

УДК 594.38:576.895.122:591.5

Г. Е. Киричук, А. П. Стадниченко

**ВЛИЯНИЕ ТРЕМАТОДНОЙ ИНВАЗИИ И ИОНОВ
ЦИНКА ВОДНОЙ СРЕДЫ НА ГЕМОЦИТЫ И
НЕКОТОРЫЕ ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ
PLANORBARIUS PURPURA (MOLLUSCA:
GASTROPODA: PULMONATA: BULINIDAE)**

Приведены материалы по влиянию цинка на мерные показатели гемоцитов и некоторые количественные гематологические особенности *P. purpura* в норме и инвазированных трематодой *E. aconiatum* при 14-суточном пребывании их в средах с содержанием ионов цинка в концентрациях, соответствующих 0,5, 2, 5 и 10 ПДК¹.

Ключевые слова: *Planorbarius purpura*, *Echinoparyphium aconiatum*, ионы цинка, гистометрия гемоцитов, гематологические показатели.

Виды рода *Planorbarius* — одни из наиболее широко распространенных моллюсков в континентальных водоемах Восточной Европы. Учитывая их значительные размеры (диаметр раковины до 41,3 мм), высокую плотность популяций (до 128 экз/м²) и большую абсолютную численность, можно заключить, что эти животные играют немаловажную роль в круговороте веществ и энергии в пресноводных экосистемах, определяя зачастую уровень их продуктивности.

Возрастающее год от года загрязнение водной среды ионами тяжелых металлов оказывает вредное воздействие на гидробионтов, в том числе и на моллюсков. Оценить степень влияния его на продуктивность природных экосистем невозможно без выяснения того, в одинаковой ли мере подвержены токсическому воздействию этих поллютантов моллюски интактные и инвазированные партенидами и личинками трематод. Такие сведения необходимы для грамотного проведения биотестирования с использованием моллюсков р. *Planorbarius* в качестве модельных видов в системе экологического мониторинга. Насколько важны исследования подобного рода свидетельствует хотя бы тот факт, что эти моллюски являются промежуточными хозяевами свыше 20 видов трематод [9, 12, 15].

Мы попытались выяснить, как изменяются гистометрические показатели гемоцитов и количественные характеристики гематологических показате-

¹ ПДК цинка (по иону): органолептическая норма — 1, токсикологическая — 0,01 мг/дм³ [5].

© Киричук Г. Е., Стадниченко А. П., 2010

телей катушки пурпурной *Planorbarius purpura* (O. F. Müller, 1774) в норме и при инвазии ее трематодой *Echinoparyphium aconiatum* Dietz под воздействием ионов цинка в различной концентрации.

Материал и методика исследований. Материал исследования — 670 сухих мазков гемолимфы, полученные от 159 ос. катушки пурпурной, собранных в р. Тетерев (г. Житомир) в июне — сентябре 2004—2005 гг. Гемолимфу получали прямым обескровливанием животных. Мазки фиксировали смесью Никифорова и окрашивали азур-эозином. Цито- и кариометрические показатели изучали с применением общепринятых методик [4]. Ядерно-цитоплазматический индекс рассчитан по К. Ташкэ [13]. Наблюдения за живыми гемоцитами осуществляли во влажной камере (в «висячей» капле) при слабом окрашивании их раствором нейтрального красного. Количество гемоцитов в 1 мм³ гемолимфы подсчитывали в камере Горяева.

Для выявления трематодной инвазии из тканей гепатопанкреаса *P. purpura* изготавливали временные гистологические препараты, которые исследовали под микроскопом МБИ-3 (10×20). Видовую принадлежность трематод устанавливали по [3, 9, 15] исключительно на живых объектах. Для исследования отобраны материалы только от тех моллюсков, которые были заражены одним видом эхиностоматидных трематод — *E. aconiatum*.

Животные, использовавшиеся в токсикологических опытах, предварительно обязательно подвергались 14-суточной акклимации [14] к условиям лабораторного содержания (рН — 7,2—7,6; 8,6—9,0 мг О₂/л; *t* — 21—23°C). При этом животных подкармливали мацерированными в воде (5—6 сут) куочками (2×2 см) белокочанной капусты.

Токсикологические опыты (ориентировочный и основной) поставлены по методике В. А. Алексеева [1]. В качестве токсиканта использовали хлорид цинка ZnCl₂ (ч. д. а.). Все значения концентрации токсических сред, приведенные далее, указаны в пересчете на цинк-ион. В основном (хроническом) опыте использованы концентрации, соответствующие 0,5, 2, 5 и 10 ПДК (ПДК токсикологическая). Токсические среды готовили на дехлорированной отстаиванием (1 сут) водопроводной воде. Продолжительность опытов — 14 сут. Цифровые данные обработаны методами базовой вариационной статистики [10].

Результаты исследований и их обсуждение

Гемолимфа *P. purpura* наряду с тканевой жидкостью является важным компонентом внутренней среды этих животных. Она состоит из плазмы и форменных элементов — гемоцитов, составляющих, как и у других моллюсков, всего лишь 1—2% ее объема [16]. Клеточные элементы гемолимфы *P. purpura* представлены четырьмя типами гемоцитов — прогемоцитами, эозинофильными микрогранулоцитами, базофильными гранулоцитами и везикулярными клетками². Из них клетки первых трех типов являются истинными гемоцитами, в то время как везикулярные клетки — это элементы интер-

² Классификация форменных элементов принята по З. Восталу [21].

стициальной рыхлой соединительной ткани, заполняющей у моллюсков промежутки между органами, расположенными в их внутренностном мешке. Поскольку у этих животных границы между нею и гемолимфой отсутствуют [7, 8], везикулярные клетки всегда присутствуют в гемолимфе.

Все клеточные элементы гемолимфы имеют мезенхиматозное происхождение. Гемоциты у этих моллюсков образуются из камбиальных (адвентициальных) клеток, входящих в состав трабекул соединительной ткани мешкообразной части почек [20] и легкого [18]. Одни исследователи [21] считают, что камбиальные клетки дают начало прогемоцитам, которые впоследствии в результате дифференцированного развития превращаются в гранулированные гемоциты — эозинофильные микрогранулоциты и базофильные гранулоциты. Другие же [7] полагают, что все они образуются непосредственно из камбиальных клеток.

Прогемоциты — самые мелкие из форменных элементов гемолимфы (таблица). Они округлой формы, с округлым ядром, занимающим центральное положение. Цитоплазма гомогенная (гиалиновая), базофильная. Причем у мелких (молодых) прогемоцитов базофилия выражена намного сильнее, чем у клеток крупных (старых). Ядерно-цитоплазматический индекс составляет $2,683 \pm 0,005$. Эти клетки способны фагоцитировать мелкие инородные частицы.

Эозинофильные микрогранулоциты значительно крупнее прогемоцитов (см. таблицу). Это очень подвижные клетки, образующие многочисленные псевдоподии (преимущественно филоподии, реже — лобоподии). Цитоплазма с мелкой обильной эозинофильной зернистостью. Ядро округлое, очень темное, компактное, содержащее множественные равномерно распределенные в кариоплазме глыбки хроматина. В связи с этим ядрышко, как правило, трудноразлично. Ядерно-цитоплазматический индекс — $0,068 \pm 0,005$. Эти гемоциты осуществляют «агглютинацию»³.

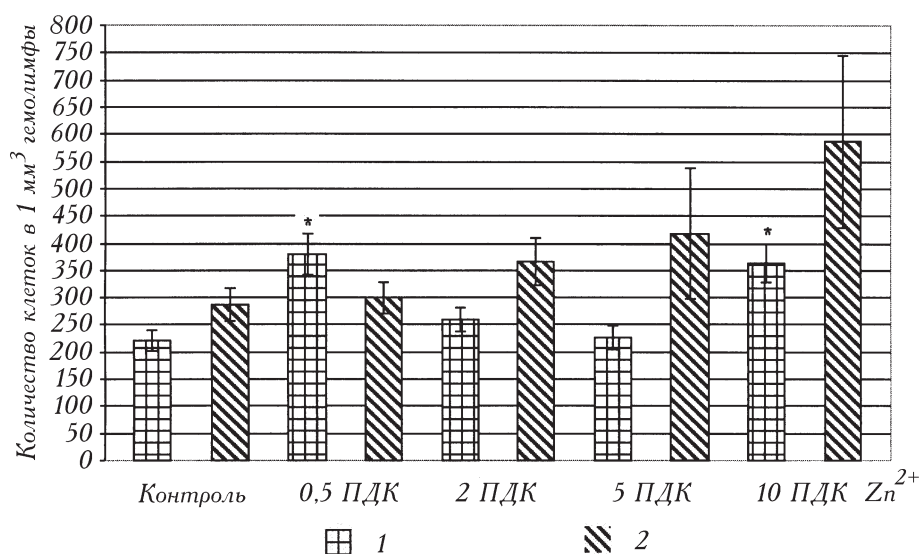
Базофильные гранулоциты примерно таких же размеров, как и эозинофильные микрогранулоциты (см. таблицу). Они округлой формы. Цитоплазма имеет крупную базофильную зернистость. Ядро у молодых клеток округлое, у старых бобовидное, нередко пикнотизированное. Ядерно-цитоплазматический индекс — $0,267 \pm 0,015$. Эти клетки отличаются ярко выраженной способностью к фагоцитозу. Часть их превращается в нефроциты (выполняют выделительную функцию) заполненные темноокрашенными вакуолями.

В норме в 1 мм^3 гемолимфы *P. purpura* содержится 212—288 клеточных элементов (рис. 1). Среди них количественно преобладают прогемоциты, составляющие $2/3$ от общего числа клеток (рис. 2). Доли эозинофильных микрогранулоцитов и базофильных гранулоцитов примерно одинаковы.

³ При ранениях сбиваются в комки и закупоривают нарушения целостности циркуляторной системы. Истинная агглютинация у моллюсков невозможна из-за отсутствия у них фибриногена [19].

**Влияние трематодной инвазии и ионов цинка на диаметр (мкм) гемочитов
*P. pigriga***

Концентрация токсиканта, ПДК	Инвазия	n	Статистические показатели		
			\bar{x}	$m_{\bar{x}}$	σ
Прогемоциты					
Контроль	Нет	90	1,25 ± 0,002	0,019	1,52
	Есть	36	1,24 ± 0,007	0,040	3,23
0,5	Нет	180	1,25 ± 0,002	0,021	1,68
	Есть	27	1,19 ± 0,012	0,064	5,38
2	Нет	153	1,25 ± 0,001	0,017	1,36
	Есть	27	1,19 ± 0,012	0,063	5,29
5	Нет	135	1,23 ± 0,004	0,042	3,41
	Есть	27	1,15 ± 0,012	0,063	5,48
10	Нет	171	1,23 ± 0,004	0,048	3,90
	Есть	36	1,08 ± 0,010	0,062	5,74
Эозинофильные микрогранулоциты					
Контроль	Нет	90	3,56 ± 0,086	0,815	22,89
	Есть	36	4,90 ± 0,168	1,008	20,57
0,5	Нет	180	4,03 ± 0,107	1,364	33,85
	Есть	27	5,09 ± 0,274	1,426	28,02
2	Нет	153	4,32 ± 0,146	1,808	41,85
	Есть	27	4,58 ± 0,327	1,698	37,07
5	Нет	135	4,56 ± 0,147	1,710	37,50
	Есть	27	3,43 ± 0,171	0,890	25,95
10	Нет	171	4,17 ± 0,124	1,621	38,87
	Есть	36	3,17 ± 0,211	1,268	40,00
Базофильные гранулоциты					
Контроль	Нет	90	3,06 ± 0,069	0,652	21,31
	Есть	36	3,68 ± 0,111	0,664	18,04
0,5	Нет	180	3,63 ± 0,084	1,127	31,05
	Есть	27	4,58 ± 0,313	1,626	35,50
2	Нет	153	4,31 ± 0,119	1,469	34,08
	Есть	27	4,44 ± 0,261	1,358	30,59
5	Нет	135	5,19 ± 0,156	1,810	34,87
	Есть	27	4,80 ± 0,245	1,273	26,52
10	Нет	171	4,51 ± 0,130	1,700	37,69
	Есть	36	4,17 ± 0,239	1,433	34,36



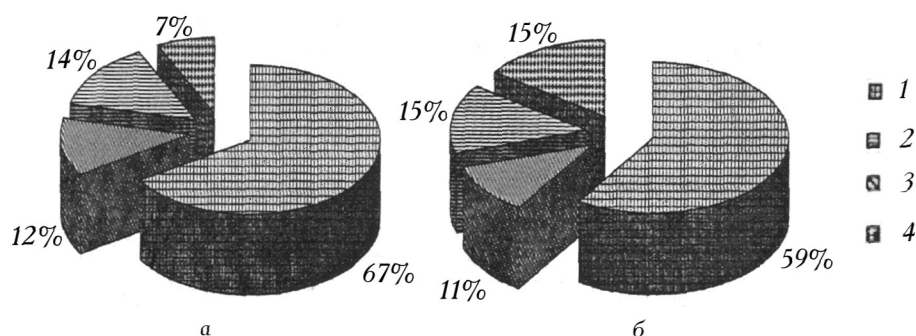
1. Влияние ионов цинка на количество гемоцитов в 1 мм^3 гемолимфы *P. purpura* в норме и при инвазии трематодами: 1 — инвазированные; 2 — неинвазированные особи.

При инвазии *P. purpura* редиями и церкариями *E. aconiatum* наблюдаются статистически достоверные ($P > 99,9\%$) изменения основных гистометрических показателей только у двух групп гемоцитов — эозинофильных микрогранулоцитов и базофильных гранулоцитов. Диаметр их клеток увеличивается соответственно в 2,5 и 1,2 раза, ядер — в 1,5 и 1,3 раза, а объем ядра — в 1,7 раза. Изменения ядерно-цитоплазматического индекса у разных категорий гранулированных гемоцитов носят противоположный характер. Если у эозинофильных микрогранулоцитов он несколько уменьшается относительно нормы (в 1,1 раза), то у базофильных гранулоцитов — увеличивается в 1,3 раза.

Оказалось, что степень выраженности гистометрических сдвигов зависит от интенсивности инвазии. При слабом заражении хозяев⁴ статистически достоверных нарушений по обсуждаемым показателям не происходит. Все наблюдавшиеся нами случаи касаются только умеренной и тяжелой инвазии. При этом в последнем случае они, как правило, намного отчетливее выражены, чем при инвазии умеренной и тем более слабой.

Заражение *P. purpura* трематодами сопровождается нарушениями и некоторых гематологических характеристик. Так, при этом в среднем на 33% возрастает количество гемоцитов в 1 мм^3 гемолимфы. Подобное наблюдали и другие исследователи у видов родов *Australorbis* и *Biomphalaria*, отсутствующих в нашей фауне [17, 20]. Увеличение количества гемоцитов эти авторы расценивают как интенсификацию гемопоэза. Однако на наш взгляд, это не

⁴ Слабая инвазия — паразитарное поражение до $1/10$ объема гепатопанкреаса, умеренная — от $1/10$ до $1/2$, тяжелая — свыше $1/2$ его объема [12].



2. Количественное соотношение (%) клеточных элементов гемолимфы *P. purpura* в норме (а) и при инвазии трематодами (б): 1 — прогемоциты; 2 — эозинофильные микрогранулоциты; 3 — базофильные гранулоциты; 4 — везикулярные клетки.

так. Сравнение процентного соотношения гемоцитов разных типов у инвазированных трематодами и незараженных *P. purpura* свидетельствует о том, что у первых из них сокращается количество прогемоцитов за счет возрастания количества везикулярных клеток. При этом количество эозинофильных микрогранулоцитов и базофильных гранулоцитов не изменяется. Следовательно, усиление гемопоэза в данном случае не происходит. А имеет место происходящее по каким-то пока неясным причинам «вымывание» гемолимфой из промежутков пластинчато-фибрилярного основного вещества интерстициальной соединительной ткани везикулярных клеток и поступление их в русло циркуляторной системы.

При инвазии, вследствие разрушения вначале межацинарной соединительной ткани, а затем и стенок ацинусов, образуется мелкий детрит, который фагоцитируется прогемоцитами и эозинофильными микрогранулоцитами. Понятно, что уменьшение доли прогемоцитов в гемолимфе чревато снижением ее защитных свойств.

Общеизвестно, что цинк оказывает на моллюсков двоякое воздействие. В микродозах это микроэлемент, абсолютно необходимый для поддержания на стабильном уровне физиолого-биохимического состояния их организма. Входя в состав более 200 металлоферментов, он принимает участие в обмене белков, углеводов, липидов, нуклеиновых кислот [6]. В высоких же концентрациях цинк для этих животных токсичен.

Установлено, что длительное пребывание незараженных *P. purpura* в токсических средах, содержащих ионы цинка в концентрациях, соответствующих 0,5, 2, 5 и 10 ПДК, не отражается на размерах прогемоцитов и их ядер. У инвазированных же особей при 0,5 ПДК токсиканта в среде наблюдается некоторое уменьшение этих клеток, степень которого с повышением концентрации растворов, как правило, несколько усиливается. Максимальное снижение этого показателя отмечено при 10 ПДК ионов цинка. В этих условиях диаметр прогемоцитов уменьшается в 1,2 раза относительно нормы ($P = 95\%$). Таков же характер изменения диаметра ядер этих клеток.

Объем прогемоцитов у инвазированных *P. purpura* статистически достоверно ($P > 99,9\%$) уменьшается только при наибольшей из использованных в наших опытах концентраций — 10 ПДК ионов цинка. Объем ядер и ядерно-цитоплазматический индекс во всех случаях остаются без изменений.

Диаметр эозинофильных микрогранулоцитов при 0,5— 10 ПДК токсиканта у инвазированных моллюсков сохраняется на уровне контроля ($4,9 \pm 0,17$ мкм), в то время как у свободных от паразитов животных в том же диапазоне концентраций он возрастает по сравнению с контролем в 1,1—3 раза ($P > 95\%$). Объем ядер этих гемоцитов у неинвазированных особей остается стабильным, а у зараженных уменьшается в 1,3—1,6 раза ($P > 99,9\%$). Объем клеток при 0,5 ПДК цинка при отсутствии инвазии увеличивается в 1,7 раза. При дальнейшем повышении концентрации ионов цинка в среде он постепенно уменьшается. Объем ядер у всех животных не изменяется. Ядерно-цитоплазматический индекс при 0,5 ПДК токсиканта и у зараженных, и у незараженных животных падает ниже нормы (соответственно в 2,5 и в 1,4 раза; $P > 99,9\%$), несколько повышаясь затем с увеличением концентрации от 0,5 до 10 ПДК.

Размеры базофильных гранулоцитов значительно возрастают, достигая максимальных значений при 5 ПДК и 10 ПДК ионов цинка в среде у всех подопытных *P. purpura*. Размеры же ядер у незараженных и зараженных особей изменяются по-разному. У первых при 0,5 и 2 ПДК токсиканта диаметр ядер резко сокращается, а при 5 и 10 ПДК несколько повышается. У вторых же он сокращается при 0,5 ПДК и остается на таком уровне при всех остальных значениях концентрации ионов цинка.

Объем клеток при 0,5 ПДК токсиканта увеличивается у всех особей, медленно снижаясь затем при концентрациях от 2 ПДК до 10 ПДК. Объем ядер подвергается существенным изменениям, уменьшаясь при инвазии в 6,3—6,8, при ее отсутствии — в 4,3—4,6 раза ($P > 99,9\%$) уже при 0,5 ПДК, оставаясь далее на том же уровне. Ядерно-цитоплазматический индекс в первом случае уменьшается в 7,2, во втором — в 4,5 раза (при всех использованных в опытах концентрациях ионов цинка).

Содержание гемоцитов в 1 мм^3 гемолимфы у незараженных особей с повышением концентрации токсиканта постепенно увеличивается, достигая при 10 ПДК ионов цинка в среде значения $362,5 \pm 35,5$ клеток. У зараженных трематодами особей в норме этот показатель составляет $287,5 \pm 30,1$, а при 10 ПДК токсиканта — $587,5 \pm 159,1$ клеток.

Изменения процентного соотношения гемоцитов различных типов у всех исследованных *P. purpura* носят одинаковый характер, но более ярко выражены при инвазии. Так, в диапазоне концентраций от 0,5 до 10 ПДК происходит постепенное уменьшение доли прогемоцитов: при инвазии — с 59,1 до 19,8%, при ее отсутствии — с 66,2 до 30,8%. Доля гранулоцитов при этом возрастает соответственно с 25,8 до 61,3% и с 26,6 до 49,2%. Следовательно, и у свободных от инвазии, и у зараженных трематодами *P. purpura* усиливается процесс образования эозинофильных микрогранулоцитов и базофильных гранулоцитов, ответственных за «агглютинацию» и фагоцитоз.

Полагаем, что это является проявлением неспецифической защитно-приспособительной реакции, характерной для всех гидробионтов, пребывающих в токсической среде [2, 11]. Она состоит в повышении интенсивности общего обмена веществ и, как следствие этого, в интенсификации функций, обеспечивающих жизнеспособность особей. При этом для поддержания гомеостаза внутренней среды инвазированные особи нуждаются в более радикальной перестройке процентного соотношения разных категорий гемоцитов по сравнению с моллюсками незараженными.

Заключение

У *P. purpura*, инвазированных трематодой *E. aconiatum*, цито- и кариометрическим сдвигам подвержены только гранулированные гемоциты — эозинофильные микрогранулоциты и базофильные гранулоциты. Следствием инвазии является изменение линейных размеров и объема как самих клеток, так и их ядер, а также значений ядерно-цитоплазматического индекса.

При инвазии увеличивается количество гемоцитов в 1 мм³ гемолимфы и изменяется процентное соотношение гемоцитов разных категорий.

Под влиянием ионов цинка водной среды гистометрические нарушения охватывают все категории гемоцитов. Однако у прогемоцитов они касаются только размеров клеток и их ядер и наблюдаются лишь при концентрации, соответствующей 10 ПДК ионов цинка. У эозинофильных микрогранулоцитов и базофильных гранулоцитов они относятся ко всем исследованным гистометрическим показателям и регистрируются при более низких (0,5—5 ПДК) концентрациях токсиканта.

Пребывание моллюсков в токсической среде сопровождается увеличением количества гемоцитов в 1 мм³ их гемолимфы, растущим с повышением концентрации токсиканта (особенно сильно у инвазированных *P. purpura*). Изменения процентного соотношения разных категорий гемоцитов носят одинаковый характер у всех подопытных животных, но ярче выражены у инвазированных особей.

**

Наведено відомості щодо впливу на мірні показники гемоцитів і деякі кількісні гематологічні особливості P. purpura у нормі і інвазованих трематодою E. aconiatum при 14-добовому перебуванні їх у середовища із вмістом іонів цинку у концентраціях, які відповідають 0,5, 2, 5 і 10 ГДК (ГДК — токсикологічна). За інвазії змінюються лінійні розміри і об'єм гранульованих гемоцитів і їхніх ядер, кількість гемоцитів в 1 мм³, а також кількісне співвідношення гемоцитів різних категорій. Іони цинка водного середовища (0,5—5 ГДК) викликають у еозинофільних мікрогранулоцитів і базофільних гранулоцитів зрушення всіх гистометричних показників, у той час як у прогемоцитів вони стосуються лише розмірів клітин і їхніх ядер і спостерігаються за вищої концентрації токсиканта — 10 ГДК. Усі токсикологічні зрушення яскравіше виражені у інвазованих особин.

**

The cells of a haemolymph of P. purpura are presented by three phyla of haematocytes (prohaemocytes, eosinophils microgranulocytes, bazophilic granulocytes) and vesicular cells. As result of an invasion of P. purpura by a trematode Echinoparyphium aconiatum

there are the changes of the linear dimensions both volumes of cells and their nucleoses but only in granulous haematocytes. Besides the augmentation of quantity of haematocytes in 1 mm³ of a haemolymph and the percentage interrelation of quantity of haematocytes of different types are watched. Under effect of ions of zinc in prohaemocytes only linear dimensions of cells and their nucleoses (at 10 MPCns toxicant) are changed. In granulous haematocytes the abnormalities of all histometrical and haematological parameters are marked. All cyto-, cariometrical and haematological alterations are more brightly expressed in infected mollusks than in non-invasion mollusks, and occur usually by more low concentrations.

**

1. Алексеев В.А. Основные принципы сравнительно токсикологического эксперимента // Гидробиол. журн. — 1981. — Т. 17, № 3. — С. 92—100.
2. Биргер Т.И. Метаболизм водных беспозвоночных в токсической среде. — Киев: Наук. думка, 1979. — 190 с.
3. Гинецинская Т.А., Добровольский А.А. К фауне личинок трематод пресноводных моллюсков дельты Волги. Ч. 2. Эхиностоматидные церкарии (семейство Echinostomatidae) // Тр. Астрахан. заповедника. — 1964. — № 9. — С. 64—104.
4. Горальський Л.П., Хомич В.Т., Кононський О. И. Основи гістологічної техніки і морфо-функціональні методики дослідження у нормі і патології. — Житомир: Полісся, 2005. — 288 с.
5. Гусева Т.В., Молчанова Я.П., Заша Э.А. и др. Гидрохимические показатели состояния окружающей среды. — М.: Эколайн, 2000. — 127 с.
6. Давыдов С.Л., Тагасов В.И. Тяжелые металлы как супертоксиканты XXI века. — М.: РУДН, 2002. — 140 с.
7. Заварзин А.А. К сравнительной гистологии крови и соединительной ткани. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. — 378 с.
8. Заварзин А.А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. — М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1953. — 716 с.
9. Згун В.І. Личинки трематод в прісноводних молюсках України. — К.: Вид-во АН УРСР, 1961 — 141 с.
10. Лакин Б. Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1973. — 343 с.
11. Маляревская А.Я. 1985 Биохимические механизмы адаптации гидробионтов к токсическим веществам // Гидробиол. журн. — 1985. — Т. 21, № 3. — С. 70—82.
12. Стагниченко А.П. Прудовиковообразные (пузырчковые, витушковые, катушковые). — Киев: Наук. думка, 1990. — 290 с.
13. Ташкэ К. Введение в количественную морфологию. — Бухарест: Изд-во АН СРР, 1980. — 191 с.
14. Хлебович В.В. Акклимация животных организмов. — Л.: Наука, 1981. — 136 с.
15. Черногоренко-Бігулина М. І. Фауна личинкових форм трематод в молюсках Дніпра. — К.: Вид-во АН УРСР, 1958. — 107 с.
16. George W.C., Ferguson I.H. The blood of gastropod mollusks // J. Morphol. — 1950. — Vol. 21. — P. 70—82.
17. Lie K.I., Heyneman D., Yan P. The origin of amebocytes in *Biomphalaria glabrata* // J. Parasitol. — 1975. — Vol. 61 (113). — P. 574—576.

18. Müller G. Morphologie, Lebensablauf und Bildungsort von *Lymnaea stagnalis* L. // Z. zeliforsch. — 1956. — Vol. 44. — P. 519—556.
19. Nolf P. Contribution a l'etude de la coagulation du sang (6^e mém.). Le sang des invèrtebrès contient de la thrombine? // Arch. Intern. Physiol. — 1909. — Vol. 7. — P. 246—251.
20. Pan C.T. The general histology and topographic microanatomy of *Australorbis glabratus* // Bull. Mus. Compar. Zool. Harv. College. — 1958. — Vol. 119. — P. 238—299.
21. Vostal Z. Prispèvek k cytologii ulitnikov (Gastropoda) // Biologia (ČSSR). — 1969. — Vol. 24. — P. 384—392.

Житомирский государственный университет

Поступила 26.09.10