metorchis bilis* Metacercariae in Cyprinid Fish *Leuciscus idus* in Nura-Sarysu River, Kazakhstan. *Korean. J. Parasitol.* 2018. V. 56 (3). P. 267–274. DOI:10.3347/kjp.2018.56.3.267

399. Klein S. L., Zink M. C., Glass G. E. Seoul virus infection increases aggressive behaviour in male Norway rats. *Anim. Behav.* 2004. V. 67. P. 421–429.
400. Klemmea I., Kortetb R., Karvonena A. Parasite infection in a central sensory organ of fish does not affect host personality. *Behavioral Ecology.* 2016. V. 27 (5). P. 1533–1538.
401. Kliks M. M. Anisakiasis in the western United States: four new case reports from California. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 1983. V. 32. P. 526–532.
402. Kohn A., Fernandes B. M. M., Cohen S. C. South American trematodes parasites of fishes. Ministerio da Saúde. FIOCRUZ. Fundacao Oswaldo Cruz. CNPq. Imprinta Express Ltda. 2007. 318 p.
403. Køie M., Lester R. J. G. Larval didymozoids (Trematoda) in fishes from Moreton Bay, Australia. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington.* 1985. V. 52. P. 196–203.
404. Køei M. Ultrastructural study of the host – parasite relationships, including encapsulation, of *Buccinum undatum* (Gastropoda, Prosobranchia) infected with daughter sporocystis of *Zoogonoides viviparous* (Tremoda, Zoogonidae). *Dis. Aquat. Org.* 1987. V. 2. P. 117–125.
405. Korean National Research Institute of Health, Centers for Disease Control & Prevention. Prevalence of intestinal parasitic infections in Korea – The 8<sup>th</sup> report. 2013.
406. Korniychuk Y. M., Pronkina N. V., Belofastova I. P. Nematode Fauna of the round goby *Apollonia (Neogobius) melanostomus* in the Black Sea and Sea of Azov. *Ecology of the sea.* 2008. P. 17–22.
407. Krasnovyd V., Kvach Yu. The parasite fauna of the gobiid fish (Actinopterygii, Gobiidae) in the Sukhyi lyman, Black Sea. *Vestnik Zoologii.* 2012. V. 46 (6). P. 59–65.
408. Krasnovyd V., Kvach Yu., Drobinia O. The parasite fauna gobiid fish (Actinopterygii gobiidae) in the Suchyi lyman, Black sea. *Vestnik zoologii.* 2012. V. 46 (6). P. 1–8.

409. Kuchta R., Burianova A., Jirku M., Chambrier A., Oros M., Brabec J. Bothriocephalidean tapeworms (Cestoda) of freshwater fish in Africa, including erection of *Kirstenella* n. gen. and description of *Tetracampos martiniae* n. sp. *Zootaxa*. 2012. № 3309. P. 1–35.

410. Kuchta R., Scholz T., Bray R. A. Revision of the order Bothriocephalidea Kuchta, Scholz, Brabec & Bray, 2008 (Eucestoda) with amended generic diagnoses and keys to families and genera. *Syst. Parasitol.* 2008. V. 71. P. 81–136. DOI 10.1007/s11230-008-9153-7

411. Kumari U., Yashpal M., Mittal S., Mittal A. K. Histochemical analysis of glycoproteins in the secretory cells in the gill epithelium of a catfish, *Rita rita* (Siluriformes, Bagridae). *Tissue Cell*. 2009. V. 41. P. 271–280.

412. Kuris A. M., Hechinger R. F., Shaw J. C., Whitney K., Aguirre-Macedo L., Boch C., Dobson A., Dunham E. J., Fredensborg B. L., Huspeni T. C., Lorda J., Mababa L., Mancini F., Mora A., Pickering M., Talhouk N., Torchin M. E., Lafferty K. D. Ecosystem energetic implications of parasite and freeliving biomass in three estuaries. *Nature*. 2008. V. 454. P. 515–518.

413. Kurochkin Y. V., Biserova L. I. On the etiology and diagnosis of «black-and-spotted diseases» of fish. *Parazitologiya*. 1996. V. 30 (2). P. 117–125.

414. Kvach Y., Kornyychuk Y., Mierzejewska K., Rubtsova N., Yurakhno V., Grabowska J., Ovcharenko M. Parasitization of invasive gobiids in the eastern part of the Central trans-European corridor of invasion of Ponto-Caspian hydrobionts. *Parasitol Res.* 2014. V. 113 (5). P. 1605–1624.

415. Kvach Yu. Parasitization of invasive gobiids in the eastern part of the Central trans-European corridor of invasion of Ponto-Caspian hydrobionts. *Parasitol. Res.* 2014. V. 113. P. 1605–1624.

416. Kvach Yu. The metazoan parasites of gobiids in the Dniester estuary (Black sea) depending on water salinity. *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2004. V. 33 (3). P. 47–56.

417. Kvach Yu., Stepien A. C. Metazoan Parasites of Introduced Round and Tubenose Gobies in the Great Lakes: Support for the «Enemy Release Hypothesis». *J. Great Lakes Res.* 2008. V. 34. P. 23–35.

418. Kwon S. R., Kim C. S., Chung J. K., Lee H. H., Kim K. H. Inhibition of chemiluminescent response of olive flounder *Paralichthys olivaceus* phagocytes by the scuticociliate parasite *Uronema marinum*. *Dis. Aquat. Organ.* 2002. V. 52. P. 119–122.

419. Lafferty K. D., Allesina S., Arim M., Briggs C. J., De Le G., Dobson A. P., Dunne J. A., Johnson P. T. J., Kuris A. M., Marcogliese D. J., Martinez N. D., Memmott J., Marquet P. A., McLaughlin J. P., Mordecai E. A., Pascual M., Poulin R., Thielges D. W. Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecol. Lett.* 2008. V. 11. P. 533–546.

420. Lafferty K. D., Shaw J. C., Kuris A. M. Reef fishes have higher parasite richness at unfished Palmyra Atoll compared to fished Kiritimati Island. *EcoHealth.* 2008. V. 5. P. 338–345.

421. Lagrue C., Kaldonski, N., Perrot-Minnot, M.J., Motreuil, S., Bollache, L. Modification of hosts' behaviour by a parasite: field evidence for adaptative manipulation. *Ecology.* 2007. V. 88. P. 2839–2847.

422. Lan-Anh N. T., Phuong N. T., Murrell K. D., Johansen M. V., Dalsgaard A., Thu L. T. Animal reservoir hosts and fish-borne zoonotic trematode infections on fish farms, Vietnam. *Emerging Infectious Diseases.* 2009. № 15. P. 540–546.

423. Larsen A., Tao Z., Bullard S.A., Arias C. R. Diversity of the skin microbiota of fishes: evidence for host species specificity. *FEMS Microbiol. Ecol.* 2013. V. 85. P. 483–494.

424. Lee K. H., Park N. K., Jeong H. J. Immunization of proteins from *Toxascaris leonine* adult worm inhibits allergic specific Th response. *Veterinary Parasitology.* 2008. V. 156. № 3–4. P. 216–225.

425. Lenoir A., D'Ettorre P., Errard C., Hefetz A. Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annu. Rev. Entomol.* 2001. V. 46. P. 573–599.

426. Leonardos I., Trilles J.-P. Host-parasite relationships: occurrence and effect of the parasitic isopod *Mothocya epimerica* on sand smelt *Atherina boyeri* in the Mesolongi and Etolikon Lagoons (W. Greece). *Dis. Aquat. Org.* 2003. V. 54. P. 243–251.

427. Leung T. L. F., Bates A. E. More rapid and severe disease outbreaks for aquaculture at the tropics: implications for food security. *J. Appl. Ecol.* 2013. V. 50. P. 215–222.

428. Levsen A., Berland B. Anisakis Species. *Fish Parasites Pathobiology and Protection.* 2012. P. 289–309.

429. Li K., Clausen J. H., Murrell K. D., Liu L., Dalsgaard A. Risks for fishborne zoonotic trematodes in Tilapia production systems in Guangdong Province, China. *Veterinary Parasitology.* 2013. № 198. P. 223–229.

430. Li T., He S., Zhao G. Major trends in human parasitic diseases in China. *Trends Parasitol.* 2010. V. 26. P. 264–270. DOI: 10.1016/j.pt.2010.02.007

431. Lichtenfels J. R., Stroup C. F. Eustrongylides sp. (Nematoda: Dioctophymatoidea): First Report of an Invertebrate Host (Oligochaeta: Tubificidae) in North America. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 1985. V. 52 (2). P. 320–323.

432. Lichtenfels J. R., Stroup C. F. Eustrongylides sp. (Nematoda: Dioctophymatoidea): First Report of an Invertebrate Host (Oligochaeta: Tubificidae) in North America. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 1985. V. 52 (2). P. 320–323.

433. Lischke A., Klein C., Stierhof Y. D., Hempel M., Mehlert A., Almeida I. C., Ferguson M. A. J., Overath P. Isolation and characterization of glycosylphosphatidylinositol-anchored, mucin-like surface glycoproteins from bloodstream forms of the freshwater-fish parasite *Trypanosoma carassii*. *Biochem. J.* 2000. № 345. P. 693–700.

434. Ljubojevica D., Novakov N., Djordjevic V., Radosavljevic V., Pelica M. Potential parasitic hazards for humans in fish meat. *Procedia Food Science.* 2015. V. 5. P. 172–175.

435. Lowrey L., Woodhams D. C., Tacchi L., Salinas I. Topographical Mapping of the Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) Microbiome Reveals a Diverse Bacterial Community with Antifungal Properties in the Skin. *Appl. Env. Microbiol.* 2015. V. 81. P. 6915–6925.
436. Lucas S. B., Cruse J. P., Lewis A. A. M. Anisakiasis in the United Kingdom. *Lancet.* 1985. P. 843–844.
437. Lun Z. R., Gasser R. B., Lai D. H., Li A. X., Zhu X. Q., Yu X. B. Clonorchiasis: a key foodborne zoonosis in China. *The Lancet. Infectious Diseases.* 2005. V. 5. P. 31–41.
438. Luque J. L., Amato J. F. R., Takemoto R. M. A new species of Mexicana (Monogenea: Dactylogyridae) parasitic on *Haemulon steindachneri* (Jordan & Gilbert) (Osteichthyes: Haemulidae) from Brazilian coast. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinaria.* 1992. V. 1. P. 85–88.
439. Luque J. L., Mouillot D., Poulin R. Parasite biodiversity and its determinants in coastal marine teleost fishes of Brazil. *Parasitology.* 2004. № 128. P. 671–682.
440. Mackenzie K. Parasites as pollution indicators in marine ecosystems: a proposed early warning system. *Mar. Pollut. Bull.* 1999. V. 38. № 11. P. 955–959. DOI:org/10.1016/S0025-326X(99)00100-9
441. Mackenzie K., Williams H. H., Williams B., McVicar A. H., Siddall R. Parasites as indicators of water quality and the potential use of helminth transmission in marine pollution studies. *Adv. Parasitol.* 1995. № 35. P. 85–144. DOI:org/10.1016/S0065-308X(08)60070-6
442. MacLeod C. D., Poulin R. Host-parasite interactions: a litmus test for ocean acidification? *Trends Parasitol.* 2012. V. 28. P. 365–369.
443. Macnab V., Barber I. Some (worms) like it hot: fish parasites grow faster in warmer water, and alter host thermal preferences. *Global Change Biology.* 2011. V. 18. № 5. P. 540–548.

444. Madanire-Moyo G., Barson M. Diversity of metazoan parasites of the African catfish *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) as indicators of pollution in a subtropical African river system. *J. Helminthol.* 2010. V. 84. P. 216–227.
445. Maha F. M. S., Ibrahim M. M. Monogenean community structure of *Oreochromis niloticus* in relation to heavy metal pollution and host reproductive cycle. *J. Egypt. Soc. Parasitol.* 2012. V. 42 (1). P. 11–24.
446. Malek M. Parasites as discrimination Keys in two sympatric species of gobies. *European Assotiatin of fish Pathologist.* 2004. P.173–179.
447. Malek M. Parasites as discrimination Keys in two sympatric species of gobies. *European Association of fish Pathologist.* 2004. V. 24 (4). P. 173–179.
448. Marchalonis J. J., Adelman M. K., Schulter S. F., Ramsland P. A. The antibody repertoire in evolution: chance, selection, and continuity. *Dev. Comp. Immunol.* 2006. V. 30. P. 223–247.
449. Marcogliese D. J. Parasites of the superorganism: are they indicators of ecosystem health? *Int. J. Parasitol.* 2005. V. 35. P. 705–716.
450. Marcogliese D. J., Cone D. K. Structure of myxozoan communities parasitizing *Notropis hudsonius* (Cyprinidae) at selected localities on the St. Lawrence River, Quebec: possible effects of urban effluents. *Journal of Parasitology.* 2001. V. 87. P. 951–956.
451. Marcogliese D. J. Parasites: Small Players with Crucial Roles in the Ecological Theater. *EcoHealth.* 2004. V. 1. P. 151–164.
452. Marshall J. Invasive species turns parasites into hosts. *Nature News. Springer Nature.* 2012. V. 15. P. 201–212.
453. Martin L. B., Hopkins W. A., Mydlarz L. D., Rohr J. R. The effects of anthropogenic global changes on immune functions and disease resistance. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 2010. № 1195. P. 129–148.
454. Martynenko I. M. About morphological differentiation of species of the genus *Cryptocotyle*. *Modern problems in theory and Marine Parasitology.* Sevastopol. 2016. P. 242

455. Martynenko I. M. On the finding of *Cryptocotyle jejuna* (Nicoll, 1907) Ransom, 1920 in the Kerch Strait. Reports of the conference of young researchers zoologists. Institute of Zoology NAS of Ukraine, Kiev. 2012. P. 21.

456. Marzoug D., Boutiba Z., Gibson D. I., Perez-del-Olmo A., Kostadinova A. Descriptions of digeneans from *Sardina pilchardus* (Walbaum) (Clupeidae) off the Algerian coast of the western Mediterranean, with a complete list of its helminth parasites. *Syst. Parasitol.* 2012. V. 81. P. 169–186.

457. Mas-Coma S., Bargues M. D. Human liver flukes: A review. *Research and reviews in parasitology.* 1997. V. 57. P. 145–218.

458. Matsuyama T., Fujiwara A., Nakayasu C., Kamaishi T., Oseko N., Tsutsumi N., Hirono I., Aoki T. Microarray analyses of gene expression in Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* leucocytes during monogenean parasite *Neoheterobothrium hirame* infection. *Dis. Aquat. Organ.* 2007. V. 75. P. 79–83.

459. McConnaughey M. Life Cycle of Parasites. Reference Module in Biomedical Sciences. 2017. P. 1–15. DOI: [org/10.1016/B978-0-12-801238-3.05115-1](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801238-3.05115-1)

460. McLaren D. J., Hocksley D. J. Blood flukes have a double outer membrane. *Nature.* 1977. V. 269. P. 147–149.

461. McNamara M. K. A., Adlard R. D., Bray R. A., Sasal P., Cribb T. H. Monorchiids (Platyhelminthes: Digenea) of chaetodontid fishes (Perciformes): Biogeographical patterns in the tropical Indo-West Pacific. *Parasitol.* 2012. Int. 61. P. 288–306.

462. Medoc V., Rigaud T., Bollache L., Beisel J. N. A manipulative parasite increasing anantipredator response decreases its vulnerability to a nonhost predator. *Animal Behaviour.* 2009. V. 77. № 5. P. 1235–1241.

463. Meeker N. D., Trede N. S. Immunology and zebrafish: spawning new models of human disease. *Dev. Comp. Immunol.* 2008. V. 32. P. 745–747.

464. Mehta M., Woo P. T. K. Acquired cell-mediated protection in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, against the haemoflagellate *Cryptobia salmositica*. *Parasit. Res.* 2002. V. 88. P. 956–962.



465. Melo F. T., Melo C. S., Nascimento L. C. Morphological characterization of *Eustrongylides* sp. Larvae (Nematoda, Dioctophymatoidea) parasite of *Rhinella marina* (Amphibia: Bufonidae) from Eastern Amazonia. *Braz. J. Vet. Parasitol. Jaboticabal*. 2015. P. 7–12.

466. Mennerat A., Nilsen F., Ebert D. Skorping A. Intensive farming: evolutionary implications for parasites and pathogens. *Evol. Biol.* 2010. V. 37. P. 59–67.

467. Metin S., Didinen B. I., Boyci Y. O. Occurrence of *Eustrongylides excisus*, Jägerskiöld, 1909 – larvae (Nematoda: Dioctophymatidae) in Pikeperch (*Sander lucioperca*) in Lake Egirdir. *Egirdir Su Ürünleri Facültesi Dergisi*. 2014. V. 10 (1). P. 20–24.

468. Mitchell A. J., Overstreet R. M., Goodwin A. E. *Eustrongylides ignotus* infecting commercial bass, *Morone chrysops* female X *Morone saxatilis* male, and other fish in the southeastern USA. *J. Fish Dis.* 2009. V. 32. P. 795–799.

469. Miura O., Kuris A. M., Torchin M. E., Hechinger R. F., Chiba S. Parasites alter host phenotype and may create a new ecological niche for snail hosts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2006. V. 273. № 1592. P. 1323–1328.

470. Moore J. An overview of parasite-induced behavioral alterations – and some lessons from bats. *Journal of Experimental Biology*. 2013. Vol. 216. № 1. P. 11–17.

471. Morand S., Cribb T. H., Kulbicki M., Rigby M. C., Chauvet C., Dufour V., Faliex E., Galzin R., Lo C. M., Lo-Yat A., Pichelin S., Sasal P. Endoparasite species richness of New Caledonian butterfly fishes: host density and diet matter. *Parasitology*. 2000. V. 121. P. 65–73.

472. Moravec F. Nagasawa K. Ogawa K. Observations on five species of philometrid nematodes from marine fishes in Japan. *Systematic Parasitology*. 1998. V. 40. P. 67–80.

473. Moravec F. Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. *Kluwer Academic Publishers*. 1994. V. VI. 470 p.

474. Moreau E., Chauvin A. Immunity against helminths: interactions with the host and the intercurrent infections. *J. Biomed Biotechnol.* 2010. Vol. 5 (6). P. 72–76.

475. Moschella C. M., Mattiucci S., Mingazzini P., De Angelis G., Assenza M., Lombardo F., Monaco S., Paggi L., Modini C. Intestinal anisakiasis in Italy: case report. *J. Helminthol.* 2004. V. 78. P. 271–273.

476. Motta-Amado M. A. P., Rocha C. E. F. Tresnoras especies de copepodas parasitas do genero *Ergasilus* (Poecilostomatoida; Ergasilidae) colctadas em filamentos branquiais de piexes mugilideos do. *Brasileira Nauplius.* 1995. V. 3. P. 33–48.

477. Mulero I., Sepulcre M. P., Meseguer J., Garcia-Ayala A., Mulero V. Histamine is stored in mast cells of most evolutionarily advanced fish and regulates the fish inflammatory response. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2007. V. 104. P. 19434–19439.

478. Muñoz G., Grutter A. S., Cribb T. H. Endoparasite communities of five fish species (Labridae: Cheilinae) from Lizard Island: how important is the ecology and phylogeny of the hosts? *Parasitology.* 2006. V. 132. P. 363–374.

479. Murell K. D., Pozio E. The Liver Flukes: *Clonorchis sinensis*, *Opisthorchis* spp, and *Metorchis* spp. *Global Water Pathogen Project.* 2017. [<http://www.waterpathogens.org>] DOI: org/10.14321/waterpathogens.44

480. Mustafa A., MacWilliams C., Fernandez N., Matchett K., Conboy G. A., Burka J. F. Effects of sea lice (*Lepeophtheirus salmonis* Kroyer, 1837) infestation on macrophage functions in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Fish Shellfish Immunol.* 2000. V. 10. P. 47–59.

481. Näreaho A., Eriksson-Kallio A. M., Heikkinen P., Snellman A., Sukura A., Koski P. High prevalence of zoonotic trematodes in roach in the Gulf of Finland. *Acta Vet. Scand.* 2017. Iss. 1. V. 59 (1). P. 75. DOI:10.1186/s13028-017-0343-7

482. Narr L. L., O'Donnell J. G., Libster B., Alessi P., Abraham D. Eustrongylidiasis – a parasitic infection acquired by eating live minnows. *J. Am Ost Assoc.* 1996. V. 96. P. 400–402.

483. Neimanis A. S., Moraes C., Bergman A., Bignert A., Höglund J., Lundström K., Strömberg A., Bäcklin B. M. Emergence of the Zoonotic Biliary Trematode *Pseudamphistomum truncatum* in Grey Seals (*Halichoerus grypus*) in the Baltic Sea. *PLoS One.* 2016. V. 18. № 11 (10). :e0164782.

484. Neumann N. F., Stafford J. L., Barreda D., Ainsworth A. J., Belosevic M. Antimicrobial mechanisms of fish phagocytes and their role in host defense. *Dev. Comp. Immunol.* 2001. V. 25. P. 807–825.

485. Newell D. G., Koopmans M., Verhoef L., Duizer E., Aidara-Kane A., Sprong H., Kruse H. Food-borne diseases – the challenges of 20 years ago still persist while new ones continue to emerge. *Int. J. Food Microbiol.* 2010. 139. P. 3–15.

486. Newton S. E., Meeusen E. N. Progress and new technologies for developing vaccines against gastrointestinal nematode parasites of sheep. *Parasite Immunol.* (Oxford). 2003. V. 25. P. 283–296.

487. Ngerklun R., Sukantason K., Tesna S., Snpakdee D., Irvine K. Field investigations of *Bithynia funiculata*, intermediate host of *Opisthorchis viverrini* in northern Thailand. *Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health.* 2006. № 37. P. 662–672.

488. Nithiuthai S., Wiwanitkit V., Suwansaksri J., Chaengphukeaw P. A survey of trematode cercariae in *Bithynia goniomphalos* in northeast Thailand. *Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health.* 2002. V. 33. P. 106–109.

489. Noei M. R., Ibrahimov S., Sattari M. Parasitic worms of the Persian sturgeon, *Acipenser persicus* Borodin, 1897 from the southwestern shores of the Caspian Sea. *Iranian Jour. of Ichthyology.* 2015. V. 2 (4). P. 28–295.

490. Noga E. J., Fan Z., Silphaduang U. Histone-like proteins from fish are lethal to the parasitic dinoflagellate *Amyloodinium ocellatum*. *Parasitology*. 2001. № 123. P. 57–65.

491. Nolan M., Cribb T. Two new species of flukes (Digenea: Bucephalidae: Proisorhynchinae) from the western moray *Gymnothorax woodwardi* (Anguilliformes: Muraenidae) from off Western Australia, with replacement of the pre-occupied generic name *Folliculovarium* Gu, Shen, 1983. *Systematic Parasitology*. 2010. V. 76. P. 81–92.

492. Novakov N., Bjelic-Cabrilo O., Circovic M., Jubojevnik D., Lujic J. Eustrongylidosis of European Catfish (*Siluris glanis*). *Bulg. J. Agric. Sci.* 2013. Suppl. 1. P. 72–76.

493. Ohashi, H., Umeda, N., Hirazawa, N., Ozaki, Y., Miura, C., Miura, T., Purification and identification of a glycoprotein that induces the attachment of oncomiracidia of *Neobenedeniagirellae* (Monogenea, Capsalidae). *Int. J. Parasitol.* 2007. V. 37. P. 1483–1490.

494. Ohno Y., Kawano F., Hirazawa N. Susceptibility of amberjack (*Seriola dumerili*), yellowtail (*S. quinqueradiata*) and Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) to *Neobenedeniagirellae* (Monogenea) infection and their acquired protection. *Aquaculture*. 2008. № 274. P. 30–35.

495. Okata C. E. Helminth parasites of some tropical freshwater fish from Osse River in Benin, southern Nigeria. *Trop. Fw. Bio.* 1999. V. 8. P. 41–48.

496. Oliver P. A. S., Wilmen J., Saayman J. E. Report on some monogenean and clinostomid infestations of freshwater fish and waterbird hosts in Middle Letaba Dam, Limpopo Province, South Africa. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*. 2009. V. 76. P. 187–199.

497. Olofintoye L. K. Parasite fauna in some freshwater fish species in Ekiti State, Nigeria. *Pakistan Journal of nutrition*. 2006. V. 5 (4). P. 359–362.

498. Ondrackova M., Davidova M., Pecinkova M., Blazek R., Gelnar M., Valova Z., Cerny J., Jurajda P. Metazoan parasites of *Neogobius fishes* in the Slovak section of the River Danube. *J. Appl. Ichthyol.* 2005. V. 21. P. 345–349.

499. Oshima H., Bandaletova T.Y., Brouet I. Increased nitrosamine and nitrate biosynthesis mediated by nitric oxide synthase induced in hamsters infected with liver fluke (*Opisthorchis viverrini*). *Carcinogenesis*. 1994. V. 15. P. 271–275. DOI: 10.1016/0027-5107(94)90245-3.

500. Oshima T. Anisakis and anisakiasis in Japan and adjacent area. *Progr. Med. Parasitol. Jap.* 1972. V. 4. P. 301–393.

501. Otachi O., Szostakowska B., Jirsa F., Fellner-Frank Ch. Parasite communities of the elongate tigerfish *Hydrocynus forskahlii* (Cuvier 1819) and redbelly tilapia *Tilapia zillii* (Gervais 1848) from Lake Turkana, Kenya: influence of host sex and size. *Acta Parasitologica*. 2015. V. 60 (1). P. 9–20.

502. Overstreet R. M. Presidential address: flavor buds and other delights. *Journal of Parasitology*. 2003. V. 89. P. 1093–1107.

503. Özer A., Kornyychuk Y. M., Yurakhno V., Özyurk T. Seasonality and host-parasite interrelationship of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda) in whiting *Merlangius merlangus* off the southern and northern coasts of the Black Sea. *Helminthologia*. 2016. № 53. V. 3. P. 248–256.

504. Pairojkul C., Shirai T., Hirohashi S., Thamavi W., Bhudhisawat W., Uttaravicien T., Itoh M., Ito N. Multistage carcinogenesis of liver-fluke-associated cholangiocarcinoma in Thailand. *Princess Takamatsu Symp.* 1991. № 22. P. 77–86.

505. Palaksha K. J., Shin G. W., Kim Y. R., Jung T. S. Evaluation of nonspecific immune components from the skin mucus of olive flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Fish Shellfish Immunol.* 2008. V. 24. P. 479–488.

506. Paperna I. Adaptation of *Dactylogyrus extensus* (Mueller and Van Cleave, 1932) to ecological conditions of artificial ponds in Israel. *The Journal of Parasitology*. 1964. V. 50. P. 90–93. DOI:org/ 10.2307/3276035

507. Paperna I., Thurston J. P. Report on ectoparasitic infections of freshwater fish in Africa. *Bull. Int. Epizoot.* 1968. V. 67. P. 1192–1206.

508. Park J. K., Kim K. M., Kang S., Kim W., Eom K. S., Littlewood D. T. A common origin of complex life cycles in parasitic flatworms: evidence from the

complete mitochondrial genome of *Microcotyle sebastis* (Monogenea: Platyhelminthes). *BMC Evol. Biol.* 2007. V. 7. № 11. DOI:10.1186/1471-2148-7-11

509. Parker G. A., Ball M. A., Chubb J. C., Hammerschmidt K., Milinski M. When should a trophically transmitted parasite manipulate its host? *Evolution*. 2009. V. 63. № 2. P. 448–458.

510. Pazooki J., Masoumian M., Yahyazadeh M., Abbasi J. Metazoan Parasites from Freshwater Fishes of Northwest Iran. *J. Agric. Sci. Technol.* 2007. V. 9. P. 25–33.

511. Pérez G. *Margotrema guillerminae* n. sp. (Trematoda: Macroderoididae) from two species of freshwater fishes in Lake Zacapu, Michoacan state, Mexico, and new records of *Margotrema bravoae* Lamothe, 1970. *J. Parasitology*. 2001. V. 87. P. 1112–1114.

512. Perkins S. E. Invasion biology and parasitic infections. In: Ostfeld, R. S. et al. (eds), *Infectious disease ecology: effects of ecosystems on disease and of disease on ecosystems*. Princeton Univ. Press. 2010. P. 179–204.

513. Pesce J. T., Ramalingam T. R. Suppresses helminth-induced Th-2 type immunity. *PLoS Pathogens*. 2009. V. 5. № 4. Article ID 1000393

514. Peter M. C. S., Leji J., Rejitha V. et al. Physiological responses of African catfish (*Clarias gariepinus*) to water-borne ferric iron: Effects on thyroidal, metabolic and hydromineral regulations. *J. Endocrinol Reprod.* 2008. V. 12. P. 24–30.

515. Petney T. N., Andrews R. H., Saijuntha W., Wenz-Mucke A., Sithaworn P. The zoonotic fishborne liver flukes *Clonorchis sinensis*, *Opithorchis felineus* and *O. viverrini*. *International Journal of Parasitology*. 2013. V. 43. P. 1032–1046.

516. Petney T. N., Andrews R.H., Saijuntha W., Wenz-Mucke A., Sithaworn P. The zoonotic fishborne liver flukes *Clonorchis sinensis*, *Opithorchis felineus* and *O. viverrini*. *International Journal of Parasitology*. 2013. V. 43. P. 1032–1046.

517. Petney T., Sithithaworn P., Andrews R., Kiatsopit N., Tesana S., Grundy-Warr C. The ecology of the *Bithynia* first intermediate hosts of *Opisthorchis viverrini*. *International Journal for Parasitology*. 2012. V. 61. P. 38–45.

518. Phan V. T., Ersbøll A. K., Bui T. Q., Nguyen H. T., Murrell D. Dalsgaard A. Fish-borne zoonotic trematodes in cultured and wild-caught freshwater fish from the Red River Delta, Vietnam. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*. 2010. V. 10. P. 861–866.

519. Pickering A. D. Stress responses of farmed fish. In: Black, KD, Pickering, A.D. (Eds.), *Biology of Farmed Fish*. Sheffield Academic Press, Sheffield, 1998. P. 222–255.

520. Pineda-López R., Salgado-Maldonado G., Soto-Galera E., Hernández-Camacho N., Orozco-Zamorano A., Contreras-Robledo S., Cabañas-Carranza G., Aguilar-Aguilar R. Helminth Parasites of Viviparous Fishes in Mexico. *Viviparous Fishes*. New Life Publications, Homestead, Florida, 2005. P. 437–456.

521. Plath F., Holle A., Zendeh D., Moller F. W., Barten M., Reisinger E. C., Liebe S. Anisakiasis of the stomach – a case report from Germany. *Z. Gastroenterol*. 2001. V. 39. P. 177–180.

522. Poulin R. Body size vs abundance among parasite species: positive relationships? *Ecography*. 1999. V. 22. P. 246–250.

523. Poulin R. Parasite manipulation of host behaviour: an update and frequently asked questions. *Advances in the Study of Behavior*. 2010. V. 41. P. 151–186.

524. Poulin R., Morand S. Geographical distances and the similarity among parasite communities of conspecific host populations. *Parasitology*. 1999. № 119. P. 369–374.

525. Prenter J., MacNeil C., Dick J. T. A., Dunn A. M. Roles of parasites in animal invasions. *Trends in Ecol. Evol*. 2004. V. 19. P. 385–390.

526. Pulkkinen K., Suomalainen L.-R., Read A. F., Ebert D., Rintamäki P., Valtonen E. T. Intensive fish farming and the evolution of pathogen virulence: the

case of columnaris disease in Finland. *Proc. R. Soc. London B: Biol. Sci.* 2010. № 277. P. 593–600.

527. Quigley B. J. Z., López D. G., Buckling A., McKane A. J., Brown S. P. The mode of host-parasite interaction shapes coevolutionary dynamics and the fate of host cooperation. *Proc. Roy. Soc. London B: Biol. Sci.* 2012. № 279. P. 3742–3748.

528. Radek K., Gallo R. Antimicrobial peptides: natural effectors of the innate immune system. *Semin. Immunopathol.* 2007. V. 29. P. 27–43.

529. Rakers S., Niklasson L., Steinhagen D., Kruse C., Schaubert J., Sundell K., Paus R., 2013. Antimicrobial peptides (AMPs) from fish epidermis: perspectives for investigative dermatology. *J. Invest. Dermatol.* 2013. № 133. P. 1140–1149.

530. Randall J. E., Allen G. R., Steene R.C. *Fishes of the Great Barrier Reef and Coral Sea.* Honolulu, University of Hawaii Press. 1997. 580 p.

531. Randelli E., Buonocore F., Scapigliati G. Cell markers and determinants in fish immunology. *Fish Shellfish Immunol.* 2008. V. 25. P. 326–340.

532. Reichard M., Vrtílek M., Douda K., Smith C. An invasive species reverses the roles in a host-parasite relationship between bitterling fish and unionid mussels. *Biol Lett.* 2012. V. 23. № 8 (4). P. 601–604.

533. Reite O. B., Evensen O. Inflammatory cells of teleostean fish: a review focusing on mast cells/eosinophilic granule cells and rodlet cells. *Fish Shellfish Immunol.* 2006. V. 20. P. 192–208.

534. Rello F. J., Adroher F. J., Valero A. *Hysterothylacium aduncum*, the only anisakid parasite of sardines (*Sardina pilchardus*) from the southern and eastern coasts of Spain. *Parasitol. Res.* 2008. V. 104. P. 117–121.

535. Rio-Zaragoza O. B, Avila E. J. F, Rueda P. A. Haematological and gill responses to an experimental infection of Dactylogyrid monogeneans on the spotted rose snapper *Lutjanus guttatus* (Steidachner, 1869). *Aquacult. Res.* 2010. V. 41. № 11. P. 1592–1601. DOI:org/10.1111/j.1365-2109.2009.02471.x



536. Robar N., Burness G. Murray D. L. Tropics, trophics and taxonomy: the determinants of parasite-associated host mortality. *Oikos*. 2010. V. 119. P. 1273–1280.

537. Roberts M. L., Lewis J. W., Wigertjes G. F., Hoole D. Interaction between the blood fluke, *Sanguinicola inermis* and humoral components of the immune response of carp, *Cyprinus carpio*. *Parasitology*. 2005. № 131. P. 261–271.

538. Rodriguez-Gonzalez A., Vidal-Martinez V. The helminth communities of tonguefish (*Symphurus plagiusa*) of the Campeche coast, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2008. V. 79. P. 159–173.

539. Rogers-Lowery C. L., Dimock Jr. R., Kuhn R. E. Antibody response of bluegill sunfish during development of acquired resistance against the larvae of the freshwater mussel *Utterbackia imbecillis*. *Dev. Comp. Immunol.* 2007. V. 31. P. 143–155.

540. Rohde K. Ecology and biogeography of marine parasites. *Advances of Marine Biology*. 2002. № 43. 86 p.

541. Rohde K. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*. 1992. V. 65. P. 514–527.

542. Rohde K., Hayward C., Heap M. Aspects of the ecology of metazoan ectoparasites of marine fishes. *Int. J. Parasitol.* 1995. V. 25. P. 945–970.

543. Rohlenová K., Morand S., Hyršl P., Tolarová S., Flajšhans M., Šimková A. Are fish immune systems really affected by parasites? An immunoecological study of common carp (*Cyprinus carpio*). *Parasites & Vectors*. 2011. V. 4 (1200). P. 4–18.

544. Rolbiecki L. Parasites of the round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811), an invasive species in the Polish fauna of the Vistula Lagoon ecosystem. *Oceanologia*. 2006. V. 48 (4). P. 545–561.

545. Roohi J., Sattari M., Asgharnia M., Rufchaei R. Occurrence and intensity of parasites in European catfish, *Silurus glanis* L., 1758 from the Anzali

Wetland, Southwest of the Caspian Sea, Iran. *Croatian Journal of Fisheries*. 2014. V. 72. P. 25–31.

546. Rosas-Valdez R., Perez-Ponce de Leon G. Patterns of host specificity among helminth parasite fauna of freshwater Siluriformes: testing the biogeographical core parasite fauna hypothesis. *Journal of Parasitology*. 2011. V. 97 (2). P. 361–363.

547. Rubio-Godoy M., Porter R., Tinsley R. C. Evidence of complement-mediated killing of *Discocotyle sagittata* (Platyhelminthes, Monogenea) oncomiracidia. *Fish Shellfish Immunol*. 2004. V. 17. P. 95–103.

548. Rubtsova N. Yu., Kutsokon Yu. K. First Note on Fish Parasites in Polissky Nature Reserve, Northern Ukraine. *Vestnik Zoologii*. 2018. V. 52 (1). P. 53–58.

549. Rudneva I. I. Ecotoxicological studies of the Black Sea ecosystem. The Case of Sevastopol Region. New York (USA): Nova Science Publishers Inc. 2011. 62 p.

550. Saito S., Chai J. Y., Kim K. H., Lee S. H., Rim H. J. *Metagonimus miyatai* sp. nov. (Digenea: Heterophyidae), a new intestinal trematode transmitted by freshwater fishes in Japan and Korea. *Korean. J. Parasitol*. 1997. V. 35. P. 223–232.

551. Sakanari J. A., McKerrow J. H. Anisakiasis. *Clin. Microbiol. Rev*. 1989. V. 2. P. 278–284.

552. Salgado-Maldonado G., Kennedy C. R. Richness and similarity of helminth communities in the tropical cichlid fish *Cichlasoma urophthalmus* from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Parasitology*. 1997. V. 114. P. 581–590.

553. Sánchez-García N., Raga J. A., Montero F. E. Risk assessment for parasites in cultures of *Diplodus puntazzo* (Sparidae) in the Western Mediterranean: Prospects of cross infection with *Sparus aurata*. *Veterinary Parasitology*. 2014. V. 204. P. 120–133.

554. Sandland G. J., Goater C. P. Development and intensity of dependence of *Ornithodiplostomum ptychocheilus* metacercariae in fathead Minnows (*Pimephales promelas*). *Journal of Parasitology*. 2003. V. 86. № 5. P. 1056–1060.

555. Sarabeev V. L., Domnich I. F. Parasites of fishes of the family gobiidae in the north-western part of the Azov sea. In: *Problems of ichthyopathology*. UAAS, Kiev. 2001. P. 100–104.

556. Sasal P., Morand S., Guégan J.-F., Determinants of parasite species richness in Mediterranean marine fishes. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1997. V. 149. P. 61–71.

557. Sasal P., Mouillot D., Fichez R., Chifflet S., Kulbicki M. The use of fish parasites as biological indicators of anthropogenic influences in coral-reef lagoons: A case study of Apogonidae parasites in New-Caledonia. *Marine Pollution Bulletin*. 2007. V. 54. P. 1696–1706.

558. Saurab S., Sahoo P. K. Lysozyme: an important defence molecule of fish innate immune system. *Aquacult. Res.* 2008. V. 39. P. 233–239.

559. Schiedeck D., Sundelin B., Readman J. W., Macdonald R. W. Interactions between climate change and contaminants. *Marine Pollution Bull.* 2007. V. 54. P. 1845–1856.

560. Scholz T., Ditrich O., Giboda M. Larval stages of medically important flukes (Trematoda) from Vietnane province, Laos. Part I. Metacercariae. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee*. 1991. V. 66. P. 238–242.

561. Shay A., Komarov S., Fels S. S., Meranze D., Gruenshtein M., Sipler H. Simple method for the uniform production of gastric ulceration in the rat. *Gastroenterology*. 1945. № 5. P. 43–61.

562. Shirazian D., Schiller E. L., Glaser C. A., Vondeerfecht S. L. Pathology of larval Eustrongylides in the rabbit. *J. Parasitol.* 1984. V. 70 (5). P. 803–806

563. Sheath D. J., Williams Ch. F., Reading A. J., Britton R. Parasites of non-native freshwater fishes introduced into England and Wales suggest enemy release and parasite acquisition. *Biological Invasions*. 2015. V. 7. P. 1–14.

564. Sherrard-Smith E., Cable J., Chadwick E. A. Distribution of Eurasian otter biliary parasites, *Pseudamphistomum truncatum* and *Metorchis albidus* (Family Opisthorchiidae), in England and Wales. *Parasitology*. 2009. V. 136 (9). P. 1015–1022. DOI: 10.1017/S0031182009006362
565. Shimazu T. Life cycle and morphology of *Metagonimus miyatai* (Digenea: Heterophyidae) from Nagano, Japan. *Parasitol. Int.* 2002. V. 51. P. 271–280.
566. Shimazu T., Kino H. *Metagonimus yokogawai* (Trematoda: Heterophyidae): From Discovery to Designation of a Neotype. *Korean J Parasitol.* 2015. V. 53 (5). P. 627–639. DOI:10.3347/kjp.2015.53.5.627
567. Shin H.-R., Oh J.-K., Lim M. K. Descriptive epidemiology of cholangiocarcinoma and clonorchiasis in Korea. *J. Korean Med. Sci.* 2010. V. 25. P. 1011–1016. DOI: 10.3346/jkms.2010.25.7.1011
568. Simková A., Morand S., Matejusová I., Jurajda P.V., Gelnar M. Local and regional influences on patterns of parasite species richness of central European fishes. *Biodivers. Conserv.* 2001. V. 10. P. 511–525.
569. Simon-Okel I. A. Diversity, intensity and prevalence of parasites of Cichlids in polluted and unpolluted sections of Eleyele Dam, Ibadan, Nigeria. *Cuadernos de Investigación UNED*. 2017. V. 9. № 1. P. 365–377.
570. Sithithaworn P., Haswell-Elkins M. Epidemiology of *Opisthorchis viverrini*. *Acta Trop.* 2003. V. 88. P. 187–194.
571. Sitko J., Bizo J., Sherrard-Smith E., Stanton D. W., Komorová P., Heneberg P. Integrative taxonomy of European parasitic flatworms of the genus *Metorchis* Looss, 1899 (Trematoda: Opisthorchiidae). *Parasitol Int.* 2016. V. 65 (3). P. 258–267. DOI:10.1016/j.parint.2016.01.011
572. Smith N. F. Spatial heterogeneity in recruitment of larval trematodes to snail intermediate hosts. *Oecologia*. 2001. V. 127. P. 115–122. DOI:10.1007/s004420000560
573. Smithers S. R., Doenhoff M. J. Shistosomiasis. Immunology of parasitic infection. London. 1982. P. 228–231.

574. Smyth J. D., Halton D. W. The physiology of trematodes. Cambridge. 1983. 446 p.
575. Sobecka E., Jurkiewicz E., Piasecki W. Parasite fauna of ide, *Leuciscus idus* (L.) in Lake Dąbie, Poland. *Acta Ichthyol. Piscat.* 2004. V. 34 (1). P. 33–42.
576. Sohn W. M. Fish-borne zoonotic trematode metacercariae in the Republic of Korea. *Korean J. Parasitol.* 2009. V. 47. P. 103–113.
577. Soler-Jiménez L. C., Fajer-Avila E. J. The microecology of dactylogyrids (Monogenea: Dactylogyridae) on the gills of wild spotted rose snapper *Lutjanus guttatus* (Lutjanidae) from Mazatlan Bay, Mexico. *Folia Parasitol.* 2012. V. 59. P. 53–58.
578. Song Y., Gokhale C. S., Papkou A., Schulenburg H., Traulsen A. Host-parasite coevolution in populations of constant and variable size. *BMC Evol. Biol.* 2015 V. 15. 212 p.
579. Soylu E. Metazoan Parasites of Perch *Perca fluviatilis* L. From Lake Sığircı, Ipsala, Turkey. *Pakistan J. Zool.* 2013. V. 45 (1). P. 47–52.
580. Spalding M. G. Forrester D. J. Pathogenesis of *Eustrongylides ignotus* (Nematoda: Dioctophymatidae) in Ciconiiformes. *Journal of Wildlife Diseases.* 1993. V. 29. P. 250–260.
581. Sriamporn S., Pisani P., Pipitgool V., Suwanrungruang K., Kamsaard S., Parkin D. M. Prevalence of *Opisthorchis viverrini* infection and incidence of cholangiocarcinoma in Khon Kaen, Northeast Thailand. *Trop. Med. Int. Health.* 2004. V. 9. P. 588–594.
582. Srivatanakul P., Ohshima H., Khlatt M., Parkin M., Sukaryodhin S., Brouet I., Bartsch H. *Opisthorchis viverrini* infestation and endogenous nitrosamines as risk factors for cholangiocarcinoma in Thailand. *Int. J. Cancer.* 1991. V. 48. P. 821–825.
583. Sunyer J. O. Fishing for mammalian paradigms in the teleost immune system. *Nature Immunol.* 2013. V. 14. P. 320–326.

584. Sures B. Environmental parasitology: relevancy of parasites in monitoring environmental pollution. *Trends in Parasitology*. 2004. Vol. 20. P. 170–177.

585. Suzuki Y., Tasumi S., Tsutsui S., Okamoto M., Suetake H. Molecular diversity of skin mucus lectins in fish. *Comp. Biochem. Physiol. B. Biochem. Mol. Biol.* 2003. № 136. P. 723–730.

586. Tavares L. E. R., Luque J. L. Community ecology of the metazoan parasites of White Sea catfish *Netuma barba* (Osteichthyes: Ariidae) from the coastal zone of the State of Rio De Janeiro. *Brazil. Brazilian Journal of Biology*. 2004. V. 64 (1). P. 169–176.

587. Tavares-Dias M., Martins M. L., Kronka S. N. Evaluation of the haematological parameters in *Piaractus mesopotamicus* Holmberg (Osteichthyes: Characidae) with *Argulus* sp. (Crustacea, Branchiura) infestation and treatment with organophosphate. *Rev. Bras. Zool.* 1999. V. 16. № 2. P. 553–555. DOI:org/10.1590/S0101-81751999000200019

588. Tavares-Dias M., Moraes F. R. Leukocyte and thrombocyte reference values for channel catfish (*Ictalurus punctatus* Raf.), with an assessment of morphologic, cytochemical, and ultrastructural features. *Vet. Clin. Pathol.* 2007. V. 36. № 1. P. 49–54. DOI: org/10.1111/j.1939-165X.2007.tb00181.x

589. Tavares-Dias M., Sandrim E. F. S., Sandrim A. Características hematológicas do tambaqui (*Colossoma macropomum*) Cuvier, 1818 (Osteichthyes: Characidae) em sistema de monocultivo intensivo. I. Série Eritrocitária. *Rev. Bras. Biol.* 1998. V. 58. № 2. P. 197–202.

590. Tekin-Özan S., Kir I., Barlas M. Helminth parasites of common carp (*Cyprinus carpio* L., 1758) in Beyşehir Lake and population dynamics related to month and host size. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2008. V. 8. P. 201–205.

591. Thieltges D. W., Ferguson A. D., Jones C. S. Biogeographical patterns of marine larval trematode parasites in two intermediate snail host in Europe. *Journal of Biogeography*. 2009. V. 36. P. 1493–1501.

592. Thieltges D. W., Krakau M., Andresen H. Makroparasite community in molluscs of a tidal basin in the Wadden Sea. *Helgol. Mar. Res.* 2006. V. 60. P. 307–316.

593. Timi J. T., Lanfranchi A. L. Size relationships between the parasitic copepod, *Lernanthropus cynoscicola*, and its fish host, *Cynoscion guatucupa*. *Parasitology*. 2006. V. 132 (2). P. 207–213.

594. Tossavi N. D., Gbankoto A., Adité A., Ibikounlé M., Grunau C., Sakiti G. N. Metazoan parasite communities of catfishes (Teleostei: Siluridae) in Benin (West Africa). *Parasitol. Res.* 2014. P. 1–11.

595. Tsutsui S., Nishikawa H., Mano N., Hirose H., Tasumi S., Suetake H., Suzuki Y. Possible role of a skin mucus lectin from fugu *Takifugu rubripes* in excluding marine bacteria from the body surface. *Fisheries Sci.* 2006. V. 72. P. 455–457.

596. Tsutsui S., Komatsu Y., Sugiura T., Araki K., Nakamura O. A unique epidermal mucus lectin identified from catfish (*Silurus asotus*): first evidence of intelectin in fish skin slime. *J. Biochem.* 2011. № 150. P. 501–514.

597. Tuuha H., Valtonen E. T., Taskinen J. Ergasilid copepods as parasites of Perch, *Perca fluviatilis* and roach *Rutilus rutilus* in Central Finland. Seasonality, maturity and environmental influence. *Journal of Zoology*. 1992. V. 128. P. 405–422.

598. Uddin M. H., Choi M.H., Kim W. H. Involvement of PSMD10, CDK4 and tumor suppressors in development of intrahepatic cholangiocarcinoma of Syrian golden hamsters induced by *Clonorchis sinensis* and N-nitrosodimethylamine. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 2015. V. 9. :e0004008. DOI: 10.1371/journal.pntd.0004008

599. Ushakov A. V., Fattakhov R. G., Stepanova T. F. Infestation of fishes of the family Cyprinidae in the foci of trematodes of the ecosystem of the Belaya River (the Republic Bashkorstan). *Med Parazitol.* 2017. V. 1 (1). P. 20–24.

600. Valtonen E. T., Crompton D. W. T. Acanthocephala in fish from the Bothnian Bay. *Finland. J. Zool.* London. 1990. № 220. P. 619–639.

601. Valtonen E. T., Gibson D. I. Aspects of the biology of diplostomid metacercarial (Digenea) populations occurring in fishes in different localities of northern Finland. *Ann. Zool. Fennici*. 1997. V. 34. P. 47–59.
602. Van Riet E., Hartgers F. C., Yazdanbakhsh M. Chronic helminth infections induce immunomodulation: consequences and mechanisms. *Immunobiology*. 2007. Vol. 212. № 6. P. 475–490.
603. Van Thiel P. H. The present state of anisakiasis and its causative worms. *Trop. Geogr. Med.* 1976. V. 28. P. 75–85.
604. Van Vuren J. H. J. The effects of toxicants on the haematology of *Labeo umbratus* (Teleostei: Cyprinidae). *Comp. Biochem. Physiol.* 1986. V. 83. № 1. P. 155–159. DOI:org/10.1016/0742- 8413(86)90029-0
605. Vidal-Martinez V. M., Aguirre-Macedo M. L., McLaughlin J. P., Hechinger R. F., Jaramillo A. G., Shaw J. C., James A. K., Kuris A. M., Lafferty K. D. Digenean metacercariae of fishes from the lagoon flats of Palmyra Atoll, Eastern Indo-Pacific. *Journal of Helminthology*. 2012. V. 86. P. 493–509. DOI:10.1017/S0022149X11000526
606. Vizioli J., Salzet M. Antimicrobial peptides versus parasitic infections? *Trends Parasitol.* 2002. V. 18. P. 475–476.
607. Volonterio O., Lopez de Leon E., Ponce de Leon R. Infestation dynamics and histopathology of two species of fresh water leeches (Hirudinea: Piscicolidae) on teleost fish from Uruguay. *Journal of Comparative Parasitology*. 2004. V. 71. № 1. P. 21–28.
608. Wakelin D. Immunity to parasites: how animals control parasitic infections. London: Edward Arnold. 1984. 154 p.
609. Watt I. A., Mclean N. R., Girdwood R. W., Kissen L. H., Fyfe A. H. Eosinophilic gastroenteritis associated with a larval anisakine nematode. *Lancet*. 1979. P. 893–894.
610. Wesolowska W., Wesolowski T. Do *Leucochloridium* sporocysts manipulate the behaviour of their snail hosts? *Journal of Zoology*. 2014. V. 292. № 3. P. 151–155.



611. Whittington I. D. Reproduction and host location among the parasitic Platyhelminthes. *International Journal for Parasitology*. 1997. V. 27. P. 705–714.

612. WHO. Control of foodborne trematode infections. WHO Technical Report Series. Geneva. 1995. 849 p.

613. Williams H., Jones A. Fish worms and man. H. Williams and A. Jones (ed.), Parasitic worms of fish, 1st ed. Taylor and Francis, London, United Kingdom, 1994. P. 371–443.

614. Wittner M., Turner J. W., Jacquette G., Ash L. R., Salgo M. P., Tanowitz H. B., Eustrongylidiasis – a parasitic infection acquired by eating sushi. *New Engl. J. Med.* 1989. V. 320. P. 112.

615. Wongratanacheewin S., Good M.F., Sithithaworn P., Haswell-Elkins M. R. Molecular analysis of T and B cell repertoires in mice immunized with *Opisthorchis viverrini* antigens. *Int. J. Parasitol.* 1991. V. 21. P. 719–721.

616. Woo P. T. K., Buchmann K. Fish Parasites Pathobiology and Protection. Typeset by AMA Dataset, Preston, UK. 2012. 396 p.

617. World Health Organization. Soil-transmitted helminths. World Health Organization, Geneva, Switzerland. 2008. [[http://www.who.int/intestinal\\_worms/en](http://www.who.int/intestinal_worms/en)]

618. Xiao S. H., Hui-Ming W., Tanner M. Tribendimidine: A promising, safe and broad-spectrum anthelmintic agent from China. *Acta Trop.* 2005. V. 94. P. 1–14. DOI: 10.1016/j.actatropica.2005.01.013

619. Xiong F., Li W. X., Wu S. G., Zou H., Wang G. T. Molecular phylogeny and host specificity of the larval Eustrongylides (Nematoda, Dioctophymatida) from freshwater fish in China. *Journal of Parasitology*. 2013. V. 99 (1). P. 137–144.

620. Xu Z., Parra D., Gomez D., 2013. Teleost skin, an ancient mucosal surface that elicits gut-like immune responses. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 2013. V. 110. P. 13097–13102.

621. Yokogawa S. Studies of visceral parasites on Taiwan (second report). *Taiwan Igakkai Zasshi*. 1914. № 335. P. 1–25.

622. Yoshinaga T., Nagakura T., Ogawa K., Fukuda Y., Wakabayashi H. Attachment-inducing capacities of fish skin epithelial extracts on oncomiracidia of *Benedenia seriolae* (Monogenea: Capsalidae). *Int. J. Parasitol.* 2002. V. 32. P. 381–384.

623. Yu J. R., Seo M., Kim Y. W., Oh M. H., Sohn W. M. A human case of gastric infection by *Pseudoterranova decipiens* larva. *Korean J. Parasitol.* 2001. V. 39. P. 193–196.

624. Zander C. D. Ecology of host parasite relationship in the Baltic Sea. *Naturwissenschaften.* 1998. V. 85. P. 426–443.

625. Zander C. D. Parasite diversity of sticklebacks from the Baltic Sea. *Parasitol. Res.* 2007. V. 100. P. 287–297. DOI: 10.1007/s00436-006-0282-0

626. Zander C. D., Reimer L. W., Barz K. Parasite communities of the Salzhaff (Northwest Mecklenburg, Baltic Sea). I. Structure and dynamics of communities of littoral fish, especially small-sized fish. *Parasitol. Res.* 1999. V. 85. P. 356–372.

627. Zander C. D., Strohbach U., Groenewold S. The importance of gobies (Gobiidae, Teleostei) as hosts and transmitters of parasites in the SW Baltic. *Helgolander Meeresunters.* 1993. V. 47. P. 81–111.

628. Zhang Y-A., Salinas I., Li J. IgT, a primitive immunoglobulin class specialized in mucosal immunity. *Nature Immunol.* 2010. V. 11. P. 827–835.

629. Zuk M., McKean K. Sex differences in parasite infections: patterns and processes. *Int. J. Parasitol.* 1996. V. 26. № 10. P. 1009–1024.

Монографія

Гончаров Сергій Леонідович  
Сорока Наталія Михайлівна

**ГЕЛЬМІНТОЗИ ПРОМИСЛОВИХ РИБ  
ПРИРОДНИХ ВОДОЙМ ПІВДНЯ УКРАЇНИ**

Формат 60x90/16. Тираж 100 пр. Ум. друк. арк. 22.7. Зам. № 301  
Видавець і виготовлювач ТОВ «ЦП «КОМПРИНТ»  
01103, Київ, вул. Предславинська, 28  
Свідоцтво про внесення до Державного реєстру  
суб'єкта видавничої справи ДК № 4131 від 04.08.2022 р.