

УДК 574.5 (591.69:594:597.2/5)

В. И. Юришинец¹, Т. С. Рыбка¹, В. А. Толстой²

**ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СТРУКТУРЫ
СИМБИОТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ ПРЕСНОВОДНЫХ
ГИДРОБИОНТОВ НА ОРГАНИЗМЕННОМ И
ПОПУЛЯЦИОННОМ УРОВНЯХ***

На примере симбиотических сообществ пресноводных моллюсков, планктонных ракообразных и рыб показаны особенности формирования структуры симбиоценозов на уровне популяций гидробионтов-хозяев. Установлено, что показатель видового богатства симбиоценозов гидробионтов на популяционном уровне зависит от динамики видовой состава симбиоценозов на уровне отдельных особей гидробионтов-хозяев (организменный уровень) — симбионтов различных видов и таксономических групп с определенными показателями интенсивности заражения или носительства. Динамические временные изменения в структуре симбиотических сообществ зависят как от биологии взаимодействующих биотических элементов (гидробионты и различные виды их симбионтов), так и от воздействия окружающей среды.

Ключевые слова: симбиотическое сообщество, *Dreissena*, зоопланктон, карповые рыбы, видовое богатство.

При исследовании биоразнообразия и выяснении структурно-функциональной организации пресноводных экосистем невозможно игнорировать такое биологическое явление, как симбиоз во всех его проявлениях. Современные экологические и паразитологические исследования все чаще трактуют понятие «симбиоз» как наиболее широкий термин для описания всех типов сожительства двух или более организмов и длительного сосуществования популяций нескольких видов независимо от положительного, отрицательного или нейтрального взаимовлияния и последствий [3, 5, 6, 9, 13].

Взаимодействуя с организмом хозяина и его популяцией, симбионты формируют специфические сообщества — симбиоценозы, которым присуща сложная внутренняя структура и разноуровневая организация [7, 22]. Под моноксенным симбиоценозом [7] (симбиотическим сообществом) мы понимаем совокупность популяций облигатных и факультативных симбионтов, которые взаимодействуют с популяцией определенного вида хозяев в пределах экосистемы (хозяйинный популяционный уровень), в определенной степени это понятие соотносится с термином многокомпонентное сообще-

* Работа выполнена за счет бюджетной программы «Поддержка развития приоритетных направлений научных исследований» (КПКВК 6541230).

© В. И. Юришинец, Т. С. Рыбка, В. А. Толстой, 2019

ство (англ. component community) [17, 22]. Под микросимбиоценозом мы понимаем совокупность особей (популяций) симбионтов различных видов, обитающих на одной особи хозяина определенного вида (хозяйинный организменный уровень), этот термин соответствует понятию инфрасообщества (англ. infracommunity) [17, 22].

Современные исследования свидетельствуют о том, что симбиотические организмы совместно с организмом хозяина образуют систему интегрированных геномов, которой свойственны особые эмерджентные механизмы внутрисистемной регуляции [20].

Цель настоящей работы — выявить особенности формирования видового богатства и качественного таксономического состава симбиотических сообществ гидробионтов на организменном и популяционном уровнях на примере распространенных в пресноводных экосистемах различного типа популяций рыб, моллюсков и ракообразных.

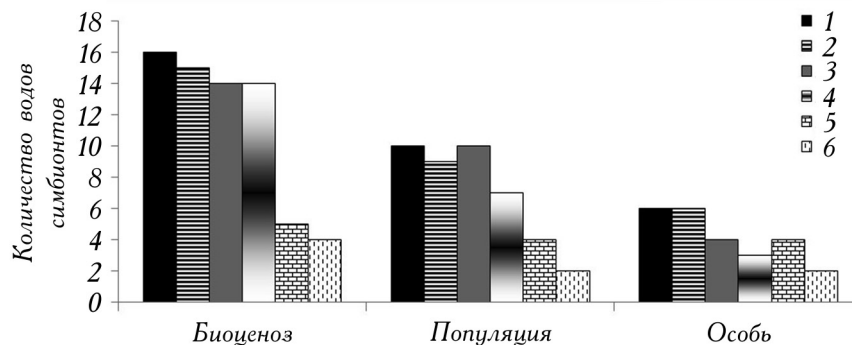
Материал и методика исследований. В основу работы положены результаты многолетних исследований, проведенных в естественных и лабораторных условиях в течение 1993—2014 гг. Объектами исследований были симбиоценозы карповых рыб (белый амур *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes), белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes), карп обыкновенный *Cyprinus carpio* L., карась серебристый *Carassius gibelio* (Bloch) и др.), двустворчатых моллюсков (*Dreissena polymorpha* Pallas, *Dreissena bugensis* Andrusov), планктонных веслоногих ракообразных (*Eucyclops serrulatus* (Fischer), *Thermocyclops oithonoides* (Sars)). Материал отбирали из водоемов различного типа, которые отличались по степени антропогенного воздействия и трансформации.

Изучение симбионтов выполнено в соответствии с методиками полного паразитологического вскрытия, приготовления временных и постоянных препаратов [1, 4, 8]. Видовую идентификацию симбионтов проводили с использованием определителей и специальных научных работ по систематике некоторых таксономических групп [4, 10—12, 15, 23, 24 и др.]. Статистическую обработку данных проводили методом описательной статистики с применением программ MS Excel и STATISTICA 5.5.

Результаты исследований и их обсуждение

В состав симбиотических сообществ карповых рыб в исследованных водоемах входили представители различных таксономических групп: инфузории, микроспоридии, моногенеи, цестоиды, трематоды, нематоды, паразитические ракообразные. Облигатные симбионты двустворчатых моллюсков р. *Dreissena* были представлены бактериями, инфузориями, трематодами, клещами; факультативные — нематодами, олигохетами, личинками хирономид и др. Веслоногие ракообразные были хозяевами паразитических грибов и носителями эпибионтных инфузурий и водорослей.

Исследования структуры симбиотических сообществ моллюсков, ракообразных и рыб показали, что одновременно (в определенный момент наблюдений) в симбиотическое сообщество гидробионтов на уровне популя-



1. Видовое богатство симбионтов на разных уровнях организации симбиотических сообществ: 1 — *Cyprinus carpio*; 2 — *Stenopharyngodon idella*; 3 — *Dreissena polymorpha*; 4 — *D. bugensis*; 5 — *Euscyclops serrulatus*; 6 — *Thermocyclops oithonoides*.

ции определенного вида входит не вся совокупность видов симбионтов, которые взаимодействуют с этой популяцией в течение более длительного временного периода (вегетационный период и более).

В состав моноксенных симбиоценозов карповых рыб (водоемы Белоцерковской экспериментальной гидробиологической станции) входило от 10 до 21 вида симбионтов, у дрейссен двух видов в условиях верхнего участка Каневского водохранилища (перифитон) обнаружено одинаковое количество видов облигатных симбионтов — 8, у планктонных копепод *E. serrulatus* и *T. oithonoides* (водоемы м. Киева) — 4 вида. Максимальное количество видов симбионтов, которые одновременно сосуществовали с популяцией хозяев, не превышало 10 видов у карповых рыб, 6 видов — у *D. polymorpha* и 5 видов — у *D. bugensis*, 4 вида — у *E. serrulatus* и 2 вида — у *T. oithonoides*. При этом в одной особи хозяина (микросимбиоценозе) встречалось не более 6 видов облигатных симбионтов у карповых рыб, 4 вида — у *D. polymorpha* и 3 вида — у *D. bugensis*, 4 вида — у *E. serrulatus* и 2 вида — у *T. oithonoides* (рис. 1).

Увеличение видового богатства симбиоценозов в ряду планктонные копеподы → двустворчатые моллюски → карповые рыбы может быть в определенной степени объяснено возрастанием размеров хозяев и разнообразия микробиотопов для заселения симбионтами (возрастает емкость внутреннего пространства особи хозяина и площадь его покровов).

На примере популяций дрейссен, обитавших совместно в перифитоне верхнего участка Каневского водохранилища, установлены некоторые особенности межпопуляционных взаимодействий, влияющих на формирование симбиотических сообществ на уровне популяций хозяев определенного вида. В результате ежемесячных наблюдений на протяжении нескольких лет было исследовано насколько существенно сопряжены между собой изменения в видовом богатстве и количестве видов одноклеточных и многоклеточных симбионтов у различных видов дрейссен (табл. 1). Сезонные изменения видового состава моноксенных симбиоценозов обоих видов дрейссен положительно коррелируют ($r = 0,57$), что и можно было ожидать

1. Коэффициенты корреляции между видовым богатством симбионтов ($n_{\text{видов}}$) и количеством многоклеточных и одноклеточных видов симбионтов в моноксенных симбиоценозах дрейссен

Показатель	$n_{\text{видов}}$		Многоклеточные		Одноклеточные	
	D. p.	D. b.	D. p.	D. b.	D. p.	D. b.
Виды моллюсков	D. p.	D. b.	D. p.	D. b.	D. p.	D. b.
D. p.	1,00		1,00		1,00	
D. b.	0,57	1,00	0,71	1	0,48	1,00

Примечание. D. p. — *D. polymorpha*, D. b. — *D. bugensis*.

в условиях образования совместных скоплений (друз) в одном биотопе. Относительно высокий коэффициент корреляции видового богатства в большей степени определяли согласованные сезонные изменения количества видов многоклеточных симбионтов ($r = 0,71$). Это явление можно объяснить тем, что многоклеточные симбионты подобным образом (в одинаковое время вегетационного периода) используют популяции двух видов дрейссен для реализации своих жизненных циклов. Наблюдения показывают, что одноклеточные симбионты (преимущественно инфузории) в большей степени связаны с популяцией моллюсков *D. polymorpha* [26].

Для выявления закономерностей формирования качественной структуры симбиотического сообщества при переходе с организменного на популяционный уровень был выполнен анализ связи между видовым богатством и долей микросимбиоценозов с определенным количеством видов симбионтов. Оказалось, что чем выше видовое богатство симбионтов в симбиоценозе моллюсков *D. polymorpha*, тем больше доля микросимбиоценозов в которых количество обнаруженных видов симбионтов больше одного (два и выше) (табл. 2). В симбиоценозе моллюсков *D. bugensis* подобная зависимость была не так ярко выражена (табл. 3).

Наши многолетние исследования показывают, что популяции моллюсков *D. polymorpha* в условиях водоемов бассейна Днепра (Каневское и Киевское водохранилища) характеризуются существенно более высоким видовым богатством и используются симбионтами более комплексно и согласованно, чем популяции *D. bugensis* [2, 17].

Исследования показали принципиальное отличие в структуре симбиоценозов, которые формируются преимущественно облигатными или факультативными симбионтами. Так, в сформированном на протяжении десятков лет симбиоценозе моллюсков *D. polymorpha* в условиях верхнего участка Каневского водохранилища (преобладают облигатные симбионты) наблюдалось сезонное увеличение доли микросимбиоценозов с большим количеством таксонов симбионтов, по сравнению с относительно «новым» симбиоценозом этого вида моллюска в условиях водоема-охладителя АЭС (преобладают факультативные симбионты) (рис. 2).

Преобладание одновидовых микросимбиоценозов наблюдалось в осенний, зимний и весенний периоды. Наиболее благоприятным был летний период, который характеризовался значительной долей (более 40%) двухвидо-

2. Коэффициенты корреляции между видовым богатством симбионтов ($n_{\text{видов}}$) и долей микросимбиоценозов с определенным количеством видов симбионтов в популяции моллюсков *D. polymorpha*

		Микросимбиоценозы ($n_{\text{видов}}$)				
		0	1	2	3	4
Микро- симбиоценозы ($n_{\text{видов}}$)	0	1,00				
	1	-0,70	1,00			
	2	0,69	-0,96	1,00		
	3	0,37	-0,85	0,67	1,00	
	4	0,97	-0,75	0,74	0,43	1,00

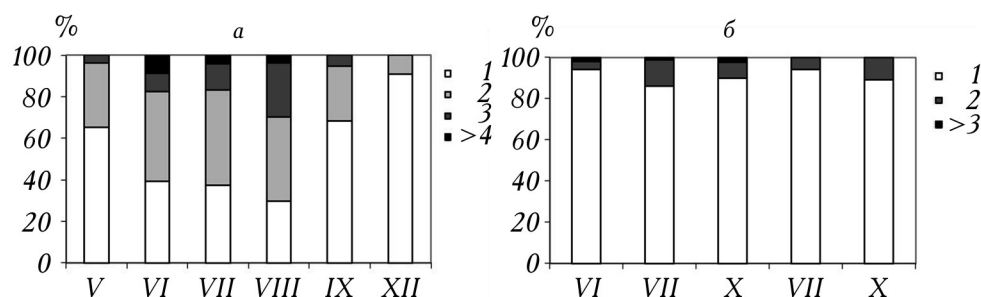
3. Коэффициенты корреляции между видовым богатством симбионтов ($n_{\text{видов}}$) и долей микросимбиоценозов с определенным количеством видов симбионтов в популяции моллюсков *D. bugensis*

		Микросимбиоценозы ($n_{\text{видов}}$)			
		0	1	2	3
Микро- симбиоценозы ($n_{\text{видов}}$)	0	1,00			
	1	-0,10	1,00		
	2	0,03	-0,99	1,00	
	3	0,37	-0,88	0,83	1,00

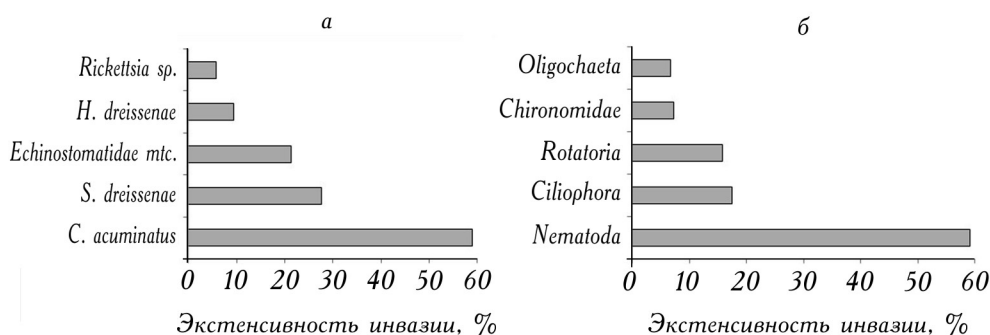
вых микросимбиоценозов, а в августе доля трехвидовых сообществ превысила 26% и была близка к доле одновидовых — 30%. Для сформированного симбиотического сообщества *D. polymorpha* самым распространенным компонентом были инфузории *Conchophthirus acuminatus* (рис. 3, а), которые формировали большую часть одновидовых сообществ. Следующими по распространенности были инфузории *Sphenophrya dreissenae* и метацеркарии трематод сем. Echinostomatidae.

В случае, когда с популяцией дрейсены взаимодействуют исключительно факультативные симбионты (группы свободноживущих гидробионтов, способных обитать в мантийной полости моллюсков), весь вегетационный период преобладали одновидовые микросимбиоценозы (см. рис. 2, б). В условиях водоема-охладителя Хмельницкой АЭС основным элементом этих сообществ были нематоды (см. рис. 3, б). Обычными элементами были свободноживущие инфузории и коловратки.

Оказалось, что динамика разнокомпонентных микросимбиоценозов в симбиотическом сообществе *D. bugensis* в условиях Каневского водохранилища схожа с существующим непродолжительное время симбиоценозом *D. polymorpha* в ВО Хмельницкой АЭС, хотя это сообщество и представлено облигатными симбионтами (рис. 4).



2. Динамика доли различных по количеству видов микросимбиоценозов моллюсков *D. polymorpha* (а — верхний участок Каневского водохранилища; б — водоем-охладитель Хмельницкой АЭС). Здесь и на рис. 4: 1—4 — количество видов в симбиоценозах.



3. Средняя за вегетационный период экстенсивность инвазии популяции моллюсков *D. polymorpha* различными видами симбионтов (а — верхний участок Каневского водохранилища; б — водоем-охладитель Хмельницкой АЭС).

В течение вегетационного периода преобладают одновидовые сообщества, которые формируются преимущественно *C. acuminatus*. Экстенсивность инвазии другими видами симбионтов в популяции *D. bugensis* была значительно ниже, чем в популяции *D. polymorpha* (рис. 5). Возможно, это является еще одним доказательством вторичности происхождения большинства компонентов симбиотического сообщества *D. bugensis* в условиях континентальных водоемов от уже давно существующего в таких условиях симбиотического сообщества моллюсков *D. polymorpha* [16].

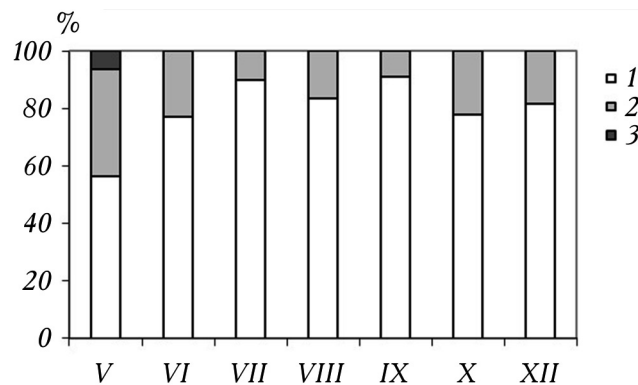
В условиях рыбоводных водоемов (Белоцерковская экспериментальная гидробиологическая станция) у исследованных видов карповых рыб доминирующими группами симбионтов выступали инфузории сем. Trichodinidae, моногенеи р. *Dactylogyrus* и метацеркарии трематод р. *Diplostomum* (рис. 6). Моноксенный симбиоценоз белого амура характеризовался высокими показателями экстенсивности инвазии основных таксономических групп симбионтов и присутствием среди доминант цестод *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti (см. рис. 6, б). В симбиоценозах рыб при совместном обитании наблюдалась сходная картина доминирования определенных так-

сономических групп симбионтов, хотя эти группы у разных хозяев могли быть представлены различными видами. Так, у белого амура и белого толстолобика из моногеной наиболее часто встречались специфичные для них виды *Dactylogyrus ctenopharyngodonis* Achmerow и *D. hypophthalmichthys* Achmerow, соответственно. Для карпа было характерно преобладание инфузорий различных видов р. *Trichodina*, у других видов рыб чаще встречались *Trichodinella epizootica* (Raabe) и *Tripatriella bulbosa* (Davis).

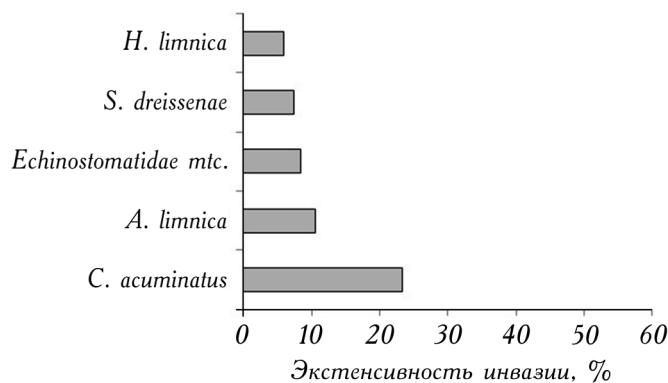
Исследование частоты встречаемости и видового состава симбиоценозов планктонных ракообразных также позволило установить определенные особенности взаимодействий между компонентами их симбиоценозов. Доминирующими группами симбионтов планктонных

копепод в условиях водоемов и водотоков г. Киева являются эপিбионтные эвгленовые водоросли *Colacium vesiculosum* Ehrenberg, различные виды инфузорий п/кл Peritrichia, паразитические грибы *Catenaria anguillulae* Sorokin [14]. Оказалось, что совместные (количество видов симбионтов > 1) симбиотические сообщества планктонных копепод в большинстве случаев образуют только эпибионтные инфузории. Паразитические грибы и эвгленовые водоросли встречались совместно только в 1—3% случаев, инфузории и водоросли составляют около 1% (рис. 7).

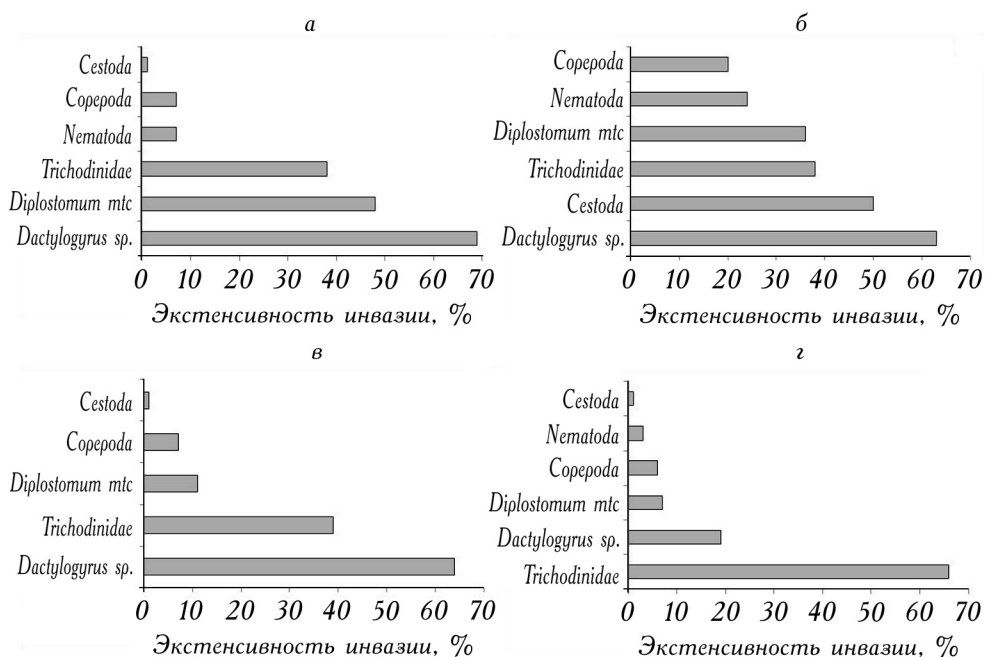
Если в случае инфузорий и водорослей можно предположить существование определенной конкуренции за место прикрепления на поверхности тела рачка, то редкость совместных сообществ грибов и водорослей требует



4. Динамика доли разных по количеству видов микросимбиоценозов моллюсков *D. bugensis* (верхний участок Каневского водохранилища).



5. Средняя за вегетационный период экстенсивность инвазии популяции моллюсков *D. bugensis* различными видами симбионтов (верхний участок Каневского водохранилища).



6. Средняя за вегетационный период экстенсивность инвазии карповых рыб представителями различных таксономических групп симбионтов (водоемы Белоцерковской экспериментальной гидробиологической станции): а — белый толстолобик; б — белый амур; в — карп обыкновенный; г — карась серебристый).

детальных исследований, вероятнее всего в физиолого-биохимическом направлении.

Результаты исследования эпибионтов морского и пресноводного зоопланктона также свидетельствуют о существовании определенной избирательности симбионтов различных таксономических и экологических групп по отношению к хозяевам-зоопланктонтам. Так у морских копепод вблизи архипелага Шпицберген были обнаружены эпибионтные инфузории р. *Paracineta* и паразиты р. *Ellobiopsis* (отдельный клад в пределах *Alveolata* [21]). Оказалось, что инфузории заражали исключительно самок, а 80% обнаруженных паразитов р. *Ellobiopsis* были отмечены для ювенильных циклопид [25]. Структура совместных симбиотических сообществ планктонных ракообразных, образованных разными видами эпибионтных инфузорий, изменяется в зависимости от вида-хозяина и сезона года [18, 19].

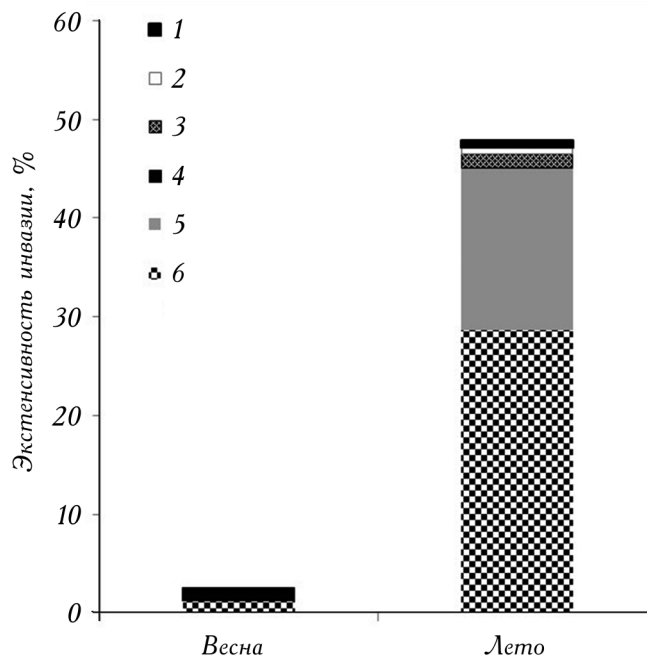
Сезонные изменения видового состава моноксенных симбиоценозов отличались у исследованных групп гидробионтов. У планктонных ракообразных наблюдался максимум видового разнообразия в летний период. Весной количество видов и показатели инвазии были существенно ниже. Осенью популяции копепод чаще всего были свободными от инвазии [14]. Изменения видового богатства симбиоценозов зоопланктонтов связаны с их биологическим разнообразием, сложностью их сообществ, экологическим состоянием водных объектов [27]. При существовании зоопланктона в условиях водоемов урбанизированных территорий, которые испытывают значитель-

ное негативное антропогенное влияние, иногда нами наблюдалось резкое снижение как видового богатства зоопланктона, так и его симбионтов в летний сезон (озера Опечень и Вербное, г. Киев, 2018 г.), а также возрастание показателей зараженности зоопланктонтов паразитическими грибами до 97% осенью (оз. Вербное, г. Киев, 2018 г.).

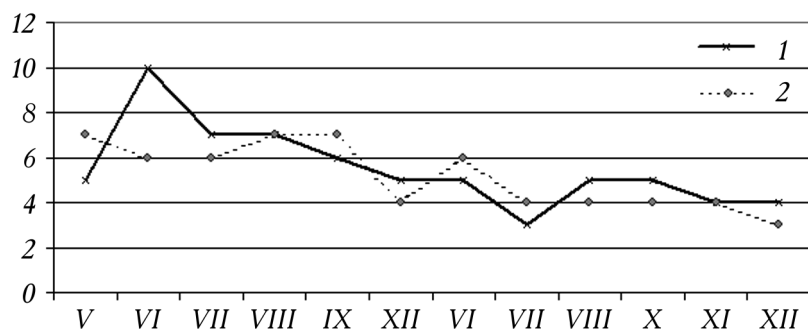
У моллюсков наблюдалось увеличение видового разнообразия в начале лета (июнь) и уменьшение количества видов облигатных симбионтов в осенний и зимний периоды. Показатели экстенсивности инвазии возрастали в июне-июле и также оставались высокими в осенний период. В большинстве случаев показатели инвазии (экстенсивность и интенсивность) моллюсков *D. bugensis* были ниже, чем *D. polytorpha*. Что касается видового богатства, то его сезонная динамика отличалась у исследованных видов моллюсков в условиях стабильных (длительно существующих) сообществ Каневского и Киевского водохранилищ Днестра (рис. 8). В условиях водоема-охладителя Хмельницкой АЭС выраженной сезонной динамики видового богатства факультативных симбионтов не наблюдалось.

У разных видов карповых рыб в условиях прудового хозяйства (Белоцерковская ЕГС) видовое богатство в течение вегетационного периода менялось от 2 до 10 видов (преимущественно 4–8 видов), достигая максимума в летний период (рис. 9). Наименее выраженной была динамика у серебряного карася. Некоторые таксоны экто- и эндопаразитов (микроспоридии, паразитические ракообразные) были отмечены только в определенный сезон.

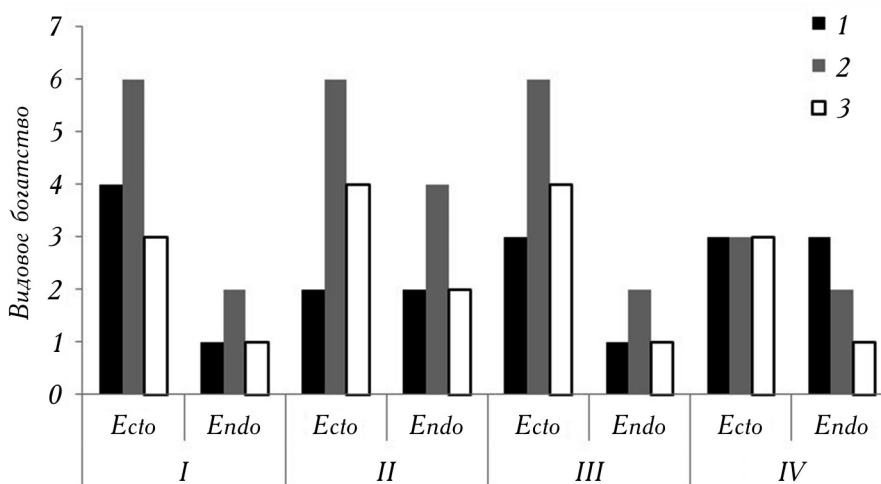
Таким образом видовое богатство симбиоценозов на уровне популяций гидробионтов (моноксенные симбиоценозы) формируется за счет динамики видового состава симбиоценозов на уровне отдельных особей (микросимбиоценозов). При этом происходят динамические временные изменения, кото-



7. Доли микросимбиоценозов определенного видового состава в популяции циклопа *T. oithonoides*: 1 — *Catenaria* + *Epistylis*; 2 — *Colacium* + *Epistylis*; 3 — *Colacium* + *Catenaria*; 4 — *Epistylis lacustris*; 5 — *Catenaria anguillulae*; 6 — *Colacium vesiculosum*.



8. Сезонные изменения видового богатства симбионтов в составе моноксенных симбиоценозов моллюсков *D. polymorpha* (1) и *D. bugensis* (2).



9. Сезонные изменения видового богатства экто- и эндопаразитов в составе моноксенных симбиоценозов различных видов карповых рыб (максимальные значения, БЕГС, 2011-2012 гг.): I — белый толстолобик; II — белый амур; III — карп; IV — карась; Ecto — эктопаразиты, Endo — эндопаразиты; 1 — весна; 2 — лето; 3 — осень.

рые зависят как от биологии взаимодействующих биотических элементов (гидробионты и различные виды их симбионтов), так и от воздействия изменяющейся окружающей среды.

Заключение

На примере распространенных видов карповых рыб, двустворчатых моллюсков и веслоногих ракообразных можно обнаружить общие черты в организации структуры их симбиотических сообществ: видовое богатство симбиоценоза на уровне популяции хозяев (моноксенный симбиоценоз) формируется видовым богатством симбиотических сообществ на уровне особи хозяина (микросимбиоценоз). Сообщество симбионтов на уровне организма хозяина в большинстве

случаев образовано меньшим количеством видов, чем сообщество на уровне популяции. Эта зависимость лучше выражена у более сложно организованных хозяев (карповые рыбы).

Увеличение видового богатства симбиоценозов в ряду планктонные копеподы → двустворчатые моллюски → карповые рыбы может быть в определенной степени объяснено возрастанием размеров хозяев и разнообразия микробиотопов для заселения симбионтами.

На примере популяций моллюсков р. *Dreissena* показано, что симбиоценозы, представленные преимущественно облигатными симбионтами, имеют более сложную структуру, а эти симбионты более комплексно используют организм и популяцию хозяина.

Изменения показателя видового богатства в симбиотических сообществах на протяжении года связаны с особенностями биологии гидробионтов-хозяев и их симбионтов, а также с сезонными изменениями экологических условий в водных объектах, которые служат им местообитанием.

**

На прикладі симбіотичних угруповань прісноводних молюсків, планктонних ракоподібних і риб показано особливості формування структури симбіоценозів популяцій гідробіонтів-хазяїв. Встановлено, що видове багатство симбіоценозів гідробіонтів на популяційному рівні залежить від динаміки видового складу симбіоценозів окремих особин гідробіонтів-хазяїв (організмений рівень) – симбіонтів різних видів і таксономічних груп з певною інтенсивністю зараження. Тимчасові динамічні зміни в структурі симбіотичних угруповань зумовлені як біологією взаємодіючих біотичних елементів (гідробіонти і різні види їхніх симбіонтів), так і впливом навколишнього середовища.

**

The peculiarities of the formation of the symbiocenoses structure at the population level of hydrobionts-host were demonstrated on the example of symbiotic communities of freshwater mollusks, plankton crustaceans and fish. It was established that the richness of symbiocenoses of hydrobionts at the population level depends on the dynamics of the species composition of symbiocenoses at the level of individual host organisms (organismal level) — symbionts of different species and taxonomic groups with specific values of infection intensity. The dynamic temporal changes in the structure of symbiotic communities depend both on the biology of interacting biotic elements (hydrobionts and different species of their symbionts) and on the effects of the environment.

**

1. Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. — Л.: Наука, 1985. — 117 с.
2. Використання нетрадиційних біоресурсів внутрішніх водойм на основі підвищення їх біорізноманітності методами культивування та інтродукції. — К.: Інститут гідробіології НАНУ, 2000. — 64 с.
3. Загальна паразитологія [переклад з польської]. — К.: Наук. думка, 2007. — 500 с.

4. Згун В.І. Личинки трематод у прісноводних молюсків України. — К.: Вид-во АН УРСР, 1961. — 143 с.
5. Корнюшин В.В. Внесок академіка О. П. Маркевича у загальну паразитологію // Академік Олександр Прокопович Маркевич. Життя і діяльність. — К.: Наук. думка, 1999. — С. 48—65.
6. Корнюшин В.В. Паразитологія. Конспект лекцій. — К.: МСУ, 2011. — 128 с.
7. Маркевич А.П. Паразитоценология: становление, предмет, теоретические основы и задачи // Паразитоценология. Теоретические и прикладные проблемы. — К.: Наук. думка, 1985. — С. 16—36.
8. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод. — К.: ЛОГОС, 2006. — 408 с.
9. Огум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 741 с.
10. *Определитель* паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.1: Паразитические простейшие. — Л.: Наука, 1984. — 428 с. — (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР; вып. 140).
11. *Определитель* паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.2: Паразитические многоклеточные (Первая часть). — Л.: Наука, 1985. — 425 с. — (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР; вып. 143).
12. *Определитель* паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.3: Паразитические многоклеточные (Вторая часть). — Л.: Наука, 1987. — 583 с. — (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР; вып. 149).
13. Ройтман В.А., Беэр С.А. Паразитизм как форма симбиотических отношений. — М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2008. — 313 с.
14. Рыбка Т.С., Юришинец В.И. Симбиотические сообщества пресноводного зоопланктона в водных объектах урбанизированных территорий // Всерос. конф. с междунар. участием. V съезд Паразитологического об-ва «Паразитология в изменяющемся мире», Россия, Новосибирск, 23—26 сент. 2013 г. — Новосибирск, 2013. — С. 74—75.
15. Черногоренко М.И. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1983. — 410 с.
16. Юришинец В.И. Симбионты моллюсков рода *Dreissena* // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. — Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. — С. 43—51.
17. Юришинец В.І. Симбіоценози гідробіонтів як компоненти прісноводних екосистем. — К.: Наук. думка, 2013. — 120 с.
18. Bickel, S.L., Tang, W.K., Grossart, H.-P. Ciliate Epibionts Associated with Crustacean Zooplankton in German Lakes: Distribution, Motility, and Bacterivory // *Frontiers in Microbiology*. — 2012. — Vol. 3. Article 43. — P. 1—11.
19. Carman, K.R., Dobbs, F.C. Epibiotic microorganisms on copepods and other marine crustaceans // *Microscopy Research and Technique*. — 1997. — Vol. 37 (2). — P. 116—135.
20. Combes C. Ekologia i ewolucja pasożytnictwa. Długotrwałe oddziaływanie. — Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN, 1999. — 628 s.
21. Gómez F., López-García P., Nowaczyk A., Moreira D. The crustacean parasites *Ellobiopsis* Caullery, 1910 and *Thalassomyces* Niezabitowski, 1913 form a monophyletic divergent clade within the Alveolata // *Systematic Parasitology*. — 2009. — Vol. 74 (1). — P. 65—74.

22. Holmes J., Price P.W. Communities of parasites // Community ecology patterns and processes / Ed. by D.J. Anderson, J. Kikkawa. — Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1986. — P. 187—217.
23. Raabe Z. Ordo Thigmotricha (Ciliata — Holotricha) III. Familiae Ancistrocomidae et Sphenophryidae // Acta Protozoologica. — 1970. — Vol. VII. — P. 385—463.
24. Raabe Z. Ordo Thigmotricha (Ciliata — Holotricha) IV // Acta Protozool. — 1971. — Vol. 9. — P. 121—170.
25. Walkusz W., Rolbiecki L. Epibionts (*Paracineta*) and parasites. (*Ellobiopsis*) on copepods from Spitsbergen (Kongsfjorden area) // OCEANOLOGIA. — 2007. — Vol. 49 (3). — P. 369—380.
26. Yurishinets V.I., Ivasyuk Yu.S., Krasutskaya N.A. Experimental infestation of the mollusk *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) by the ciliate *Conchophthirus acuminatus* (Ciliophora: Oligohymenophorea) // Hydrobiol. J. — 2008. — Vol. 44, N 1 — P. 104—112.
27. Yurishinets V.I., Rybka T.S., Zaichenko N.V. Taxonomic diversity and complexity of zooplankton communities in water bodies of various types // Ibid. — 2015. — Vol. 51, N 1. — P. 36—48.

¹ Інститут гідробіології НАН України, Київ

² Белорусский государственный
медицинский университет, Минск, Беларусь

Поступила 02.04.19