

**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ГІДРОБІОЛОГІЇ**

На правах рукопису

КРАСУЦЬКА НАТАЛІЯ ОЛЕКСАНДРІВНА

УДК 574.63:[[594:576.89]]:504.055

**ВПЛИВ ТЕМПЕРАТУРИ НА СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ
ХАРАКТЕРИСТИКИ СИМБІОЦЕНОЗІВ ДЕЯКИХ ВИДІВ МОЛЮСКІВ**

03.00.17 – Гідробіологія

**Дисертація на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук**

Науковий керівник –
доктор біологічних наук,
старший науковий співробітник
Юришинець Володимир Іванович

Київ – 2017

ЗМІСТ	
ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ	4
ВСТУП	5
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ	12
1.1. Роль температурного фактору у життєдіяльності симбіоценозів молюсків як компонентів прісноводних екосистем різного типу	
1.2. Вплив температури та паразитів на біохімічні показники гідробіонтів	29
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ	37
2.1. Фізико-географічна та гідробіологічна характеристика деяких досліджуваних водойм	
2.2. Об'єкти дослідження	38
2.3. Методи дослідження молюсків та їх симбіонтів	41
2.4. Схема експериментальної постановки досліджу	44
2.5. Методи дослідження мінливості симбіотичних війчастих	46
2.6. Еколого-фізіологічні та біохімічні методи дослідження симбіоценозів молюсків під впливом температури водного середовища	46
РОЗДІЛ 3. Симбіоценози молюсків та особливості їхніх перебудов за умов впливу підвищеної температури.	50
3.1. Дослідження структурно-функціональних змін у симбіоценозах молюсків <i>Viviparus viviparus</i> L. під впливом температурного фактору	
3.1.1. Зміна маси молюсків <i>Viviparus viviparus</i> за підвищення температури та впливу трематод	51
3.1.2. Вплив підвищення температури та трематод на статеву та генеративну структуру популяцій молюсків <i>Viviparus viviparus</i>	54
3.1.3. Зміни показників інвазії молюсків <i>Viviparus viviparus</i> трематодами під впливом температури	61
3.1.4. Вплив підвищення температури на структуру геміпопуляцій деяких видів трематод молюсків <i>Viviparus viviparus</i>	76

3.2. Угрупування мезобіонтних інфузорій перлівницевих за умов впливу температурного чинника	88
РОЗДІЛ 4. Симбіоценози прісноводних молюсків у модельних екосистемах.	103
4.1. Симбіотичні організми домінантних видів двостулкових та черевоногих молюсків системи Конінських озер (Польща)	
4.2. Індукована температурою міжпопуляційна мінливість одноклітинних та багатоклітинних симбіонтів в умовах водоймів-охолоджувачів Хмельницької АЕС та системи Конінських озер (Польща)	110
Розділ 5. Вплив температури на біохімічні показники інвазованих та неінвазованих молюсків.	120
5.1. Залежність швидкості споживання кисню молюсками <i>Viviparus viviparus</i> та інтенсивності їхнього обміну від інвазії партенітами трематод і температури водного середовища	
5.2. Вплив трематодної інвазії на активність сукцинатдегідрогенази в тканинах молюсків <i>Viviparus viviparus</i> за різної температури водного середовища	128
УЗАГАЛЬНЕННЯ	137
ВИСНОВКИ	140
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	142

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

АЕС – атомна електростанція
АТР – аденозинтрифосфорна кислота
БК – бурштинова кислота
ВО – водойма-охолоджувач
ДНК – дезоксирибонуклеїнова кислота
ЕІ – екстенсивність інвазії
ІІ – інтенсивність інвазії
МС – материнська спороциста
НАД- – нікотинамідаденіндинуклеотид
ПВ – природна водойма
СДГ – сукцинатдегідрогеназа
ТЕС – теплова електростанція
ФАД – флавінаденіндинуклеотид
ХАЕС – Хмельницька атомна електростанція
ЦТК – цикл трикарбонових кислот
L – довжина
W – ширина
mtc – метацеркарія
TSR – temperature size rule

ВСТУП

Актуальність теми

За даними Національного комітету з астронавтики і дослідження космічного простору Інституту космічних досліджень НАСА імені Годдарда за останніх 100 років температура поверхні Землі зросла на $0,8^{\circ}\text{C}$, за останні десятиліття на $0,3\text{--}0,4^{\circ}\text{C}$ [<http://data.giss.nasa.gov/gistemp/graphs/>]. Підвищення загальнорічних температур повітря, постійний притік додаткового тепла у водойми та зниження їх прозорості є результатом діяльності людини та призводить до зміни одного з головних фізичних факторів водного середовища – температури води. Відомо, що штучне підвищення температури у водоймі проявляється не тільки в збільшенні теплового запасу і підвищенні середньорічної температури води у водоймі, а й у зміні гідрологічного, гідрохімічного і гідробіологічного режимів у водоймах. Зміни клімату впливають на всю біоту, в тому числі й на паразитів.

У зв'язку з постійним зростанням антропогенного тиску на внутрішні водойми зростає увага дослідників до невід'ємної складової макрозообентосу – моллюсків [44, 103, 135]. Завдяки їхній здатності концентрувати в своєму організмі у відчутних кількостях токсичні речовини, моллюсків почали використовувати для визначення загального рівня забрудненості водного середовища токсикантами та важкими металами як нетрадиційні тест-об'єкти [34, 91, 119, 136]. На сьогодні моллюски є об'єктами численних еколого-фізіологічних та біохімічних досліджень. При цьому експериментальні дослідження не завжди враховують особливості моллюсків та їхніх паразитів, що не дає дослідникам змогу вірогідно виділити реакції на зміну умов середовища хазяїв та їхніх паразитів окремо чи паразитарної системи загалом. Паразитичні організми різних систематичних груп (інфузорії, трематоди, кліщі та ін.) є невід'ємними складовими симбіоценозів моллюсків та складають суттєвий вплив на організм та популяції хазяїв. Зокрема представники класу *Trematoda* становлять науковий інтерес, насамперед

через присутність серед них небезпечних збудників захворювань людини і тварин – таких, як *Fasciola hepatica* Linnaeus, 1758, *Opisthorchis felinus* Rivolta, 1884, *Metagonimus yokogawai* Takahashi 1929 шистосоми та багато інших [49, 51, 163, 164, 176, 182, 187, 216, 223, 236]. Крім того, складні життєві цикли, характерні для трематод, роблять їх цікавим об'єктом фундаментальних досліджень загальнобіологічного напрямку, у тому числі присвячених аналізу взаємовідносин паразитів і хазяїв на популяційному рівні. На жаль, вивчення сезонних змін у геміпопуляціях партеніт трематод у популяціях моллюсків-хазяїв у більшості випадків обмежене аналізом динаміки зараженості хазяїна. Очевидно, що такий підхід не дає змоги уявити повну картину сезонних змін в угрупованнях партеніт, оскільки в цьому випадку не враховують динаміку локальних геміпопуляцій. Опубліковані досі роботи, присвячені аналізу сезонної динаміки локальних геміпопуляцій партеніт трематод, демонструють перспективність цього підходу [6, 25, 190].

Зміна температурного режиму водойм впливає на структурно-функціональні характеристики всієї біоти, зокрема і моллюсків, та на їхніх симбіонтів, у тому числі і паразитів, наслідком чого може бути дисбаланс паразито-хазяїнних відносин, а саме спалах численності паразитів, зміна видового складу паразитофауни, в тому числі за рахунок появи інвазивних видів, епізоотії серед хазяїв і навіть їх загибель, у результаті чого можливий перехід симбіотичного угруповання в новий, іноді менш стійкий стан [75].

Отже, дослідження впливу температурного фактора на симбіоценози моллюсків нині є важливим не лише для прогнозування поведінки таких складних систем за умов глобального потепління, а й у використанні їх як чутливих тест-об'єктів на зміну якості водного середовища, зокрема на термофікацію.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами

Дисертаційну роботу виконували у лабораторії гідропаразитології відділу санітарної гідробіології Інституту гідробіології НАН України в межах таких науково-дослідних тем:

1) бюджетних тем ІГБ НАНУ №86 «Розробка інтегральних показників еколого-санітарного стану гідроекосистем на основі вивчення біотичної різноманітності» (№ держреєстрації 0101U004990); №98 «Санітарно-гідробіологічна оцінка стану та прогноз наслідків техногенного впливу на водні екосистеми із застосуванням методології екоіндикації» (№ держреєстрації 0106U002146); №102 «Оцінка стану транскордонних річкових басейнів на основі біомаркерів, з метою збереження та відновлення біорізноманіття» (№ держреєстрації 0107U000792); №111 «Санітарно-гідробіологічний стан водних об'єктів урбанізованих територій» (№ держреєстрації 0111U000075);

2) науково-дослідної роботи за грантом НАН України для молодих учених №105 «Паразити моллюсків як біомаркери стану водного середовища» (№ держреєстрації 0107U007160);

3) проекту «Communities of parasitic ciliates of mollusks from anthropogenic changes water bodies» стипендіальної програми фонду ім. Ю. Мянвського (Варшава, Польща).

Мета і завдання досліджень

Метою роботи було з'ясувати особливості структурно-функціональних перебудов симбіоценозів моллюсків за умов підвищення температури водного середовища.

Для досягнення поставленої мети необхідно було такі завдання:

дослідити видовий склад та перебудови у структурі досліджуваних симбіоценозів (зміна інтенсивності інвазії (ІІ) та розмірів паразитів; зміна приросту маси та поведінкових реакцій хазяїв) при підвищеній температурі водного середовища;

з'ясувати функціональні характеристики досліджуваних симбіоценозів (інтенсивність обміну, швидкість споживання кисню, вміст

загального білка та активність сукцинатдегідрогенази (СДГ)) за умов підвищеної температури;

визначити особливості досліджуваних симбіоценозів у водоймах, які зазнають антропогенного підвищення температури, на прикладі водойм-охолоджувачів;

дати загальну характеристику структурно-функціональним змінам досліджуваних симбіоценозів при підвищеній температурі водного середовища.

Об'єкт дослідження – симбіоценози молюсків за впливу температурного чинника.

Предмет дослідження – екстенсивність та інтенсивність інвазії молюсків симбіонтами, фізіолого-біохімічні та морфологічні показники молюсків та їх симбіонтів.

Методи дослідження: гідробіологічні, паразитологічні, біохімічні.

Наукова новизна одержаних результатів

Вперше показано, що підвищення температури водного середовища викликає різнорівневу зміну структури симбіоценозів молюсків за рахунок адаптаційних перебудов в організмі хазяїв та симбіонтів, проявом чого є зміна активності ферментів, швидкість споживання кисню, виникнення міжпопуляційної мінливості.

Вперше виявлено статистично достовірні відмінності приросту маси молюсків при різному температурному режимі та характері інвазії трематодами.

У водоймах-охолоджувачах енергетичних водних об'єктів вперше виявлено індуковану зростанням температури водного середовища міжпопуляційну мінливість як одноклітинних (інфузорії роду *Conchophthirus*), так і багатоклітинних (трематода *Aspidogaster conchicola* Baer, 1827) симбіонтів.

Вперше виявлено зміни швидкості споживання кисню, активності СДГ та вмісту загального білка у молюсків при сукупній дії підвищення температури та інвазії різними видами трематод.

Практичне значення отриманих результатів

На практиці результати роботи можна використовувати: 1) для вирішення завдань, пов'язаних із удосконаленням системи оцінки ступеня антропогенної трансформації водойм за рахунок відокремлення змін природного характеру від індукованих підвищенням температури водного середовища; 2) для вдосконалення гідробіологічного моніторингу водойм-охолоджувачів енергетичних об'єктів з метою запобігання виникненню епізоотій та інших негативних наслідків для паразитологічної та санітарно-епідеміологічної ситуації; 3) при побудові прогностичних сценаріїв трансформації водних екосистем у відповідь на зміни клімату, пов'язані з підвищенням температури.

Теоретичні положення та практичні результати роботи можуть бути використані для навчання фахівців з біологічного, екологічного, ветеринарного напрямів підготовки вищих навчальних закладів III–IV рівнів акредитації.

Особистий внесок здобувача

Дисертаційна робота є самостійним дослідженням, яке автор виконувала у період з 2005 по 2016 роки. Участь автора цієї роботи полягала у виконанні завдань, визначених метою дисертаційної роботи, опрацюванні огляду наукової літератури, проведенні польових, експериментальних досліджень, аналізі й узагальненні отриманих результатів і у формулюванні висновків. У роботах, надрукованих в співавторстві, здобувачеві належить істотна частка у виконанні цілей і завдань виконаних досліджень, а також в аналізі та інтерпретації даних.

Апробація результатів дисертації

Основні положення дисертаційної роботи були представлені на таких міжнародних наукових, науково-практичних конференціях та

семінарах: XXI Krajowe Seminarium Malakologiczne (Toruń-Ciechocinek, 2005 r.); XXII Krajowe Seminarium Malakologiczne (Huta Szklana, 2006 r.); Міжнародна наукова конференція «Сучасні проблеми гідробіології» (Херсон, 2006 р.); III Міжнародна наукова конференція студентів і аспірантів (Львів, 2007 р.); V Международная научно-практическая конференция молодых ученых по проблемам водных экосистем (Севастополь, 2007 р.); III Міжнародна конференція молодих вчених «Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution» (Odesa, 2007); XXIII Krajowe Seminarium Malakologiczne (Siedlce, 2007 r.); XXIV Krajowe Seminarium Malakologiczne (Gdańsk, 2008 r.); XIV Конференція Українського наукового товариства паразитологів (Ужгород, 2009 р.); XXV Krajowe Seminarium Malakologiczne (Boszkowo, 2009 r.); II Международная школа-конференция «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология» (Россия, Борок, 11–14 ноября 2013 г.); I–III Науково-практична конференція для молодих вчених «Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем» (Київ, 2013, 2015, 2016 pp.); V Міжнародна малакологічна конференція «Моллюски: результаты, проблемы і перспективи досліджень» (Житомир, 2016).

Матеріали дисертації були доповідями на засіданнях Вченої Ради Інституту гідробіології НАН України як звіти стипендіата Президента України та проекту молодих вчених за грантом НАНУ (2006–2008) та грантом ім. Ю. Мянєвського, Польща (2007).

Публікації

За матеріалами дисертаційної роботи опубліковано 25 наукових праць, до яких входить 1 колективна монографія, 9 статей у фахових наукових журналах, з них 3 – у виданнях іноземних держав, які внесені до міжнародних наукометричних баз, решта – в інших наукових журналах, матеріалах наукових конференцій та з'їздів.

Структура та обсяг дисертації

Дисертаційна робота складається зі вступу, 5 розділів, висновків та списку використаних джерел. Загальний обсяг роботи – 170 сторінок, з яких загального тексту – 141 сторінок. Список використаних джерел містить 249 джерел, з них іноземних – 83. Робота ілюстрована таблицями та рисунками.

Робота виконана під керівництвом доктора біологічних наук, старшого наукового співробітника В. І. Юришинця.

РОЗДІЛ 1

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Роль температурного фактора у життєдіяльності симбіоценозів молюсків як компонентів прісноводних екосистем різного типу

Відомо, що оптимум для організму – це найбільш сприятливі умови для його життєдіяльності, протікання фізіологічних процесів або біохімічних реакцій [29]. Оскільки гідробіонти є екзотермними тваринами, то саме температура водного середовища значною мірою визначає швидкість перебігу їх основних життєвих процесів (швидкість обміну, сезонні зміни метаболізму, швидкість фільтрації води, швидкість росту) і, відповідно, впливає на динаміку численності та енергетичний баланс популяції молюсків [3]. Так, зростання температури води від зимового мінімуму до літнього максимуму супроводжується інтенсифікацією обміну речовин та швидкості росту молюсків, оптимальні для розвитку та розмноження прісноводних молюсків величини температури спостерігаються влітку. Коли настає осіннє похолодання, молюски намагаються мігрувати на глибину водойми, зариваються в ґрунт і впадають у заціпеніння [42]. Молюски, порівняно з наземними тваринами, є більш стенотермні: від 4° до 35°C – температурний інтервал, в якому може існувати переважна більшість прісноводних молюсків. Однак при температурі понад 30°C відбувається елімінація молюсків роду *Dreissena* та *Unio*, із можливою заміною популяцій двостулкових молюсків в зонах максимального підігріву за рахунок видів-вселенців, наприклад *Sinanodonta woodiana* у системі Конінських озер, які можуть існувати і при 42°C [104, 168]. Загалом оптимальною температурою для молюсків вважають передусім ту, яка є найбільш сприятливою для їх репродуктивної функції, а це інтервал від 22 до 26°C; для молюсків з регіонів з більш теплим кліматом цей діапазон є ширшим [187].

Проблема термофікації водойм є складовою актуальної проблеми загального потепління клімату планети. Постійний притік додаткового тепла у водойми, зниження їх прозорості, підвищення загальнорічних температур повітря є результатом діяльності людини та призводить до зміни одного з головних фізичних факторів водного середовища – температури води. Літературні дані свідчать, що штучне підвищення температури у водоймі проявляється не тільки в збільшенні теплового запасу й підвищенні середньорічної температури води у водоймі, а й у зміні гідрологічного, гідрохімічного і гідробіологічного режимів цих водойм [20]. Зміни гідробіологічного режиму внаслідок термофікації водойм можуть проявлятися у стимулюванні розвитку окремих гідробіонтів, у сприянні збільшенню кормової бази для риб. Ці чинники підсилюють процеси самоочищення водойм, прискорюючи фізико-хімічні процеси мінералізації органічної речовини внаслідок масового розвитку рослинності і додаткового збагачення води киснем за рахунок процесів фотосинтезу. Водночас підвищення запасу тепла у водоймі та посилений розвиток низки груп гідробіонтів, у тому числі бактерій, водоростей і вищої водної рослинності, призводить до евтрофікації водойм з усіма негативними для цього процесу наслідками.

У світі існують численні підприємства промисловості та енергетики, які скидають у природні водойми велику кількість підігрітої води. При цьому виникають ділянки з локальним термічним забрудненням у річках, озерах, водосховищах та морях. Крім того, накладання глобального потепління клімату на локальне термічне забруднення може призвести до загибелі гідробіонтів навіть при нормативному скиді підігрітої води, що свідчить про необхідність перегляду деяких норм скиду теплої води у природні водойми [20]. Варто зауважити, що зарегулювання річок також може призвести до потепління середовища мешкання гідробіонтів за рахунок створення великої кількості мілководних ділянок.

Нині майже всю електроенергію у світі продукують теплові та атомні електростанції, котрі є великими водоспоживачами. Вони розсіюють значну кількість тепла у зовнішнє середовище, переважно з підігрітими циркуляційними водами, які поступають у водойми-охолоджувачі або природні водойми комплексного застосування. Комплекс факторів, якими ТЕС й АЕС впливають на екосистеми водойм-охолоджувачів, чинить як пряму, так і непряму дію на біоту всіх рівнів організації (від особини до біоценозу), що в результаті впливає на якість води у водоймах, що приймають підігріті води. У водоймах-охолоджувачах утворюється високогетерогенне біотичне середовище для гідробіонтів. Крім того, системи техводозабезпечення є специфічними біотопами для розвитку різних гідробіонтів [129]. Так, комплексне вивчення гідрологічного, гідрохімічного та гідробіологічного режимів у перші роки становлення Ладизинської ГРЕС засвідчило, що вплив скинутих підігрітих вод на гідрологічний режим проявився насамперед у зміні температурного режиму води і теплового балансу водойми, а також у збільшенні швидкості потоків і турбулентності води. При проходженні через систему охолодження ТЕС вода нагрівалася на 6–10°. Такі умови спричинили обростання скидного каналу Ладизинської ГРЕС великою кількістю червононогих передньозябрових молюсків *Valvata piscinalis* (O. F. Müller), які поширені у водоймах-охолоджувачах ТЕС. Матеріали досліджень показали, що процеси деструкції, в яких беруть участь масові представники бентосу, інтенсивніше (в 1,5–2,7 раза) протікають у підігрітій ділянці, ніж у контрольній, при різниці температури в середньому 5° [21].

Більшість ектотермних тварин демонструють зворотну залежність між температурою та розміром тіла. Це явище, відоме як правило «температура–розмір» («temperature size rule» – TSR). Існує декілька конкуруючих гіпотез для пояснення його виникнення. Одні дослідники схиляються до гіпотези, що температура чинить неминучий біофізичний вплив на темпи росту і диференціювання, інші ж пропонують сприймати TSR як адаптацію, яка

може проявлятися за допомогою різноманітності механізмів у різних таксонів.

Деякі дослідники вважають правило TSR універсальним. Вирахувано навіть величину зменшення об'єму клітин протист залежно від підвищення температури – лінійне зменшення 2,5% об'єму на 1°C [171]. Таку зворотну залежність пояснюють дві гіпотези: 1) ресурсне обмеження: відношення запасів до витрат обмежених ресурсів (перш за все енергії, кисню, біогенних елементів) знижується із зростанням температури, а менші клітини більш ефективно використовують обмежені ресурси (реалізація загального правила відношення об'єму клітини та площі її поверхні); 2) «гіпотеза складного відсотка» (compound interest hypothesis), яка походить з еволюційної концепції: при підвищенні температури адаптивно збільшується приріст популяції перш за все за рахунок зростання частки особин менших розмірів, які розвиваються швидше за особин більших розмірів.

Деякі автори зауважують, що негативний взаємозв'язок «температура–розміри» не залежить від таксонів, ареалів та способів харчування або поєднання цих чинників [171]. Також існує протилежний погляд, що знайшов експериментальне підтвердження [242, 243]. Твердження, що всі члени однакової функціональної організації, в тому числі рослиноїдні джгутиконосці (автотрофи), реагують однаково на температурні зміни, вирішили перевірити дослідженням темпів росту, змін розмірів клітин, продуктивності в'їчастих роду *Urotricha* в діапазоні температур від 5° до 30°C. Дослідження показали, що: 1) в'їчасті види в межах одного роду можуть по-різному реагувати на дію температури (це означає, що розглядати в'їчастих як окрему єдину функціональну групу є спрощенням); 2) клони, ізолювані в лабораторній культурі одного виду, ізолювані за єдиним місцезнаходженням, відрізняються в малих межах; 3) клони, ізолювані за різним місцезнаходженням, що належать до однакових видів, значно відрізняються своїм реагуванням на підвищення температури [242].

На сьогодні існують фрагментарні дані про суттєвий вплив скиду тепловими електростанціями великих мас підігрітих вод на симбіоценози гідробіонтів. Результати експериментальних досліджень свідчать, що під впливом теплих вод представники родів *Bothriocephalus*, *Ligula* та, меншою мірою, *Triaenophorus* можуть інтенсивно розмножуватися та викликати спалахи цестодозів риби у водоймах-охолоджувачах. Причиною такого впливу вважають прискорення розвитку планктонних та бентичних безхребетних, які є проміжними хазяями цих паразитів [126].

В умовах глобального потепління водойми-охолоджувачі енергетичних об'єктів є зручними модельними екосистемами для дослідження впливу антропогенного підвищення температури на симбіоценози гідробіонтів. Так, були проведені дослідження симбіофауни моллюсків водойми-охолоджувача Хмельницької АЕС (з 2005 по 2007 р.), у результаті яких було виявлено 9 видів трематод різних таксономічних груп, які є поширеними паразитами амфібій та риби [162]. Під час досліджуваного періоду симбіофауна легеневиких червононогих моллюсків була типовою для лімнічних водних об'єктів України [60], тоді як відмінності виявлені у симбіотичних угрупованнях перлівницевих. Варто відзначити, що величини екстенсивності зараження перлівницевих інфузоріями роду *Conchophthirus* – поширеними коменсалами – в природних умовах зазвичай сягають 80–100% [59, 165, 166, 184, 231]. У перлівницевих же з водойми-охолоджувача ХАЕС показники інвазії цими інфузоріями були суттєво меншими і знижувались, під впливом властивого для цього типу водойм термічного режиму, у таких роках (2005 р.: ЕІ 50-70%, ІІ понад 1 тис. екз./особину; 2007 р.: одиничні випадки із низькою ІІ) [162].

Паразити – звичайні складові біоценозу, що пов'язані не лише з організмом хазяїна, а й з певним комплексом кліматичних, гідробіологічних, ґрунтових умов, а також із фауною проміжних хазяїв та історичними умовами конкретного регіону. Їхня присутність, як співчленів природних екосистем, виконує в них функції стабілізаторів і регуляторів численності популяції хазяїв, а також відіграє важливу роль в мікроеволюції хазяїв,

оскільки здатні прискорювати метаболічні процеси та механізми мікроеволюції вільноживучих представників біоти [10, 113, 148, 180]. Ця діяльність паразитів запобігає деградації екосистем. При цьому паразит і хазяїн взаємодіють як дві біологічні системи, діяльність яких направлена на збереження загального гомеостазу [11]. Крім цього, паразити мають важливе значення для збереження біорізноманіття, а саме: визначають динаміку популяції хазяїна, впливають на міжвидову конкуренцію та спричиняють істотний вплив на деякі харчові ланцюги. Існує думка, що здоровою вважається саме та екосистема, яка має більше видове різноманіття паразитів [193, 206, 215, 220].

Модель «моллюск–трематода» є привабливою для вивчення хазяїнно-паразитних відносин, оскільки саме моллюски, зокрема прісноводні, є хазяями понад 60 видів дигенетичних сисунів [44, 55, 83, 145, 146, 178, 188, 192, 237]. Для трематод характерні складні життєві цикли, що робить їх вкрай цікавим об'єктом для фундаментальних досліджень загальнобіологічного напрямку, у тому числі й присвячених аналізу взаємин паразитів і хазяїв на популяційному рівні. Такі взаємодії відбуваються в межах паразитарних систем, ядром яких є популяція паразита, що охоплює всі стадії його розвитку і всі пов'язані з нею популяції різних хазяїв [9].

Для аналізу хазяїнно-паразитних відносин на рівні популяції важливою є класифікація за характером впливу паразита на організм хазяїна. За Галактіоновим В. К. та Добровольським А. А. виділяють 3 основні групи паразитарної дії [26]. Перші дві групи впливають передусім на чисельність та демографію популяцій хазяїв, остання – на їхню просторово-часову структуру. Перша група прямо або опосередковано призводить до смерті хазяїна і має 3 градації. Відповідно до градацій для цієї групи важливе значення мають такі чинники: стратегія розмноження паразита, інтенсивність зараження та фактори зовнішнього середовища, під впливом яких змінюється резистентність хазяїв, а також фізіологічний стан моллюска-хазяїна. Друга

група призводить до змін репродуктивної здатності хазяїв (феномен паразитарної кастрації), а третя група – до змін у поведінці хазяїв.

Варто зауважити, що розрізняють дві стратегії паразитизму сучасних партеніт. Від них залежить ступінь та характер впливу трематод на організм молюска [46].

У першому випадку формуються мікрогеміпопуляції пролонгованого типу, коли тривалість існування паразито-хазяїнної системи компенсується низькою плодючістю партеніт. Цей тип широко представлений у архаїчних трематод (*Fasciolidae*, *Paramphistomidae*, *Echinostomatidae*, *Psilostomatidae* і ін.), а також у рядах *Schistosomatida* і *Strigeidida*. Головною особливістю дочірніх партеніт цих трематод є перевизначення типу відтворених нащадків: поряд із церкаріями, які переважно покидають молюска, партеніти можуть відтворювати собі подібних. Така здатність забезпечує самопоповнення зрілої мікрогеміпопуляції. Проте існування такого угруповання фактично обмежене термінами життя молюска-хазяїна [24, 26, 191].

За другої стратегії паразитизму формується мікрогеміпопуляція лімітованого типу, в якій кількість поколінь партеніт суворо детермінована і не перевищує двох: на зміну материнській спороцисті (МС) приходить лише одна генерація дочірніх спороцист. Такий тип характерний для *Cercaria pugnax* La Valette та деяких інших трематод (група *Xiphidiocercaria*). Ця стратегія розвитку партеніт зводиться до формування сотень дочірніх спороцист, в яких розвивається велика кількість церкарій. Кількість дочірніх спороцист досягає максимуму до кінця розмноження МС, а після припинення цього процесу вона може тільки зменшуватися в результаті загибелі окремих особин. Дочірні спороцисти цього виду трематод нерухомі, локалізуються в гонаді та гепатопанкреасі, вони харчуються завдяки поглинанню необхідних їм речовин через покриви. Проте церкарії є активними, відповідно не можна відкидати їхній патогенний вплив на організм хазяїна при міграції у водне середовище.

Ступінь впливу партеніт трематод на стійкість молюсків-хазяїв до факторів зовнішнього середовища залежить від характеру взаємовідносин між компонентами конкретних систем «паразит–хазяїн». Була виявлена деяка загальна закономірність: види трематод, які мають у своєму життєвому циклі активну фазу в зовнішньому середовищі (церкарія), впливають більш негативно на резистентність заражених молюсків, ніж ті види трематод, личинки яких розвиваються до фази метацеркарій (характерно для паразито-хазяїнної системи партеніти групи мікрофаллід «*rugmaeus*» та літоральних молюсків) [25, 27].

Обидві стратегії паразитизму мають свої переваги і недоліки, але тільки стійкість конкретних життєвих циклів у природі може говорити про їхню ефективність [6].

Розглянемо деякі особливості циклу розвитку партеніт трематод род. *Echinostomatidae*, які є важливими завдяки своєму впливу на організм молюска. Після проникнення в тканини молюска мірацидій дає початок першому партеногенетичному поколінню – материнській спороцисті. Партеніти першого покоління, найімовірніше, не роблять істотного патогенного впливу на молюска, оскільки їх кількість дуже незначна. Розташувались безпосередньо біля проток лакуарної системи (зябра, серце та органи травної системи), материнська партеніта дає початок дочірньому поколінню редій. Останні поширюються зі струмом гемолімфи по організму хазяїна і локалізуються в гепатопанкреасі та, за більшої інтенсивності ураження, в гонаді. Оскільки гепатопанкреас є «енергетичною станцією» організму, то наслідки ураження для інвазованої особини будуть більш суттєвими, ніж дисфункція статевої системи. Материнські редії продукують тільки дочірні редії, які, своєю чергою, можуть відтворювати не тільки редії, а й церкарії. Тривалість перебування на стадії редії в молюску становить 65–85 діб [30].

Розрізняють фізіологічний та механічний патогенні впливи партеніт трематод на організм хазяїна. Перший тип охоплює передусім енергетичні

затрати хазяїна та екскрецію токсичних продуктів метаболізму. Другий тип патогенезу обумовлений механічним тиском, який здійснюють ростучі партеніти на тканини та органи хазяїна. Так, швидко збільшені в розмірах редії перетягують просвіти порожнини травної залози і закупорюють лакуарну систему моллюска. Така паразитарна емболія призводить до фізіологічних порушень, і як наслідок спостерігається погіршення газообміну і накопичення метаболітів в ізольованих ділянках, що може призвести як до локальної деградації клітин і тканин, так і до атрофії ділянок органів [32]. Крім того, було зауважено, що не тільки локалізація партеніт трематод впливає на організм-хазяїна, значення мають також розміри самих партеніт. Так, інвазія великими і дуже рухливими редіями-гістофодами *Bunocotyle progenetica* Chabaud & Buttner завдає значно більшої шкоди організму хазяїна, ніж інвазія дрібними і малорухомими редіями-гематофодами [78]. Рівень патогенезу неабиякою мірою може залежати і від особливостей біології личинок гермафродитного покоління. У трематод род. *Echinostomatidae* перенесення інвазії від першого проміжного хазяїна до наступного здійснюється шляхом формування личинки, яка або покидає першого хазяїна (церкарія, час життя близько 28 год.), або інцистується в його організмі (метацеркарія, час життя в другому проміжному хазяїні 1,5–3,5 року, локалізація – епітелій мантийної порожнини). Масовий вихід церкарій супроводжується перфорацією великих ділянок покривів хазяїна, що створює небезпеку інфікування іншими потенційними патогенами – грибами і бактеріями. Крім того, церкарії, які «заблукали», здатні закупорювати просвіти гемоцелю в районі перикарда й нирок і цим порушувати нормальний лімфотік. Також важливо зауважити, що енергетичні затрати на «експорт» личинок є вищими, ніж на їх «зберігання», і, як результат, ті види трематод, які мають у життєвому циклі церкарію, можуть бути більш патогенними [27, 32].

Хоча характер формованого потомства визначається стратегією розмноження, все ж слід зазначити, що різні фактори, як біотичні, так і

абіотичні, можуть змінювати швидкість процесу розвитку, а також можуть позначатися на інтенсивності розмноження, розмірах ембріонів і т. ін. [1, 40]. Так, результати досліджень впливу температури на розвиток *Schistosoma japonicum* в межах молюска-хазяїна показали скорочення латентного періоду трематоди за підвищеної температури, що може призвести до збільшення як інтенсивності, так і зони поширення шистосоміазу [183]. Скорочення латентного періоду за підвищеної температури спостерігали у *S. mansoni*, а також у різних видів трематод родин *Plagiorchiidae*, *Fasciolidae* та деяких інших [2]. Відомо, що із потеплінням зростає швидкість розвитку гермінального матеріалу, що призводить до появи як молодих редій різних генерацій, так і церкарій. Процес формування церкарій (*Philophthalmus rhionica*) нормально протікає тільки при температурі вище +7-9°C. Зниження температури до +5-6°C повністю зупиняє ембріогенез, а підвищення, навпаки, прискорює цей процес [5]. Крім цього, вплив підвищеної температури водного середовища (25°C) сприяє успішнішому зараженню трематодами *Echinoparyphium aconiatum* молюсків *Lymnaea stagnalis* за рахунок зниження імунного захисту організму хазяїна, що може призвести до виникнення епідемій [211].

Однак висока інтенсивність зараження паразитами негативно впливає на організм-хазяїна, погіршуючи характер патогенезу, що трапляється при епізоотіях [26]. Також дослідники встановили, що інтенсивність загибелі заражених молюсків вища, ніж вільних від інвазії особин. Зокрема відмічено смертність більш заражених особин гідробіонтів [173, 200].

Варто зауважити, що виживання організмів і підтримання різноманіття в змінених умовах зовнішнього середовища не можливі без спеціальних адаптацій [93]. Адаптацію молюсків до антропогенного підвищення температури у водоймах можна віднести до адаптацій, які базуються на зміні структурних особливостей організму, сформованих у процесі еволюційного розвитку [149]. Відомо, що симбіотичні організми впливають на

резистентність гідробіонта-хазяїна до підвищеної температури водного середовища і на структурному, і на функціональному рівнях, і тим самим змінюють його адаптаційний потенціал. Так, незаражені гідробії демонструють високу стійкість до короткочасної дії високої температури (42°C). Результати дослідження стійкості заражених гідробій до перегрівання показали, що рухомі редії-гістіофаги *Bunocotyle progenetica* більш негативно впливають на організм хазяїна, порівняно з малорухомими редіями-гематофагами *Cryptocotyle cancavum* [77].

Як було вище зазначено, інфікування паразитичними личинками трематод може спричинити низку змін в організмі хазяїна, наприклад зміни в поведінці хазяїна, гігантизм, компенсаторна плодючість, стерилізація [109, 110, 238, 222, 238, 248, 249]. Для молюсків важливим пристосуванням, яке забезпечує їх виживання як у прісній воді, так і при пересиханні у припливно-відпливний період, є здатність ізолюватися від умов зовнішнього середовища: вони закривають стулки черепашки, закопуються в пісок (*Bivalvia*); або закривають устя оперкулумом (*Gastropoda*) [13]. Паразити ж здатні спричиняти зміни в поведінці своїх проміжних хазяїв з метою збільшення ймовірності передачі до наступного хазяїна. Так, інцистовані личинки трематод (*Microphallus* sp.) можуть маніпулювати поведінкою своїх проміжних хазяїв – прісноводних молюсків *Potamopyrgus antipodarum* для підвищення ймовірності своєї передачі до дефінітивного хазяїна [212]. Також здатність до руху та закопування знижується у заражених трематодами (гр. *Echinostomata*) двостулкових молюсків *Austrovenus stutchburyi*. Ця паразит-індукована зміна поведінки молюсків може прямо або опосередковано відобразитися на структурі бентичних угруповань [220, 221]. Зниження реакції «заховання» у двостулкових та червононогих молюсків спостерігали у заражених особин на відміну незараженими [13, 14, 27]. Варто зауважити, що за умов впливу підвищеної температури поведінка інвазованих та неінвазованих молюсків відрізняється. Заражені молюски демонструють різні температурні преференції залежно від паразитичних

видів. Так, молюски, інвазовані фуркоцеркаріями шистосом, вибирають місця з нижчою температурою. За таких умов швидкість продукції церкарій є нижчою, що спричиняє менше пошкоджень епітелію організму-хазяїна [249].

Зміна поведінки та росту молюсків можуть бути результатом адаптації до взаємодії з паразитами [194]. Так відмічено, що інфіковані морські літоральні молюски *Hydrobia ulvae* мали більший розмір (6–6,9 мм з EI=100%) порівняно з неінфікованими та малоінфікованими (до 5,9 мм з EI_{max}=40%). Також спостерігалася залежність у розподілі цих молюсків у товщі мулу. Найбільші молюски жили найближче до поверхні (на глибині 0–4,5 мм), глибше жили молюски довжиною 3–5 мм (на глибині 5–9,9 мм), і найменші (L=0–2,5 мм) жили на глибині 10–14,9 мм. Саме молюски, які мешкали на поверхні дна були інфіковані метацеркаріями, а неінфіковані – жили на глибині. Автори цієї роботи також довели існування явища гігантизму у молюсків *Hydrobia* в природних умовах.

Зараження личинками трематод інколи змінює фенотипи їхніх хазяїв-молюсків. Існує чимало наукових праць на тему встановлення фенотипічних змін хазяїна при зараженні конкретним видом трематод [61, 99]. Також виявлено зміни фенотипу при зараженні двома конкуруючими видами трематод. Було встановлено, що молюски-хазяї *Batillaria attramentaria* (Gastropoda), заражені *Cercaria batillaria* (Heterophyidae), мають нетипово великі черепашки і поширені в глибших областях літоралі. Молюски, інвазовані іншим домінантним видом трематод з родини *Renicolidae*, мають незначно збільшені черепашки і поширені у верхніх зонах літоралі. Молюски, інфіковані двома видами трематод, характеризуються середніми розмірами і поширені між тими молюсками, які інфіковані одним видом трематоди; це означає, що два види трематод сукупно впливають на фенотип молюсків. Оскільки фенотипові зміни часто є корисними для паразитів, два види трематод можуть конкурувати за успішну передачу паразитів до своїх наступних хазяїв через зміну організових фенотипів [218].

Партеногенетичні покоління трематод, як і всі ендопаразитичні організми, перебувають у подвійній залежності від середовища існування [150]. На них впливає не лише організм хазяїна (середовище першого порядку), а й зовнішні умови, які оточують молюска (середовище другого порядку). Оскільки молюски самі зазнають суттєвого впливу зовнішніх чинників, то і паразити значною мірою схильні до впливу з боку середовища другого порядку [30].

Одним із найістотніших параметрів, що впливає на трематод через організм хазяїна, є температура. Так, партеніти дуже стійки до високих температур, але не витримують змін цього фактора. Встановлено, що для розвитку спороцист *Schistosoma mansoni* оптимальна температура лежить у межах 26–28°C; при зниженні її всього на 3°C розвиток паразитів сповільнюється, а іноді й повністю зупиняється [30]. Але є види трематод, які не такі чутливі до зміни температури зовнішнього середовища. Так, експериментальні спостереження за емісією церкарій *P. rhionica* показали, що добові коливання температури в межах 4-5°C не призводять до видимих змін у виході личинок. Хоча більш значні коливання температури можуть суттєво вплинути на емісію [5]. Ця видова специфічність проявляється в тому, що при однаковій температурі навіть близькі види демонструють видимі відмінності в термінах розвитку різних фаз життєвого циклу паразитів. Зміни температури зумовлюють також характер поколінь трематод, які розвиваються. При підвищенні температури продукуються в основному церкарії, при її зниженні – переважно партеніти.

Важливо зауважити, що значення температури, оптимальної для розвитку молюсків і паразитуючих в них партеніт можуть не збігатися. Так, нагрівання середовища до 34-35°C не викликало яких-небудь видимих порушень у поведінці редій *Philophthalmus rhionica*: вони активно харчувалися й інтенсивно розмножувалися. Але для їхніх хазяїв (*Melanopsis praemorsa* L. 1758) ця температура була критичною та її подальше підвищення призводило до швидкої загибелі молюсків [5].

Відомо, що вільноживучі стадії ендопаразитів можуть виживати в широкому температурному спектрі, інколи навіть більшому від 40°C. Однак поза увагою залишаються температурні преференції трансмісивних стадій (церкарії трематод), а саме температурні умови, при яких вони реалізують свою здатність інфікувати наступного проміжного хазяїна. В цьому випадку проявляється видо- та стадієспецифічність до холодних, помірних чи теплих умов і відхилення від їхнього оптимуму призводить до зниження виживання. Тобто коли температура знижується або ж перевищує видоспецифічний температурний бар'єр, паразитарні стадії гинуть. Відповідно до вищезазначеного впливає ще одна особливість: низька температура водного середовища переважно продовжує період життя паразитичних організмів під час їхніх вільноживучих стадій, тоді як висока температура прискорює індивідуальний розвиток і цим скорочує довготривалість життя личинок трематод. Так було встановлено, що із підвищенням температури водного середовища тривалість життя церкарій *Echinostoma liei*, *Echinostoma trivolvis* зменшувалася. Це пов'язано із підвищенням рухової активності церкарій та їхніми розмірами [30]. Варто зауважити, що здатність до зараження (інвазивність) личинками трематод є видоспецифічною відносно температури. Так, здатність до зараження церкаріями *Echinoparyphium recurvatum* була високою в широкому температурному діапазоні 15–25°C [217]. Але для розвитку личинок інших видів трематод коливання температури навіть у вузьких межах може спричинити відхилення. Так, церкарії *Schistosoma mansoni* при 26–28°C появляються на 22-й день після зараження молюска мірацидієм. Тоді як при 23–25°C вони виходять тільки на 30–37-й день і характеризуються меншою інвазивністю [5].

Вплив температури на інвазивність можна узагальнити чотирма характеристиками [224]:

- 1) температура високої інвазивності не обов'язково відповідає температурі тривалості виживання;

2) втрата інвазивності або ж зменшення її періоду можуть бути спричинені як збільшенням, так і зменшенням температури, і більшим температурним відхиленням від специфічного оптимуму;

3) інвазивний період вільноживучих стадій є, зазвичай, коротшим від максимальної тривалості життя цих стадій, і зменшення тривалості життя відповідно супроводжується скороченням цього періоду;

4) стадії, які захищені кутикулами, оболонками яєць, цистами, можуть підтримувати здатність до зараження при екстремальних температурах на відміну від незахищених стадій.

Отже, резистентність інвазованих молюсків залежить від кількох факторів, основні з яких такі:

1) температура водного середовища, тривалість впливу, діапазон величин. Варто зауважити, що нині в паразитологічній літературі немає однозначної думки щодо негативного впливу партеніт трематод на резистентність молюсків-хазяїв до дії несприятливих факторів зовнішнього середовища, до яких можна зарахувати і антропогенне підвищення температури води [14];

2) наявність чи відсутність активної фази у водному середовищі паразитарного компонента (церкарії) в паразито-хазяїнній системі [27];

3) наявність серед дочірнього покоління МС великих рухомих редій-гістіофагів, які мають глотку та кишківник і здатні поїдати тканини печінки молюска-хазяїна або малих редій-гаметофагів, що харчуються кров'ю хазяїна чи спороцист, не мають власної травної системи та приймають поживні речовини всією поверхнею тіла [30, 77];

4) чисельність паразитів [26, 222].

Результати деяких досліджень свідчать, що зміни (аж до паталогій) пов'язані із зараженням паразитами, посилюються під впливом підвищеної температури водного середовища на організм хазяїна [222].

Нині існує три основних підходи до проблеми вивчення впливу температурного фактора на різнотипові паразитарні системи. Перший підхід

– це дослідження виходу церкарій (емісії) при різних температурних режимах утримання молюсків-хазяїв. Цей напрям дослідження сучасні дослідники використовують найчастіше [43, 44, 114, 179, 181, 199, 249]. Температурозалежні зміни в продукції церкарій лежать у широких межах залежно від виду трематоди, а також обумовлені типом та характером розмноження партеніт і в кінцевому рахунку залежать від фізіологічного стану хазяїна [43]: пропонуючи майже 8-кратне збільшення у відповідь на 10-градусне підвищення температури. Температурозалежне збільшення емісії церкарій виявилось неочікувано суттєвим порівняно з основними фізіологічними процесами, нормальним для яких вважається від 2- до 3-кратного збільшення. На прикладі подвійного інфікування молюсків *Lymnaea truncatula* трематодами *Paramphistomum daubneyi* і *F. hepatica* дослідники з'ясовували, що вплив температури на емісію церкарій є температуроспецифічним [167]. Наприклад, при дослідженні виходу церкарій *F. hepatica* з молюсків *Lymnaea viridis*, було з'ясовано, що сумарна продукція церкарій залежить від впливу температури, у якій перебували молюски. Молюски, які жили при температурі 20–27°C продукували більше церкарій, ніж ті, які жили при температурі нижче 20°C. Максимальна продукція церкарій *F. hepatica* була відмічена при 20–24°C [209]. Проте дослідження емісії церкарій не враховують істинну інтенсивність зараження, яку можна визначити тільки при повному паразитологічному розтині. Тобто не були враховані ті стадії життєвого циклу трематоди (партеніти), які не виходять у зовнішнє середовище, але суттєво впливають на організм хазяїна. Крім того, отримані екстремальні значення емісії церкарій можуть бути артефактом методів, які були використані в цих дослідженнях [230]. Також варто зауважити, що для емісії церкарій характерна періодичність, що ускладнюється типом та характером розмноження партеніт і в підсумку залежить від фізіологічного стану хазяїна та від впливу інших абіотичних факторів середовища, наприклад освітлення [2, 213, 244].

Другий підхід стосується вивчення впливу інвазії на стійкість моллюсків до дії екстремально високих температур [14, 77]. Такі експерименти проводять у летальних для моллюсків умовах (+42°C) з метою з'ясувати поріг життєздатності заражених різними видами трематод із відмінними циклами розвитку порівняно з незараженими особинами.

Третій підхід, який ми застосовували, базується на розгляді системи «паразит–хазяїн» як комплексного утворення, а не як суми властивостей членів, які в неї входять. Тобто дослідження, які враховують тільки одну стадію розвитку (наприклад, встановлюють швидкість емісії церкарій) життєвого циклу паразита, не показують повної картини впливу інвазії на організм хазяїна [22]. Відомо, що в міру об'єднання компонентів системи у більші функціональні одиниці в цих нових одиницях виникають нові емерджентні властивості, які відсутні на попередньому рівні. Хоча такі дані, отримані при вивченні певного рівня, допомагають при вивченні наступного. З їх допомогою неможливо повністю пояснити явища, які відбуваються на цьому наступному рівні; він повинен бути вивчений безпосередньо [93]. З огляду на цей принцип необхідно вивчати вплив температури загалом на систему «паразит–хазяїн». Крім того, дослідники зауважили [33], що у разі чіткої фазової структури в популяційній системі виокремлюються особливі субпопуляційні угруповання, які мають певний ступінь спеціалізації в межах системи загалом.

Для позначення таких угруповань В. Н. Беклемішев [9] запропонував термін геміпопуляція. Відповідно, поділ популяційної системи на декілька геміпопуляцій відображає її фазову структуру. Самі ж геміпопуляції є функціональними блоками популяційної системи. Фазова структура і, відповідно, існування чітко окреслених геміпопуляцій більшою чи меншою мірою властиві вільноживучим організмам. Водночас, ці особливості притаманні багатьом популяційним системам паразитів. Зокрема, геміпопуляції стадій, які не живляться, а виконують розселювальну у

просторі і (або) часі функцію, чергуються з геміпопуляціями, які виконують трофічну і репродуктивну функції.

Глобальне потепління може впливати на світову біоту і на функціонування екосистем багатьма непрямими шляхами. Нещодавні дослідження показують, що зміна клімату може відобразитися на географічному розподілі паразитичних захворювань з потенційно небезпечними наслідками для їхніх хазяїв. Щорічне зростання температури може сприяти трансмісії паразитів і збільшити їхній локальний надлишок [230]. Забруднення водного середовища, в тому числі і термічне, може призвести до зростання чисельності певних груп паразитів шляхом впливу на механізми захисту хазяїв, що підвищує їхню чутливість, або шляхом збільшення щільності можливих проміжних та кінцевих хазяїв [75, 152, 160, 172].

1.2. Вплив температури та паразитів на біохімічні показники гідробіонтів

Температура є найважливішим екологічним чинником середовища, від якого безпосередньо залежать обмін речовин і розвиток гідробіонтів [65]. Більшість пойкилотермних водних організмів пристосовані до проживання в певному температурному діапазоні, в межах якого їхні метаболічні процеси функціонують найефективніше. Відхилення параметрів середовища від оптимальних значень призводить до розвитку стресової реакції і активації низки захисних механізмів [139]. У гідробіонтів, здатних до активного переміщення, виробилися виражені термопреферентні поведінкові реакції, що дають організмам змогу вибирати ту чи іншу оптимальну температурну зону [249]. Так, були відзначені зміни в поведінці молюсків при збільшенні температури, а саме їхня здатність ізолюватися від екстремальних впливів, – вони закривають кришечкою устя черепашки [27, 201]. У разі неможливості уникнення критичних температур або ж порушення цього механізму в

гідробіонтів активуються комплексні метаболічні процеси, спрямовані на адаптацію до наслідків зміни температури середовища [228].

Температура води - один з найбільш важливих чинників, який впливає на споживання кисню та відповідно на загальну енергетику у водних ектотермних тварин. [3, 174]. Так, у розповсюджених молюсків род. *Unionidae* при температурі 18–20°C спостерігається значне споживання кисню – 0,023 см³/год·г ваги, порівняно з нижчою температурою водного середовища. При зниженій температурі води до 0,5°C споживання кисню практично припиняється [65]. Значне зменшення фільтраційної активності і швидкості обмінних процесів при 5 і 35°C спостерігали у *Viviparus contectus* (Millet, 1813), що пов'язують із порушенням роботи в'їчастого епітелію молюсків [133]. Величини споживання кисню також досліджували як елемент деструкції органічної речовини, який є дуже важливим показником участі організмів у процесах самоочищення водойм [88].

При цьому не враховували фактор зараження молюсків різними видами трематод. Тоді як трематоди порушують нормальну життєдіяльність молюсків, викликаючи патологічні відхилення в поведінці, фізіологічних, біохімічних процесах, а при важкому ступені інвазії спричиняють загибель хазяїна. В інших випадках уражені молюски протистоять шкідливому впливу паразитів завдяки підвищенню загального обміну. Реакція молюсків-хазяїв на їхніх паразитів-трематод залежить від сукупності чинників: інтенсивності інвазії, ступеню патогенності паразитів, фізіологічного статусу молюсків, абіотичних чинників довкілля [63, 134].

На сьогоднішній день існує велика кількість робіт присвячених дослідженню впливу зараження партенітами трематод на біохімічний склад їх перших проміжних хазяїв – молюсків. У заражених трематодами молюсків відбуваються наступні біохімічні зрушення: зростають швидкість фільтрації [134], поглинання кисню [123, 174], тепловіддача [30], ритм серцевих скорочень [125], ферментативна активність, зокрема лужної фосфатази [62]. Варто зауважити, що дослідники відмічають такі зміни тільки у випадку

помірної інтенсивності інвазії (ураження паразитами від 1/10 до 1/2 об'єму гепатопанкреаса), тобто тоді, коли організм молюска-хазяїна ще у змозі у значній мірі протистояти згубній дії паразитів. Тоді як за середнього та високого ступеня зараження молюсків захисно-пристосувальні можливості їх виявляються недостатніми для подолання патогенного впливу на них паразитів. Відбувається значне пригнічення біохімічних функцій, одним із проявів чого і є різке падіння рівня активності лужної фосфатази в різних органах і тканинах молюсків. Отже, інвазія молюсків трематодами – обтяжувальний чинник, який послаблює їхні захисно-пристосувальні можливості.

Варто відзначити, що при дослідженні впливу трематодної інвазії на швидкість фільтрації молюсків була виявлена певна залежність: швидкість фільтрації особин зменшується із збільшенням ураження гепатопанкреаса [134]. Зміни цього показника впливають на швидкість споживання кисню молюсками, і відповідно на рівень інтенсивності їх обміну.

Показано, що паразитування трематод викликають структурно-функціональні зміни в гемолімфі молюсків: зсуви у вуглеводному та жировому обміні [35, 225]; порушення білкового спектру гемолімфи [124]; порушення процентного співвідношення окремих груп гемоцитів, збільшення їх розміру та об'єму їхніх ядер [121]; збільшення вмісту гемоглобіну, його вміст у гемолімфі молюсків та споживання ними кисню перебувають в обернено пропорційній залежності [122]; зміни у вмісті сульфгідрильних груп [118]; зниження вмісту каротиноїдних пігментів, які беруть участь у процесах кумуляції та депонуванні кисню в умовах гіпоксії та аноксії [92]. Зокрема, досліджено вплив інвазії трематодою *Echinoparyphium petrowi* Nevostri на вміст загального білка в гемолімфі *Viviparus viviparus* L [124]. За невисокої інтенсивності інвазії спостерігалось дрібно вогнищеве ураження заселених органів, тоді як за тяжкої інвазії мало місце тотальне ураження їх паразитами. За слабкої інвазії статистично вірогідних зрушень за цим показником у молюсків не встановлено, тоді як за тяжкої інвазії відбувається

вірогідне зменшення вмісту загального білка в гемолімфі досліджуваних молюсків. Зрушення у вмісті загального білка в гемолімфі *V. viviparus* дослідники пов'язують із використанням паразитами білків хазяїна, а також зі зниженням під впливом метаболітів трематод, які виділяються цими червами у внутрішнє середовище хазяїв, білковоутворюючої функції їх гепатопанкреаса.

Також було досліджено вплив різного ступеня інвазії паразитами на вміст загального білка в сироватці крові коропів [19]. Спостерігали низький вміст білка в крові високозаражених та середньозаражених груп риб, а також зворотну залежність вмісту загального білка від кількості паразитів, виявлених у хазяїні. Відомо, що підвищення температури водного середовища до оптимальних величин активує метаболічні процеси у гідробіонтів, у тому числі процеси, пов'язані з утворенням білка. Так, при утриманні риб в садках із теплою водою, з харчуванням збалансованими кормами, рівень вуглеводів і жирів у їхніх органах і тканинах підвищується, при цьому знижується інтенсивність інвазії паразитами. Отже, що більші запаси жирів і вуглеводів, то менші коливання білкового складу крові й тканин риб. Загалом, дослідники з'ясували, що зниження вмісту загального білка в сироватці крові нижче від 1,8–1,9 г·% призводить до зниження загальної резистентності організму і сприяє розвитку захворювань про- та еукаріотичної природи. Експерименти вчених показали, що високий рівень зараженості риб ектопаразитами призводить до ослаблення захисних функцій організму і неможливості підтримувати гомеостаз.

Білок тканин водних організмів на відміну від вуглеводів та жирів є найбільш стабільною основою їхнього тіла [19]. Тому його зміна відображає фізіологічний стан гідробіонтів під впливом того чи іншого чинника. Отож, на фоні глобального потепління залишається актуальним питання зміни величини цього показника під впливом температури.

Вирізняють три види стратегії адаптації у відповідь на зміну умов зовнішнього середовища [139]:

1) пристосування макромолекулярних компонентів клітин або рідин організму (кількісна стратегія відбувається за рахунок зміни кількості ферментів, а якісна – за рахунок зміни форм ферментів, а саме ізоферментів);

2) пристосування мікросередовища, в якому функціонують макромолекули;

3) пристосування на функціональному рівні, коли зміна ефективності макромолекул систем (особливо ферментів) не пов'язана зі зміною кількості наявних у клітині макромолекул або їхніх типів; це метаболична регуляція, при якій зростає або знижується активність ферментів у результаті різних фізіологічних процесів.

Температура як регулювальний зовнішній фізичний сигнал може змінювати інтенсивність метаболізму загалом, а також співвідношення між окремими, часто конкуруючими шляхами метаболізму. Також температура може впливати на перехід симбіонтів із зовнішнього середовища в тіло хазяїна, і навпаки. При температурі, іншій, ніж у попередньому середовищі, активуються й інші ферменти, змінюється спорідненість ферментів із субстратами, співвідношення активаторів та інгібіторів. Проте найістотнішим видається те, що властивості ферментів, пов'язаних із мембранами, залежать від фізичного стану клітинних мембран. Саме зміни температури спричиняють зміну структури, складу і фізичних властивостей ліпідних мембран, що безпосередньо впливає на зв'язані з ними ферменти [47].

Стан симбіоценозів молюсків можна оцінити саме через фізіологічні та біохімічні відхилення в організмі [62, 123, 125]. При визначенні активності окисно-відновних ферментів, які є показниками ефективності енергетичних процесів, також індикаторами фізіологічного стану молюсків, ми можемо оцінити рівень метаболізму в тканинах молюсків при впливі температури.

Молюски подібно до інших екзотермних тварин віддають у зовнішнє середовище тепло, яке утворюється в процесі їхньої життєдіяльності. Дослідники встановили, що заражений молюск віддає в 2,7 рази більше

тепла, ніж незаражений. Одночасно з втратою тепла у заражених молюсків значно підвищується рівень споживання кисню [30]. У випадку, коли надходження кисню в клітину знижується, переступаючи певний критичний рівень, у більшості тварин ініціюється анаеробний метаболізм. Так, молюски як факультативні анаероби виробили в ході еволюції важливий альтернативний механізм адаптації до умов середовища, при якому анаеробний обмін глюкози може призвести до накопичення сукцинату [139, 207, 227, 228].

Відомо, що підвищений рівень сукцинату під час анаеробіозу дає змогу мітохондріям зберігати свою метаболічну активність доти, поки кисень знову не стане доступним [64, 140]. Окислення сукцинату каталізується СДГ [87, 97]. СДГ входить до складу другого комплексу ланцюга переносу електронів і локалізована у внутрішній мембрані мітохондрій. Простетичну групу в цього ензиму складає ФАД, ковалентно зв'язаний з апоферментним білком, у складі якого виявлені Fe-S центри, які відіграють важливу роль у здійсненні каталітичного акту. СДГ має вузьку субстратну специфічність і з високою швидкістю окислює тільки бурштинову кислоту. Конкурентними інгібіторами СДГ є стеричні аналоги субстрату – фумарат, малонат, оксалоацетат, причому останній інгібує фермент незворотно. СДГ має великий запас каталітичної потужності, який може бути реалізований у процесі її активації в різних фізіологічних станах організму. У зв'язку з цим СДГ, не будучи лімітуючим ферментом ЦТК, виконує важливі регуляторні функції в системі енергетичного механізму клітини. Аби повніше зрозуміти роль цього ферменту в енергетичних процесах, необхідно розглянути ситуацію більш докладно.

У фізіологічних умовах лімітуючим фактором, зазвичай, є кількість доступного субстрату [139]. Виявляється, що при гіпоксії дихальний ланцюг мітохондрій не може прийняти на себе водень від якогось іншого субстрату, окрім бурштинової кислоти, тому що при його окисненні водень надходить на значно ближчу до кисню ділянку дихального ланцюга. Крім того, при

гіпоксії найбільш віддалена ділянка дихального ланцюга повністю відновлена, оскільки що далі від кисню, то вищий рівень відновленості переносників, навіть при нормоксії; і тому ця ділянка не може прийняти водень НАД-залежних субстратів ЦТК. Ділянка, на яку БК постачає водень, залишається окисленою навіть при гіпоксії, що забезпечує збереження утворення АТФ. Попри те, що під час окислення НАД-залежних субстратів утворюється на 1 молекулу АТФ більше, ніж при окисненні БК, швидкість окислення БК, а отже і активність СДГ, настільки більша, що в одиницю часу більше АТФ утворюється саме при окисненні БК [64].

Також було встановлено, що в тканинах мідій СДГ є однією із найактивніших дегідрогеназ циклу Кребса. В умовах інтоксикації було виявлено залежність між величиною активності СДГ, концентрацією токсину та інтенсивністю загибелі гідробіонтів. У зв'язку з цим активність СДГ було запропоновано використовувати як показник токсичності на ранніх стадіях впливу токсиканта [34, 95]. Було проведено дослідження активності СДГ в лімфоцитах крові як показника стану організму і контролю за проведенням новим методом лікування. Крім того, сукцинат активує виділення адреналіну/норадреналіну, який, своєю чергою, активує СДГ і є показником інтенсивності енергозабезпечення, а також свідчить про рівень адренергічної регуляції [64, 140].

Оскільки реакція заражених молюсків залежить і від патогенності паразитів, то варто розглянути залежність дихальної активності трематод від їх розміру та температури водного середовища, тобто їх життєздатності. Так, дослідниками були проведені експерименти з вивчення дихальної активності личинок трематод молюсків [106]. Виявили пряму залежність рівня споживання кисню від розмірів личинок. Найбільш високий рівень енергетичного обміну зареєстрований у перші години життя церкарій, коли їхня дихальна активність максимальна. Великі довгоживучі личинки *H. elongate* після відносно короткого періоду активного плавання переходять до повзання по дну. Швидкість споживання ними кисню до цього часу

стабілізується на рівні вдвічі нижчому від початкового, і цей показник залишається незмінним аж до загибелі личинок. Дрібніші церкарії *Renicola* sp. весь короткий період свого існування активно плавають у воді, а рівень їхнього енергетичного метаболізму залишається більш-менш стабільним. Крім цього, підвищена температура водного середовища призводить до скорочення терміну життя церкарій [224] і, відповідно, до зниження можливості зараження інших молюсків, внаслідок чого знижується інтенсивність зараження метацеркаріями.

Отже, паразитування партеніт та личинок трематод в організмі молюска викликає глибокі структурно-функціональні зміни його тканин [177]. Це спричиняє порушення білкового, вуглеводного та жирового метаболізму, що ослаблює організм-хазяїна і призводить до втрати його лабільності, так необхідної для пристосування до антропогенно-змінених умов середовища.

Таким чином, температура як один із основних абіотичних чинників водного середовища у багатьох випадках є визначальною у формуванні структурно-функціональних характеристик біологічних систем різного рівня, у т. ч. симбіоценозів прісноводних молюсків.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Матеріалом для досліджень були молюски та їх паразити відібрані за період 2005–2016 років із водойм міста Києва: затока Собаче Гирло (верхня ділянка Канівського водосховища), озеро Бабине, заплавна водойма річки Десна. Для порівняльного аналізу слугував матеріал з водойм-охолоджувачів енергетичних об'єктів – Хмельницької АЕС (Україна) та системи Конінських озер (Польща). Відбір матеріалу був здійснений в ході комплексних досліджень під керівництвом д.б.н. проф. О. О. Протасова (ВО ХАЕС) та в ході виконання гранту Каси ім. Ю. Мянвського (Конінські озера, Польща). Місця відбору молюсків на Конінських озерах показано на картосхемі (рис. 2.1).

2.1. Фізико-географічна та гідробіологічна характеристика деяких досліджуваних водойм

Озеро Бабине. Заплавне озеро рівнинної місцевості лівобережного Києва; пов'язане з рікою Дніпро; розташоване на Трухановому острові; утворене внаслідок будівництва Київського водосховища. Площа водного дзеркала – 9,5 га, глибина – 2–4 м, максимальна глибина – 6 м, довжина – 1700 м, ширина – 35–80 м. Під час весняного водопілля озеро має гідрологічний зв'язок з основним руслом Дніпра, з якого риба заходить в озеро на нерест. Антропогенне навантаження – рекреація, аматорська риболовля. Показники якості водного середовища характеризуються як «чиста – достатньо чиста» – α -оліго- β' -мезосапробна зона 2–3 категорії якості [7, 8, 15, 41, 81, 89, 128, 137, 151].

Заплавна водойма ріки Десна. Правобережна заплавна водойма Десни розташована на відстані 15 км від міста Київ (с. Новосілки). Площа водного дзеркала – 1,2 га, глибина – 1–3 м, довжина – 600 м, ширина – 15–25

м. Під час весняного водопілля має гідрологічний зв'язок з основним руслом Десни. Антропогенне навантаження – аматорська риболовля, випасання худоби. Показники якості водного середовища характеризуються як «чиста – достатньо чиста» – α -оліго- β' -мезосапробна зона 2–3 категорії якості [80, 82, 89].

Водойма-охолоджувач Хмельницької АЕС (ХАЕС). Розташована в північно-західній частині України та є водосховищем на ріці Гнилий Ріг (басейн ріки Прип'ять), заповнена додатково водами ріки Горинь. Площа водойми становить близько 20 км², об'єм – 120 млн м³. Ґрунти загалом – це піски різного ступеня замулення; глибоководні ділянки вкриті мулом із рослинними рештками; дно технічних споруд (підвідний та відвідний канали) замулене піском та гравієм. Особливістю сучасного періоду існування водойми-охолоджувача ХАЕС є порівняно недавнє (2004 р.) введення у роботу другого енергоблоку, у зв'язку із чим зросло і стало більш постійним техногенне навантаження на водойму (підвищення температури, циркуляція води). Термічні умови у водоймі неоднорідні у зв'язку з постійним надходженням із відвідного каналу у східний район водойми підігрітої на 8-10°C води. Крім того, у водойму спонтанно (імовірно, у 2002–2003 роках) вселився моллюск-фільтратор *Dreissena polymorpha* [84, 105, 129]. Під час досліджень у скидному каналі реєстрували температуру води +32°C, у водозабірному – +28°C, у південному районі водойми-охолоджувача ХАЕС (р. Гнілий Ріг) – +23°C.

Конінські озера. Водойми розміщені в районі Поозер'я Куявського (центральна Польща). Озерна система представлена 5 озерами загальною площею 13,03 км², водоймою первинного охолодження площею 0,75 км², з'єднані мережею каналів, які підводять охолоджену воду і відводять підігріту воду від Конінської та Понтновської ТЕС. Скид значних об'ємів теплої води призвів до підвищення температури в озерах на 1–7°C. Озера відрізняються між собою за морфометричними показниками. Ці водойми за площею невеликі: від 148 га (оз. Слесинське) до 378,9 га (оз. Гоцлавське,

евтрофічний тип ставу). Середня глибина від 1,3 м (оз. Гоцлавське) до 11,9 м (оз. Микожинське) [234, 235, 240]. Озеро Гопло розташоване в цьому самому регіоні, але не входить у систему охолодження електростанцій.

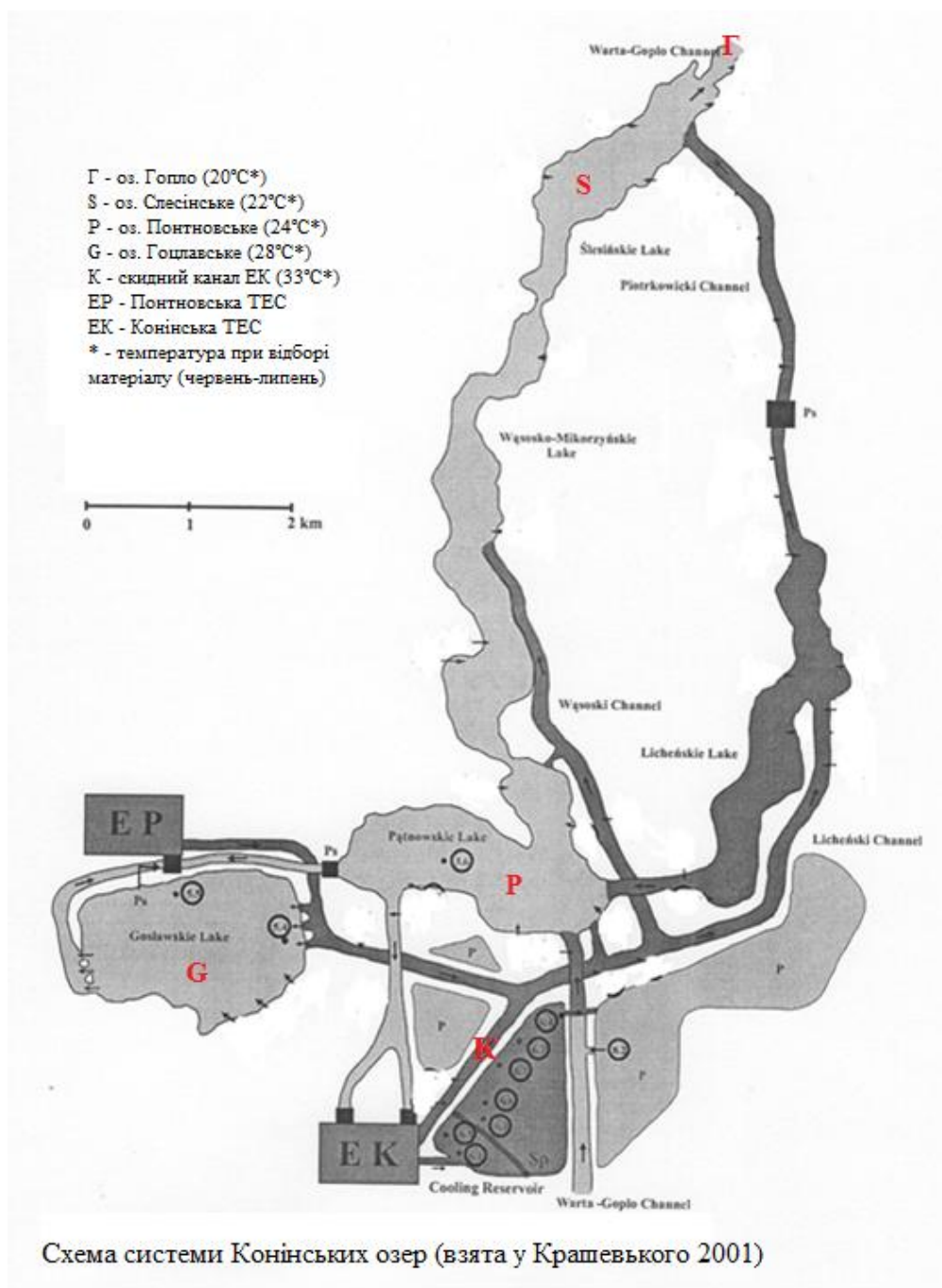


Рис. 2.1. Схема системи Конінських озер (взята у Крашевського А. 2001) [202].

2.2. Об'єкти дослідження

За вказаний період було досліджено близько 3000 екземплярів молюсків, які охоплюють 12 видів, 6 родин та 2 класи (табл. 2.1).

Таблиця 2.1

Досліджувані в роботі молюски та їх симбіонти

Хазяї	Симбіонти
<i>Unio pictorum</i> Linnaeus, 1758	<i>Aspidogaster conchicola</i> Baer
	рід <i>Conchophthirus</i>
	<i>Trichodina unionis</i> Hampl.
<i>Unio tumidus</i> Philipsson, 1788	<i>Aspidogaster conchicola</i> Baer
	рід <i>Conchophthirus</i>
<i>Anodonta anatina</i> (O.F. Müller, 1774)	<i>Aspidogaster conchicola</i> Baer
	рід <i>Conchophthirus</i>
	<i>Trichodina unionis</i> Hampl.
<i>Sinanodonta woodiana</i> Lea, 1834	<i>Aspidogaster conchicola</i> Baer
	<i>Chaetogaster limnei</i> Baer
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)	<i>Conchophthirus acuminatus</i> Raabe
	<i>Ancistrumina limnica</i>
	<i>Trichodina</i> sp.
	метацеркарії род. <i>Echinostomatidae</i>
<i>Dreissena bugensis</i> (Andrusov, 1897)	<i>Conchophthirus acuminatus</i> Raabe
	<i>Trichodina</i> sp.
	метацеркарії род. <i>Echinostomatidae</i>
<i>Viviparus viviparus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Neacanthoparyphium echinatoides</i> (de Filippi, 1854)
	<i>Cercaria bolschewensis</i> Cotowa
	<i>Cercaria pugnax</i> La Valette
	<i>Leucophloridiomorpha constantinae</i> (Müller, 1935)
	<i>Cercaria vivax</i> Sonsino

2.3. Методи дослідження молюсків та їх симбіонтів

При відборі матеріалу були застосовані загальноприйняті в гідробіологічних дослідженнях методи, за допомогою бентосного сачка та вручну на глибині від 0,5–2 м. Молюски та їх симбіонти визначали за визначниками та науковими роботами [52, 53, 56, 94, 146, 147, 165, 166, 231]. Симбіонти вивчали за допомогою бінокюляра МБС 10, мікроскопів Микмед 2, Olympus BH-2, AxioImager A1 Carl Zeiss [232].

При дослідженні морфометрії черевоногих молюсків вимірювали такі параметри: висота черепашки, вага молюска. Вимірювання черепашки молюсків здійснювали за допомогою штангенциркуля ($\Delta A=0,1$ мм) та лінійки ($\Delta A=1$ мм), зважування – за допомогою ваг WPS 210/C/1, торзійних ваг (з точністю 2 мкг).

Дослідження розмірно-вікової структури популяцій молюсків *V. viviparus*

При дослідженні розмірно-вікової структури популяцій молюсків було поділено на дві розмірно-вікові групи за даними висоти черепашки та їхньої маси, які умовно відповідали молодшим (молодь: маса 0–3 г, висота черепашки 0–25 мм) та старшим (дорослі: маса 3–5 г, висота черепашки 25 і більше) віковим групам [12, 60]. Старшу групу, своєю чергою, було поділено на 3 підгрупи, відповідно до маси молюска: «3-4 г», «4-5 г», «від 5-6 г». Підгрупу «від 5-6 г» становили лише молюски у природних умовах.

Розрахунок показників інвазії симбіотичними організмами

Визначали показник екстенсивності інвазії (EI) молюсків, який вказує на відсоток заражених молюсків від загальної кількості досліджених. Розрахунок інтенсивності інвазії (II) – кількість особин трематод, яка припадає на одну заражену особину молюска, – проводили методом підрахунку загальної кількості різних життєвих стадій трематод. Під час розтину з мікростації, де локалізувались трематоди, їх максимально вилучали до чашки Петрі з водою. Далі вилучену рідину з трематодами зливали до

мірної ємності та доводили об'єм до 25 мл. Після ретельного перемішування відбирали по 50 мкл у 5 повторностях для підрахунку чисельності. Отримані дані щодо чисельності перераховували на відомий об'єм рідини. Під час дослідження симбіонтів молюсків біоетичні норми не були порушені.

Морфометричні дослідження партеніт та личинок трематод

При дослідженні паразитичних організмів використовувались наступні параметри (в мкм): для церкарій трематоли *Neoacanthoparyphium echinatoides* (de Filippi, 1854) та трематоли *Cercaria pugnax* La Valette St. George, 1855 – довжина тіла L , ширина тіла W , довжина хвоста l , ширина хвоста w , діаметр ротової присоски dp , діаметр черевної присоски $dч$; для метацеркарій трематоли *Leucochloridiomorpha constantiae* (Müller, 1935) Gover, 1938 (Brachylaemidae) – довжина тіла L , ширина тіла W , діаметр черевної Db та ротової присосок Dm ; для червів *Aspidogaster conchicola* Baer [233] – довжина тіла L , ширина тіла W , довжина та ширина диска Бера (l та w); для церкарій трематоли *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827 – довжина тіла L , ширина тіла W , діаметр черевної присоски $dч$; для редій род. *Echinostomatidae* – довжина та ширина тіла, діаметр глотки; для метацеркарій – діаметр d mtc; для спороцист *C. pugnax* – L та W – довжина та ширина тіла.

Об'єм партеніт (X) та личинок (Y) трематоли *C. pugnax* вираховували за формулами: $X=0,7854 \cdot W^2 \cdot L$; $Y=(0.5236 \cdot w^2 \cdot l)+(0.2618 \cdot w_T^2 \cdot l_T)$ в мкм³, де L та W – довжина та ширина спороцисти, l_T – довжина тіла церкарії *C. pugnax*, w_T – ширина тіла церкарії *C. pugnax* [17]. Всього було поміряно 759 спороцист та 144 церкарії *C. pugnax*.

Опис угруповань партеніт *Cercaria pugnax*

Для опису субпопуляційних утворень трематоли *Cercaria pugnax* використовували термінологію, яку запропонував Беклємішев В. Н. (1959, 1960) і доповнили Галактіонов К. В., Добровольський А. А. (1984) та Гранович А. І. (1996, 1999).

Оскільки розвиток церкарій в середовищі однієї спороцисти є неоднорідним [30], то про ступінь зрілості партеніт та личинок трематод, а

отже і про стан геміпопуляції партеніт та личинок *C. rigпах*, крім лінійних їх розмірів, можуть свідчити деякі зовнішні ознаки церкарій в тілі та поза тілом спороцист [78]. На основі таких ознак партеніти та личинки трематод були поділені за ступенем зрілості на декілька градацій, які, на нашу думку, відображають генеративну структуру геміпопуляцій під впливом різної температури водного середовища:

1-ша група – «нерозвинені спороцисти та церкарії *C. rigпах*» (сюди входять спороцисти, в тілі яких виявлені церкарії у вигляді зародків без чітко сформованого хвоста та стилета; в полі зору церкарій поза спороцистами не виявлено);

2-га група – «недорозвинені спороцисти та церкарії *C. rigпах*» (в цю групу входять спороцисти з нерухомими церкаріями, тіло яких має видимий хвіст);

3-тя група – це «розвинені спороцисти та церкарії *C. rigпах*». В третю групу входять молюски, інвазовані спороцистами, в тілі яких виявлено:

3.1. хоча б одну рухому церкарію; решта вмісту може бути у вигляді нерухомих церкарій, тіло яких має сформований хвіст, черевну та ротову присоску, стилет;

3.2. хоча б одну рухому церкарію; решта вмісту спороцисти – відсутня, за наявності в полі зору активних церкарій;

3.3. вміст спороцист складають 2-3 рухливі церкарії; в полі зору спостерігаємо багато активних церкарій, які вийшли з тіла спороцисти;

4-та група – «інактивовані під впливом температури спороцисти та церкарії *C. rigпах*», вміст яких гомогенний при наявності в полі зору окремо частин тіла церкарій: тіло церкарій без диференціювання ротової й черевної присоски та хвоста.

Також для більш детального аналізу інтенсивності зараження трематодами *C. rigпах* інвазовані молюски були поділені на 4 групи інвазії за величинами інтенсивності: на 1-шу групу інвазії (з II до 10 екз./особину),

2-гу групу (з II до 1000 екз./особину), 3-тю групу (з II до 10000 екз. особину) та на 4 групу інвазії (з II до 20000 екз./особину і вище).

2.4. Схема експериментальної постановки досліду

Ми запропонували принципову схему експерименту з дослідження структурно-функціональних перебудов у симбіоценозах молюсків [67], що виглядає так.

З вибірки однієї популяції, що характеризується певними показниками інвазії симбіонтами, відбирали щонайменше дві групи для постановки експерименту: 1) контроль; 2) група під дією чинника. Усіх молюсків перед дослідом зважували, маркували та вимірювали. Згідно з нашими даними та даними інших дослідників [60, 212], щоб відібрати з більшою впевненістю інвазовані молюски *V. viviparus*, необхідно брати екземпляри певної розмірно-вагової групи, а саме від 2,5 до 4,5 г.

Молюсків поміщали в акваріуми по 50 та 100 літрів. Під час досліду умови у двох групах відрізнялися лише за чинником впливу: встановленою температурою - 21 °C, 26 °C, 28 °C 30 °C. Молюсків годували щодня з розрахунку 1,1% від маси тіла водоростями *Chlorella* sp. [141]. Об'єкти піддавали обов'язковій акліматії протягом 14 діб [138]. Температуру в акваріумах підвищували за допомогою терморегулятора на 1°C/добу. експеримент тривав 25 діб. Під час експерименту концентрація кисню у воді становила 9,7 мгО₂/л та рН 7,5±0,3. Воду замінювали щотижня на 50% об'єму акваріуму. Після закінчення досліду молюсків повторно зважували, а після цього розтинали для виявлення симбіотичних організмів. Всього було розітнуто 1550 екз. молюсків. Визначали показники інвазії – EI (%), II (екз./особину), вид симбіонта, стать хазяїв, кількість молоді та стан дозрівання статевих продуктів у самиць молюсків. З огляду на результати паразитологічного розтину молюсків розподіляли на групи за ступенем інвазії чи її відсутністю. Так, схема досліду дала змогу застосувати двофакторний дисперсійний аналіз для визначення впливу антропогенного

фактора та ступеня інвазії на структуру паразитарних систем. Такий аналіз дає можливість проводити дослідження впливу різноманітних факторів на симбіозоци різного складу, які характеризуються різним ступенем інвазії симбіонтами.

У випадку дослідження симбіофауни перлівницевих молюсків загальна тривалість експерименту становила близько 1 місяця. Тривалість досліду з моменту підняття температури (до 28°C) до розтину молюсків – 21 доба. Температура в контролі становила 22°C. Концентрація кисню у воді упродовж досліду змінювалась у межах 5–7 мг О₂/л. Молюсків годували щоденно водоростями *Chlorella* sp. З поверхні мантийної порожнини (приблизно з 2 см²) були зроблені сухі мазки, які в подальшому імпрегнувались азотнокислим сріблом по Кляйну [48, 57].

При дослідженні темпів інвазування молюсків *D. polymorpha* специфічними інфузоріями *C. acuminatus* під впливом підвищеної температури неінвазованими молюсками (група-реципієнт) були дрейсени з популяції молюсків водойми-охолоджувача ХАЕС. Донорною групою (інвазовані молюски) були молюски з верхньої ділянки Канівського водосховища. Донорну групу та групу-реципієнта помістили сумісно в добре керовані акваріуми (об'єм – 50 л) при умовах перемішування води. Донорну групу поміщали в акваріум через 10 днів після аклімації дрейсени до умов досліду із групи-реципієнта. Протягом експерименту контролювали концентрацію кисню (яка коливалась у межах 6–8 мг/л), а продукти обміну речовин видаляли шляхом часткової заміни води (1/3 об'єму акваріума один раз на 3 дні). В одному з акваріумів була встановлена температура 28°C, температура води в акваріумі в контролі становила 18–22°C, проточність в обох акваріумах була постійною, її забезпечував водяний насос з витратою води 560 л/год. Для годування молюсків використовували суспензію пасти *Chlorella* sp. Під час експерименту проводили паразитологічний розтин молюсків (група-реципієнт) з періодичністю 7 днів по 25–75 екз. Молюсків із

донорної групи розтинали в останню чергу. Всього було досліджено 400 екз. молюсків. Пошук і підрахунок інфузорій проводили в момент розтину.

2.5. Методи дослідження мінливості симбіотичних війчастих

Дослідження мінливості симбіотичних інфузорій проводили за такими параметрами: розміри організмів – довжина тіла (L), ширина тіла (W), відстань від апікального полюсу до початку передротової лійки (l_0), ширина передротової лійки (w_0); індекси (відношення) – відношення ширини тіла до довжини тіла інфузорій (W/L), відношення відстані від апікального полюса до початку передротової лійки до довжини (l_0/L), відношення ширини передротової лійки до ширини тіла інфузорій (w_0/W), відношення ширини передротової лійки до відстані від апікального полюса до початку передротової лійки (w_0/l_0).

2.6. Еколого-фізіологічні та біохімічні методи дослідження симбіоценозів молюсків під впливом температури водного середовища

Інтенсивність обміну в молюсків визначали за вмістом розчиненого у воді кисню методом «закритих ємностей» [18]. Дослід закладали згідно з планом-схемою, запропонованою вище [67]. На 25-й день утримання молюсків при різних температурах за 2 години до початку досліду вимикали аерацію акваріумів. Молюсків поміщали в ємності однакового об'єму (250 мл), заповнені відстояною водою по вінця, щоб не залишалось пухирців повітря, закривали щільно корками та поміщали в акваріуми з відповідними температурними режимами. Це давало змогу зберегти стабільну температуру протягом усього часу інкубації. Час інкубації був встановлений експериментально – 2,5 години. Ємність без молюска слугувала за контрольне значення вмісту розчиненого кисню у воді. Після закінчення часу інкубації воду з ємностей зливали у кисневі склянки і визначення

концентрації розчиненого кисню проводили за Вінклером [127]. Молюсків, після закінчення досліду, повторно зважували, розтинали з метою встановлення показників інвазії та видового складу паразитофауни. Всі досліди були проведені з трикратною повторюваністю.

Молюски, після проведеного експерименту після визначення показників швидкості споживання кисню та інтенсивності обміну речовин (ІО) були поділені на 3 групи за ступенем інвазії (рис. 2.2):

1-ша група – молюски, вільні від інвазії;

2-га група – молюски з «низькими» значеннями інтенсивності зараження метацеркаріями трематод *L. constantiae* (в середньому: 1 екз./особину) та *E. echinatoides* (36 екз./особину);

3-тя група – молюски із «середньою» інтенсивністю інвазії метацеркаріями (788 екз./особину), редіями (1096 екз./особину), церкаріями (23 екз./особину) *N. echinatoides* та в незначних кількостях спороцистами *C. pugnax* (47 екз./особину).

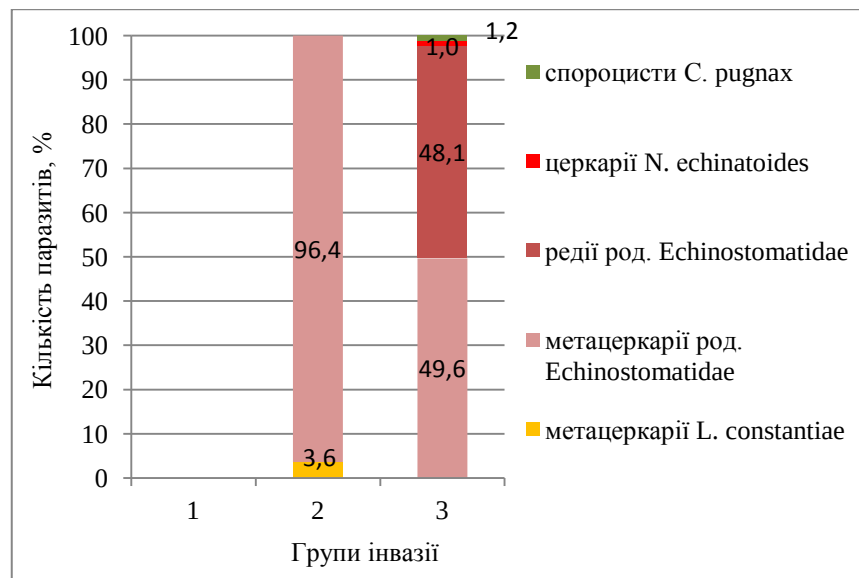


Рис. 2.2. Відсотковий розподіл різних видів та стадій розвитку трематод у групах молюсків *V. viviparus* поділених за ступенем ІІ

Для визначення активності ферменту СДГ гепатопанкреас підсушували на фільтрувальному папері і зважували на торсійних вагах. Після чого матеріал заморожували при температурі -18°C . Зразки гепатопанкреасів

піддавали відтаненню та повторному заморожуванню, для кращого екстрагування білків. У подальшому матеріал поділили на групи, які відрізнялися за видом та інтенсивністю зараження; за контрольну групу брали матеріал, вільний від інвазії паразитичними організмами (рис. 2.3).

1-ша група інвазії – молюски, вільні від інвазії (умовний контроль);

2-га група інвазії – молюски з «низькою» інтенсивністю інвазії (II від 1 до 100 екз./особину; це були молюски, інвазовані на 99% метацеркаріями трематод род. *Echinostomatidae* та на 1% метацеркаріями трематод *L. constantiae* Mueller);

3-тя група – молюски із «середньою» інтенсивністю зараження (II від 400 до 11500 екз./особину; в групу входили зразки гепатопанкреасів молюсків, інвазованих на 100% метацеркаріями, редіями та церкаріями *N. echinatoides*);

4-та група інвазії – молюски з «високою» інтенсивністю інвазії (II від 18 тис. до 165 тис. екз./особину; зразки гепатопанкреасів молюсків *V. viviparus*, інвазованих практично на 100% спороцистами та церкаріями трематоди *C. pugnax* і в незначній кількості – іншими видами трематод).

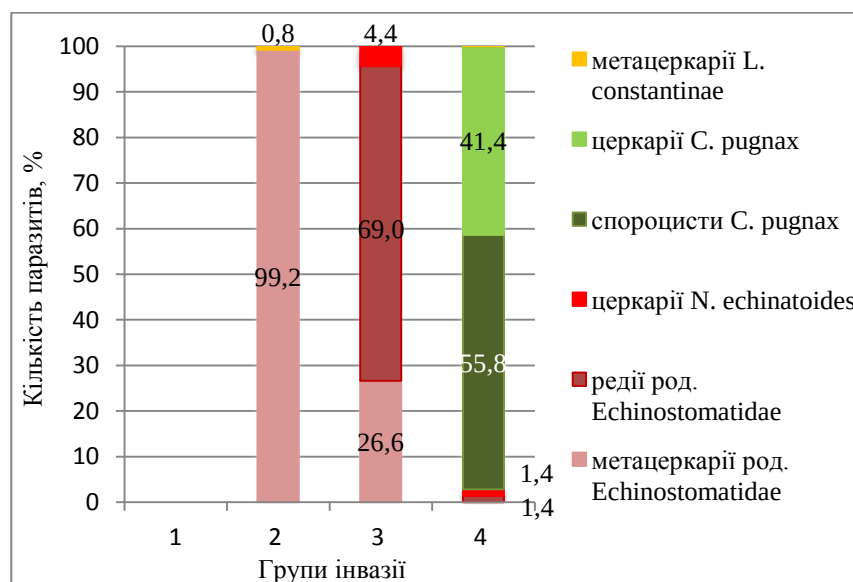


Рис. 2.3. Поділ молюсків *V. viviparus* за видами трематод та інтенсивністю інвазії (де 1-ша група – вільні від інвазії паразитами молюски)

Для визначення активності ферменту СДГ відбирали гепатопанктеас із декількох молюсків *V. viviparus*, об'єднаних однієї групою інвазії. Проводили визначення активності ферменту СДГ [87] та вмісту загального білка [115] в тканинах молюсків біуретовим методом.

Морфологічні показники були оброблені з використанням програми Microsoft Excell 5.0 Copyright 1985–1999 © Microsoft Corporation із подальшим статистичним аналізом за загальноприйнятими методиками [37, 107]. Під час роботи над дисертацією норми біологічної етики не були порушені.

РОЗДІЛ 3

СИМБІОЦЕНОЗИ МОЛЮСКІВ, ОСОБЛИВОСТІ ЇХ ПЕРЕБУДОВ ЗА УМОВ ВПЛИВУ ПІДВИЩЕНОЇ ТЕМПЕРАТУРИ

3.1. Дослідження структурно-функціональних змін у симбіоценозах моллюсків *Viviparus viviparus* під впливом температурного фактора

Моллюски *V. viviparus* є домінуючим видом черевоногих моллюсків у багатьох водоймах і водотоках України, серед яких – водосховища Дніпра, водні об'єкти урбанізованих територій м. Києва [52, 79, 132, 143, 145, 146, 147, 159]. За нашими даними та даними з літературних джерел у симбіоценозі цього моллюска в умовах басейну річки Дніпро налічують не менше 7 видів симбіонтів – паразитичних трематод [50, 142, 146]. З цієї причини та з причини відносної простоти їх утримання моллюски *V. viviparus* були обрані як зручні тест-об'єкти для проведення експериментів з впливу підвищеної температури. Для дослідів моллюсків відбирали з трьох водойм Києва – озера Бабине, затоки Собаче Гирло та заплавної водойми ріки Десна. Найвищі показники ЕІ (до 96,3%) та ІІ (до 3033 екз./особину) трематодами були характерні моллюскам з оз. Бабиного. Таку велику зараженість моллюсків у цьому водному об'єкті пояснюють тим, що заплавною водоймою, до яких належить оз. Бабине, властиве значне багатство фауни личинкових форм трематод, а також вища екстенсивність та інтенсивність зараження моллюсків порівняно з головним руслом Дніпра. Прибережна смуга такої водойми більш доступна для різних хребетних тварин, які поширюють яйця гельмінтів. Щільність різних безхребетних у прибережній смузі також набагато вища, ніж у глибоководній ділянці. Всі ці фактори в поєднанні з хорошим прогріванням товщі води створюють сприятливі умови для зараження моллюсків мірацидіями трематод [142].

3.1.1. Зміна маси молюсків *Viviparus viviparus* за підвищення температури та впливу трематод

Системним показником реакції гідробіонтів на зміну чинників водного середовища є зміна їхньої маси. Експериментальні дослідження впливу температури та трематодної інвазії показали існування відмінностей у прирості молюсків та втраті ними своєї маси залежно від температури дослідного середовища, характеру та ступеня інвазії паразитами, сезону дослідження популяції молюсків ($p > 0,95$, рис. 3.1).

Втрата маси молюсків (у середньому за період досліджень) була більшою в 5 та 22 рази при 26°C і 30°C відповідно порівняно з контрольною температурою. Такі результати пов'язані не лише з інтенсифікацією обміну речовин, яка була індукована температурою, а й активною емісією молоді молюсків, яка спостерігалася при підвищенні температури до 30°C, а також із видом та чисельністю паразитів.

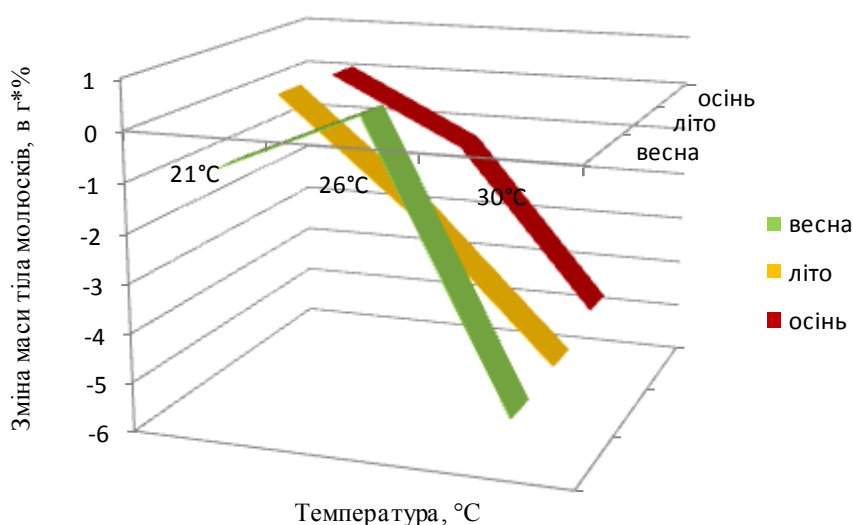


Рис. 3.1. Зміна маси молюсків *V. viviparus* залежно від температури водного середовища (вибірки у різні сезони року)

Експериментально встановлено більшу втрату маси інвазованих молюсків порівняно з неінвазованими, що можна пояснити більшими енергетичними затратами молюсків, заражених трематодами, для підтримання своєї життєдіяльності [30]. Втрата маси заражених трематодами

моллюсків під дією підвищених температур (26°, 30°C) була суттєво вищою (в середньому в 12 разів) порівняно з незараженими особинами.

У весняних вибірках величини втрати маси моллюсків, заражених трематодами, вірогідно відрізнялися ($p \geq 0,95$) і були в середньому втричі більшими порівняно із незараженими моллюсками (рис. 3.2).

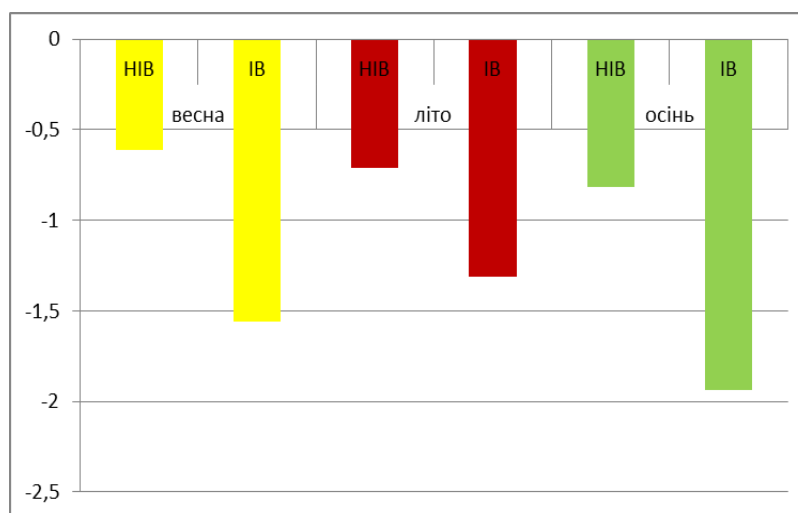


Рис. 3.2. Середні величини зміни маси інвазованих (ІВ) та неінвазованих (НІВ) моллюсків *V. viviparus*, відібраних у різні сезони вегетаційного періоду
Примітка: по осі x – НІВ та ІВ трематодами моллюски в різні сезони; по осі y – зміна маси моллюсків, в г·%

Також було виявлено, що моллюски заражені партенітами та личинками трематоди *S. rignaux* більше втрачали масу (в середньому в 1,7 раза) за умов впливу підвищених температур (26°, 30°C) порівняно з моллюсками, інвазованими трематодами род. *Echinostomatidae* (рис. 3.3).

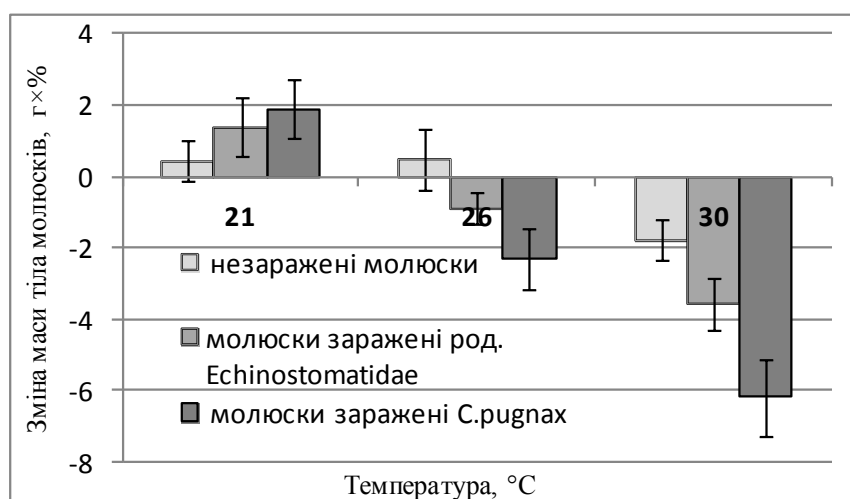


Рис. 3.3. Вплив температурного фактора та інвазії різними видами трематод на зміну маси молюсків *V. viviparus*

Інвазовані трематодами як самці, так і самиці, при 21°C мали в середньому у 5,4 раза більший приріст маси порівняно з неінвазованими молюсками (рис. 3.4), проте у заражених самців за 21°C зростання маси було в 2,7 раза більшим порівняно із зараженими самицями за тієї самої температури водного середовища. За 26°C інвазовані трематодами самці мали в 3 рази більшу втрату маси порівняно з неінвазованими самцями молюсків. На відміну від самців, при 26°C менше втратили у масі інвазовані самиці – в 1,6 раза порівняно з неінвазованими самицями. За 30°C і самці, і самиці втратили у масі більше на 40,7% та 33,8% відповідно порівняно з неінвазованими молюсками за підвищеної температури водного середовища.

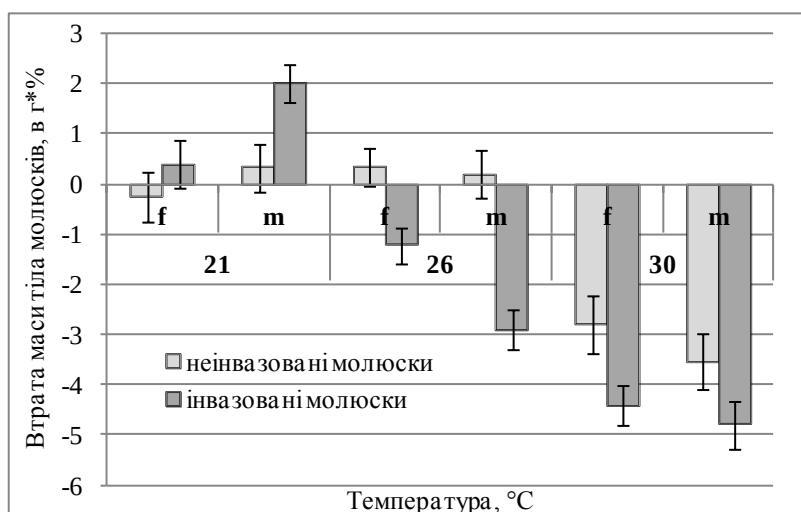


Рис. 3.4. Вплив різних температур водного середовища на зміну маси неінвазованих та інвазованих трематодами самців та самиць молюсків *V. viviparus*

Отже, інвазовані молюски втрачали у масі в середньому більше порівняно з неінвазованими, що можна пояснити більшими енергетичними витратами системи «паразит–хазяїн» на підтримання свого функціонування. Підвищення температури призводило до зростання інтенсивності обміну речовин і втрати молюсками маси, при цьому інвазовані молюски втрачали

порівняно більшу частку маси (самці більше за самиць). Партеногенетичні покоління трематод *S. rigдах* більш суттєво «виснажують» організм хазяїна, про що можуть свідчити істотніші втрати маси молюсків-хазяїв цього виду порівняно з молюсками, зараженими іншими видами трематод.

3.1.2. Вплив підвищення температури та трематод на статеву та генеративну структуру популяцій молюсків *Viviparus viviparus*

Дослідження розподілу статей у вибірках вивіпарусів показало, що навесні спостерігали 27,4% самців та 72,6% самиць, з них 99,5% були фертильними; літом спостерігали схожий розподіл – 31,7% самців та 68,3% самиць, серед них 78,6% фертильних; більше самців було восени – 59,6% та 40,4% самиць, з них 93,6% фертильних (рис. 3.5). За даними з літературних джерел співвідношення самців і самиць живородок у природних популяціях становить переважно 1:3, із перевагою в кількості самиць восени та взимку [46, 108, 195].

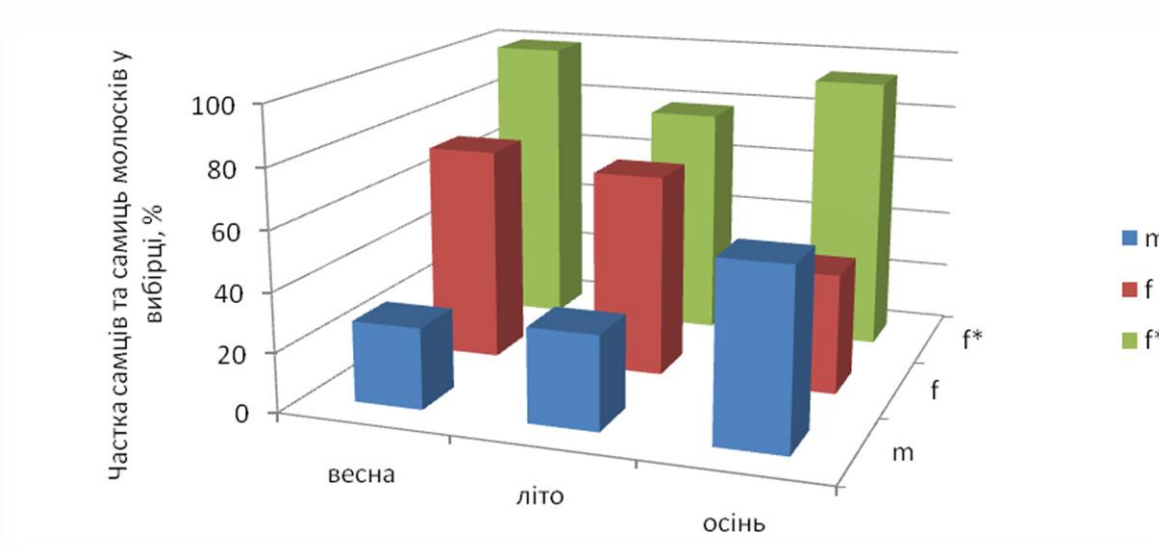


Рис. 3.5. Сезонна динаміка співвідношення статей молюсків *V. viviparus* в експериментах протягом вегетаційного періоду

Примітки: m – самці, f – самиці, f* – фертильні самиці

Сезонна динаміка кількості фертильних самиць (рис. 3.5.) *V. viviparus* відповідає даним по частці самиць у природних популяціях [108]. Так, серед молюсків, які відбирали для експериментів, максимальна частка фертильних самиць була навесні (99,5%). Це пояснюється біологічними особливостями цього виду, зокрема тим, що у виводкових шляхах самиць, які копулювали раніше, навесні починають з'являтися ембріони. Найменша кількість самиць з ембріонами була влітку і становила 78,6%. Такий розподіл відповідає і природнім умовам, а причиною є те, що в популяціях молюсків влітку з'являється значна кількість статевонезрілих самиць унаслідок масового весняного виходу молоді.

Мінімальна плодючість (виявлена кількість ембріонів) самиць молюсків *V. viviparus* була відзначена влітку (в середньому $9,0 \pm 1,1$ екз./особину), максимальна – восени (в середньому $13,8 \pm 3,6$ екз./особину) (рис. 3.6). Цей факт можна пояснити залежністю плодючості від температури: із її зростанням зростає швидкість дозрівання ембріонів та вихід молоді і, як наслідок – виявлено більшу частку самиць без ембріонів. Підтвердження результатів цих спостережень у температурному варіанті «21°C» знаходимо в інших дослідників цих молюсків у природних умовах для цього ж періоду досліджень та водойм [60]. Відомо, що молюски *V. viviparus* розмножуються переважно протягом першої половини літа, досить інтенсивний вихід молоді відбувається наприкінці квітня – на початку травня, коли температура води зростає до 13,5–14,0°C [79]. У природних популяціях молюсків *V. viviparus* протягом вегетаційного періоду саме восени переважала група дорослих особин (понад 80%) у зв'язку з її поповненням за рахунок торішньої молоді [60]. Восени температура водного середовища знижувалася, зменшувався вихід молоді, зростав термін дозрівання ембріонів.

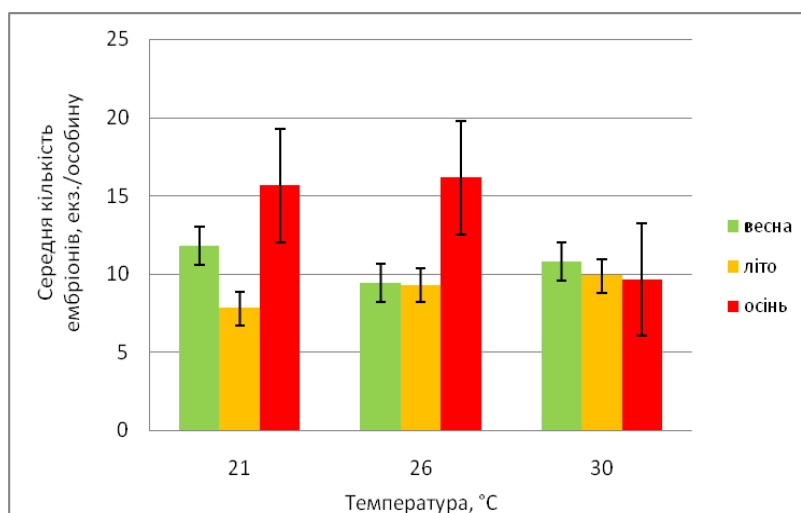


Рис. 3.6. Кількість ембріонів у самицях молюсків *V. viviparus* залежно від сезонності та експериментальної температури ($M \pm \sigma$)

Також у ході експериментів було з'ясувано, що на плодючість самиць молюсків впливала не тільки температура водного середовища, а й зараженість молюсків паразитами: інвазовані різними видами та стадіями розвитку трематод самиці містили вірогідно меншу кількість ембріонів (практично вдвічі) порівняно з особинами, вільними від інвазії (рис. 3.7).

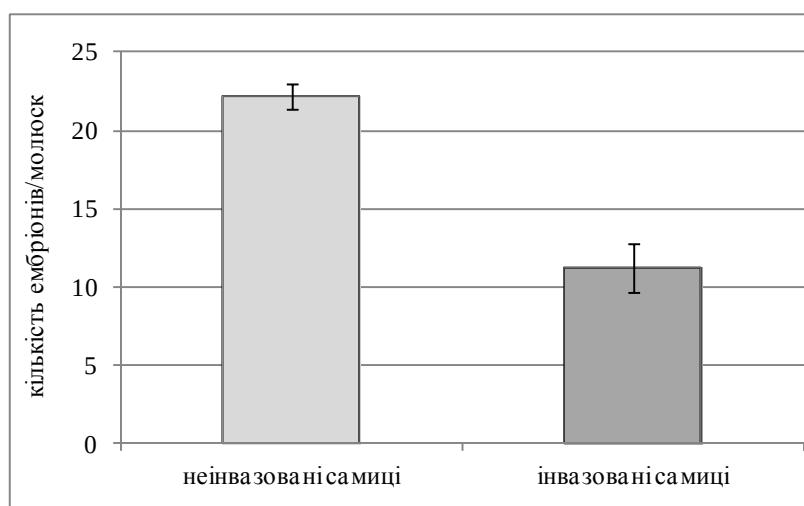


Рис. 3.7. Кількість ембріонів у самицях *V. viviparus* заражених та незаражених паразитами ($M \pm m$)

Важливою біологічною властивістю усіх живородок є те, що статевозрілі молюски найменшого за розмірами класу не здатні відразу

ж продукувати молодь. Відомо, що готова до виходу молодь у *Viviparidae* має черепашку не менше 3,25 оберту з висотою 4 мм. Згідно зі спостереженнями дослідників [108], у весняний період у самиць живородок присутні яйцеві капсули без сформованих ембріонів («білі пакети»). Влітку відбувається ріст ембріонів, і кількість «пакетів» різко збільшується: формуються ембріони першого вікового класу (до 2 обертів завитка); перехід ембріональних черепашок з першого у другий віковий клас (2,25–2,75 оберту) відбувається повільно, а кількість ембріонів третього вікового класу (черепашки із 3 і більше обертами) є мінімальною (7–13%).

Нами було відмічено домінування ембріонів другого вікового класу в досліджуваних популяціях протягом усього року, окрім літа.

Дослідження впливу інвазії спороцистами трематоди *S. rugna* на кількість ембріонів різного розмірного класу (див. розділ 2) показало певну особливість. Так, при інтенсивності зараження спороцистами від 14 тис. екз./особину і вище в самицях залишалися ембріони другого та третього розмірних класів, тобто «середні» та «великі», перший клас ембріонів був практично відсутній (рис. 3.8). За такої інвазії кількість ембріонів другого та третього розмірних класів була суттєво меншою (майже в 4 рази) порівняно з самицями, які були заражені партенітами до 14 тис. екз./особину. Це може свідчити про конкурентні відносини за енергоресурси молюска хазяїна між його ембріонами та паразитами, на користь останніх за умови високої інтенсивності зараження.

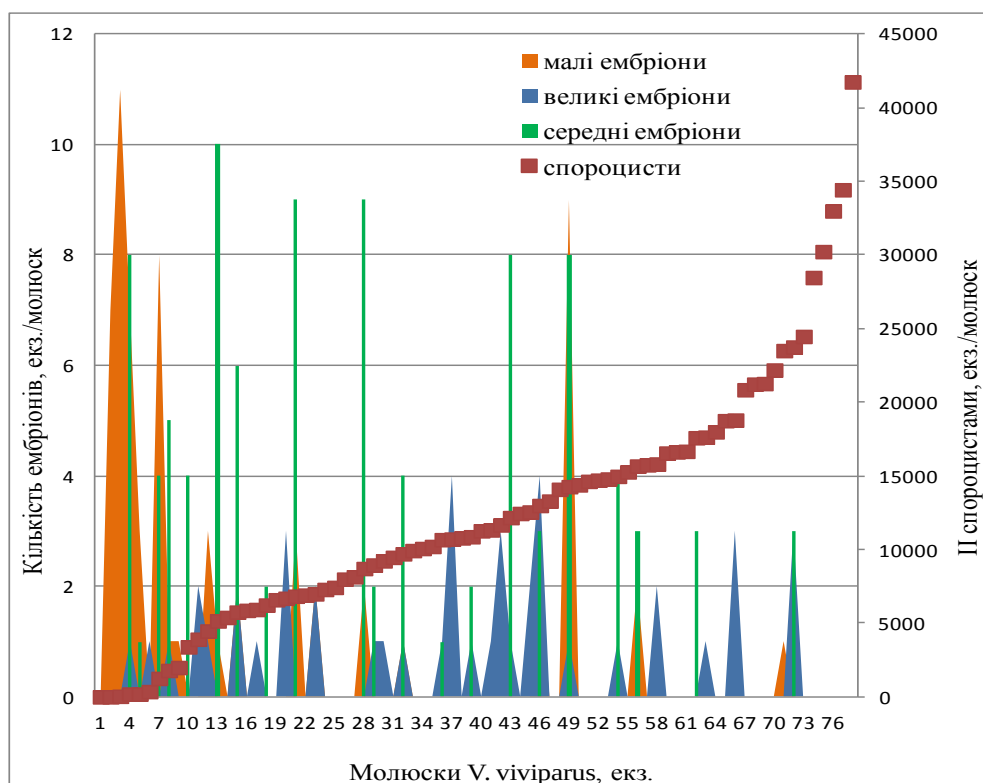


Рис. 3.8. Вплив зараження трематоди *S. rigna* на ембріональний розвиток молюсків *V. viviparus*

Були досліджені особливості статевого розподілу інвазованих партенітами та личинками трематоди *S. rigna* молюсків *V. viviparus*. Вивчення залежності статевого розподілу молюсків з ПВ від інтенсивності зараження спороцистами та церкаріями *S. rigna* відмінностей не показало. Тоді як в експериментальних умовах частка інвазованих *S. rigna* самців та самиць за різної температури водного середовища мала певні відмінності порівняно з неінвазованими молюсками (рис. 3.9):

1) частка заражених трематодами самиць була в середньому за температурами більшою в 2,4 рази порівняно із самцями;

2) під впливом підвищених температур (27,8°, 29,9°C) частка заражених самців була нижчою в середньому в 1,2 рази порівняно з часткою заражених самців за нижчих температур (21,8°, 25,7°, 26,4°C);

3) також максимальна частка заражених *S. rigna* самиць відзначена за 25,7° та 26,4°C і була в середньому більшою в 1,3 рази від частки інвазованих самиць за інших температурних режимів.

Отже, було виявлено перевагу самців, інвазованих цим видом трематоди за 21,8°C і 26,4°C та самиць за умов впливу температур водного середовища 25,7°C та 26,4°C порівняно з самцями та самицями відповідно за інших температурних режимів.

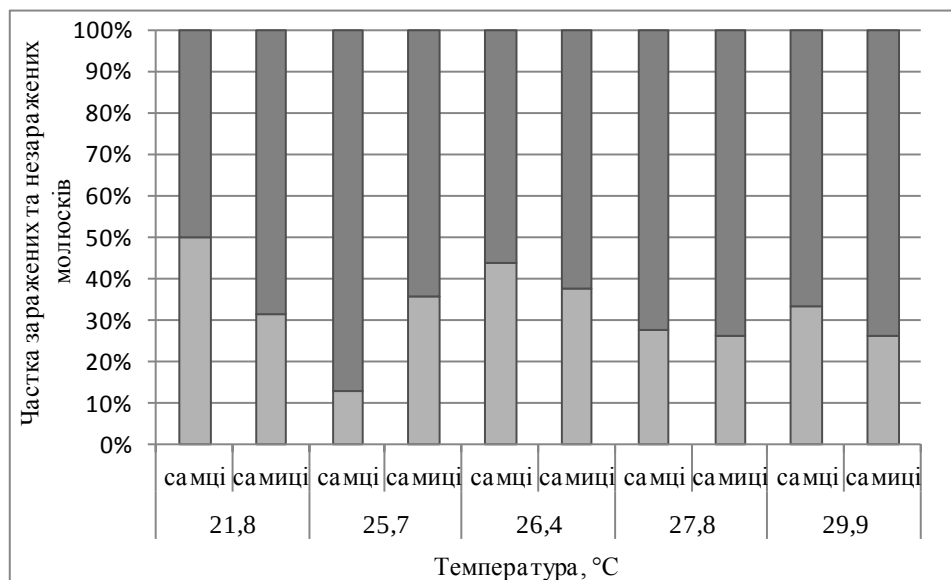


Рис. 3.9. Частка інвазованих та неінвазованих трематодою *S. pugnax* самців та самиць молюсків *V. viviparus* за різних температур водного середовища у літній період

Примітки: де світлими відтінками позначені заражені особини молюсків, темними - незаражені.

Практично за всіх температур водного середовища (21,8°, 25,7°, 27,8°, 29,9°C) спостерігали самців (рис. 3.10) в середньому з більшими в 1,2 раза значеннями інтенсивності зараження спороцистами трематоди *S. pugnax*, порівняно з самицями, що відповідає величинам зараження отриманих в природних умовах [60]. Максимальні значення інтенсивності зараження мали самці 25,7 та 29,9 °C. Проте ці результати отримані за величинами середньої інтенсивності зараження партенітами трематоди. Для точнішого аналізу необхідно поділити інвазованих *S. pugnax* молюсків *V. viviparus* на групи інвазії за величинами інтенсивності інвазії (див. розділ 2).

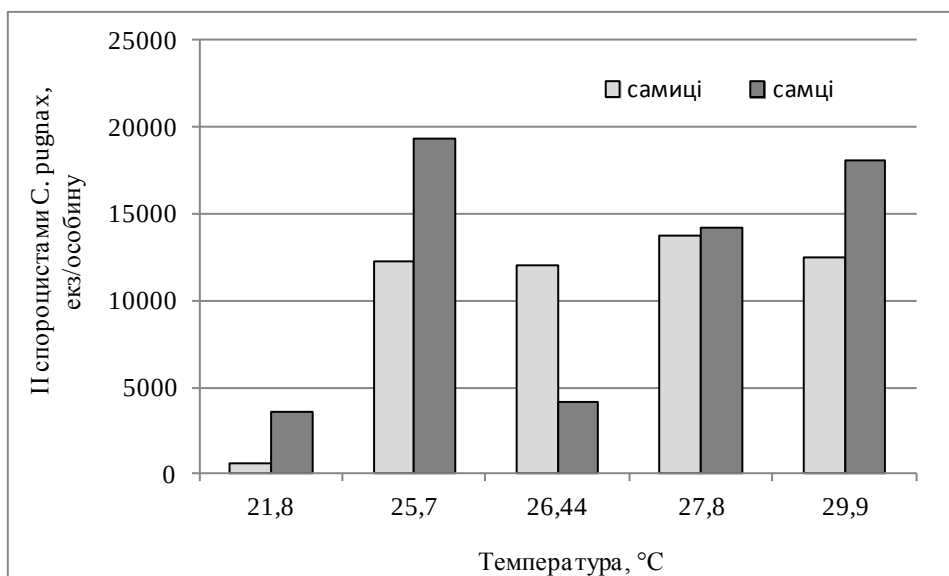


Рис. 3.10. Значення інтенсивності зараження спороцистами трематоди *S. rigna* самців та самиць молюсків за різної температури водного середовища

Так, було виявлено, що молюски при підвищеній температурі водного середовища (від 25,7–29,9°C) були середньо- та високоінвазованими партенітами *S. rigna*, на відміну від 21,8°C (рис. 3.11). Зокрема найбільша частка середньо- та високоінвазованих самців була відзначена за 29,9 °C, а самиць – за 27,8°C.

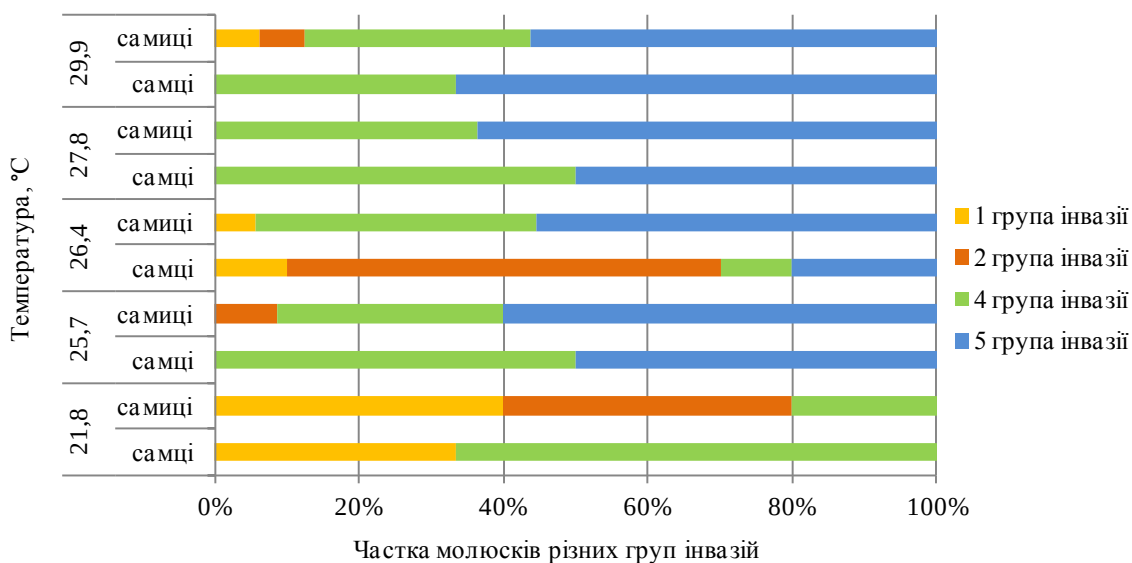


Рис. 3.11. Розподіл інвазованих партенітами трематоди *C. pugnax* самців та самиць молюсків *V. viviparus* за різної температури водного середовища в літній період

Відмінності між величинами інтенсивності зараження різних статей можна пояснити як різною «привабливістю» самців чи самиць як «мішеней», так і різним імунним статусом та їх смертністю [23, 33].

Отримані результати дослідження за літній період підтвержені осінніми даними.

Отже, згідно з нашими результатами самиці молюсків *V. viviparus* є більш імунотолерантними до «високої» інвазії спороцистами *C. pugnax* та підвищеної температури водного середовища.

Очевидно, що величини зміни маси молюсків та співвідношення статей, які ми отримали в експериментальних умовах, залежали від багатьох чинників, котрі можна розділити на дві групи:

1-ша група – абіотичні чинники, які безпосередньо впливали на організм молюска. Передусім, це дослідна температура та режим її встановлення (див. розділ 2), а також умови, в яких утримували молюсків: режим аерації, годування, щільність посадки, термін акліматизації;

2-га група – біотичні чинники, які прямо та опосередковано, але не менш суттєво впливали на організм молюска, зокрема це паразитарний фактор та фізіологічний стан організму молюска у певний сезон вегетаційного періоду. Сезонні зміни у популяціях молюсків можуть впливати на динаміку індивідуальної та середньої маси молюсків у зв'язку із перебігом життєвого циклу (розмноження, розвиток ембріонів у самицях) та можуть відображатися змінами у статевій та генеративній структурах популяції.

3.1.3. Зміни показників інвазії молюсків *Viviparus viviparus* трематодами під впливом температури

Екстенсивність зараження молюсків партенітами і личинками трематод залежить від сезону та пов'язана з реалізацією життєвих циклів хазяїв та їхніх паразитів [30].

На підставі дослідних спостережень та даних з літературних джерел [222] можна виділити деякі фактори, які впливають на зараженість при зміні сезону. Один із найважливіших чинників, який впливає на розвиток та дозрівання личинкових стадій життєвого циклу трематод, а отже і на передачу їх до другого проміжного хазяїна, є температура водного середовища. І інший не менш значимий чинник – це вік та розмір організму хазяїна. Для експериментів були відібрані (див. розділ 2) молюски середнього розміру, щоб уникнути розбіжності в отриманих результатах.

Навесні живородкам були характерні низькі величини екстенсивності інвазії. При порівняльному аналізі видового складу личинкових форм трематод, а також екстенсивності та інтенсивності зараження ними молюсків були використані середні значення цих параметрів за значеннями попереднього розтину (ПР, див. розділ 2) (табл. 3.1). Навесні, коли в прибережній зоні товща води ще не прогріта, розвиток партеніт та личинок трематод, а також поширення личинок трематод пригнічується [143, 145]. За весняний період молюски *V. viviparus* були інвазовані партенітами (редіями) та личинками (метацеркаріями) трематод род. *Echinostomatidae*, метацеркаріями *L. constantiae*. За попереднього розтину не було виявлено спороцист і церкарій *C. pugnax*.

Із інших груп симбіонтів були виявлені в цей період інфузорії роду *Ptychostomum* sp. род. *Hysterocinetidae* з низькими значеннями показників інвазії (EI $2,0 \pm 1,4\%$, П $3,0 \pm 0,7$).

Таблиця 3.1.

Сезонна динаміка інвазованості трематодами молюсків *V. viviparus*
партенітами та личинками окремих видів трематод

Сезон	Температура, °C	Показник	mtc	редії	церкарії	mtc	спороцисти	церкарії
			род. <i>Echinostomatidae</i>	род. <i>Echinostomatidae</i>	<i>N. echinatoidea</i>	<i>L. constantiae</i>	<i>C. pugnax</i>	<i>C. pugnax</i>
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Весна	10,5±1,9	EI	17,7(3,8)	2,0(1,4)	–	6,9(2,5)	–	–
		II	$\frac{690 \pm 508,3}{1-8160}$	$\frac{960 \pm 509}{600-1320}$	–	$\frac{1,6 \pm 0,3}{1-3}$	–	–
Літо	16,5±0,7	EI	15,4(2,4)	3,1(1,1)	0,4(0,4)	7,0(1,7)	13,6(2,3)	0,9(0,6)
		II	$\frac{148 \pm 91}{1-2957}$	$\frac{1685 \pm 629}{437-4857}$	17,0*	$\frac{1,4 \pm 0,3}{1-6}$	$\frac{21684 \pm 3373}{60-89000}$	$\frac{672 \pm 259}{84-1440}$
Осінь	9,5±0,9	EI	42,9(7,6)	16,7(5,8)	7,1(4)	9,5(4,5)	45,2(7,7)	31(7,1)
		II	$\frac{231 \pm 138}{1-1800}$	$\frac{910 \pm 566}{56-4000}$	$\frac{74 \pm 43}{7-124}$	$\frac{1,5 \pm 0,6}{1-3}$	$\frac{20513 \pm 3521}{518-47000}$	$\frac{16809 \pm 2784}{1014-37000}$

Примітки: у таблиці наведено сумарну величину EI(%), для EI: у дужках наведено величину помилки репрезентативності; для II: над ризикою – $M \pm m$, під ризикою – мінімальні та максимальні значення II, екз/особину; для II не вказаний діапазон величин зараження в тому випадку, коли зараження було одиничним (*).

Підвищення температури води влітку позитивно впливає на дозрівання та поширення трематод. Середня екстенсивність зараження паразитами гр. *Echinostomata* живородок була більшою порівняно з величинами у весняний період. Низькі значення інтенсивності на тлі високої

екстенсивності зараження трематодами можна пояснити двома причинами: 1) відмиранням високоінвазованих особин молюсків, які не витримали сумісного впливу високих літніх температур та паразитів; 2) прискоренням дозрівання партеніт та личинок і відповідно прискоренням життєвого циклу трематод під впливом підвищених літніх температур. Крім трематод у молюсків *V. viviparus* за літній період були виявлені такі симбіонти: інфузорії роду *Ptychostomum* sp. [162] (з EI $8,3\% \pm 1,8$, II $25,9 \pm 16,1$) та поодинокі еземпляри нематод та черепашкових ракоподібних.

Восени зараженість молюсків була значно вищою порівняно з весняно-літнім періодом, хоча по кількості видів трематод уступала літньому сезону. У цей період у симбіофауні молюсків домінувала стилетна трематода *S. pugna*.

Порівняння величин інтенсивності зараження молюсків в різні сезони показало, що молюски найбільше інвазовані в осінній період: в середньому інтенсивність інвазії по всім видах та стадіях розвитку трематод в 3,7 раза перевищує літні значення і в 7,0 разів – весняні. Отримані результати із сезонної динаміки зараженості молюсків трематодами відповідають даним літературних джерел [45, 60, 73, 159].

Експериментальні дослідження показали суттєві зміни у показниках інвазії молюсків трематодами під впливом підвищеної температури водного середовища.

У весняний період були відмічені максимальні значення інвазії (EI та II) більшістю видів та стадій розвитку трематод за 26°C, окрім метацеркарій гр. *Echinostomata*, інвазія якими досягала максимальних значень при 30°C (табл. 3.2). При цьому більші значення екстенсивності зараження метацеркаріями гр. *Echinostomata* відповідали ще більшим величинам інтенсивності у варіантах із підвищеною температурою водного середовища (26°, 30°C). Виявлені результати спостережень можуть бути свідченням негативного впливу підвищеної температури на вихід церкарій з організму

хазяїна, цей вплив змушує церкарій інцистуватись у першому проміжному хазяїні.

Для прояснення ролі температури на показники інвазії необхідно розглянути інтенсивність інвазії іншою стадією розвитку цього виду трематод. Зокрема, церкарії *N. echinatoides* були виявлені тільки за 26°C. Такий розподіл личинок трематод у досліджуваних молюсків може свідчити про те, що 26°C – оптимальна температура для розвитку трематод *N. echinatoides*, за якої відбувається активне дозрівання редій і відповідно церкарій цього виду трематод. За 30°C спостерігали в середньому меншу кількість редій в організмі хазяїна і повну відсутність церкарій цього виду за більшої кількості метацеркарій. Тобто підвищена температура (30°C) призводить до швидшого дозрівання церкарій в тілі редій і відповідно сприяє виходу церкарій з редій, при цьому негативно впливає на личинки трематод, сприяючи їх інцистуванню в тілі першого проміжного хазяїна.

При 26°C за суттєво більшої екстенсивності зараження метацеркаріями *L. constantiae* (переважала у 2,9 раза порівняно з екстенсивністю зараження вибірки у контролі) різниця в інтенсивності зараження була низькою і становила в середньому $24,0 \pm 2,1\%$.

Спороцисти як і церкарії трематод *S. pugnax* були виявлені у температурному варіанті 26°C. Були відмічені низькі величини ЕІ церкаріями за високих значень інтенсивності зараження, що може бути попереднім свідченням температурного оптимуму для їх розвитку та дозрівання.

В експериментальних дослідженнях за весняний період не було виявлено факультативних симбіонтів молюсків *V. viviparus*.

Таблиця 3.2.

Екстенсивність та інтенсивність інвазії молюсків *V. viviparus* трематодами різних видів і стадій розвитку за різної температури водного середовища у весняний період

Показник	T, °C	род. <i>Echinostomatidae</i> mtc	род. <i>Echinostomatidae</i>	церкарії <i>N. echinatoides</i>	<i>L. constantiae</i> mtc	спороцисти <i>C. pugnax</i>	церкарії <i>C. pugnax</i>
1	2	3	4	5	6	7	8
EI	21 К	8,0(2,9)	–	–	4,6(2,2)	–	–
	26	28,1(5,0)	3,7(2,1)	1,2(1,2)	13,4(3,8)	3,7(2,1)	1,2(1,2)
	30	63,2(7,8)	2,6(2,6)	–	7,9(4,4)	–	–
II	21 К	$\frac{18,9 \pm 9,4}{1-60}$	–	–	$\frac{1,5 \pm 0,3}{1-2}$	–	–
	26	$\frac{550 \pm 390}{1-8500}$	$\frac{7000 \pm 2318}{4000-10500}$	100*	$\frac{1,9 \pm 0,5}{1-6}$	$\frac{16917 \pm 10581}{1600-31500}$	1400*
	30	$\frac{820 \pm 330}{1-19500}$	2900*	–	$\frac{1,3 \pm 0,4}{1-2}$	–	–

Примітки: де К – контроль; у таблиці наведено сумарну величину EI (%), для EI: у дужках наведено величину помилки репрезентативності; для II: над ризикою – $M \pm m$, під ризикою – мінімальні та максимальні значення II, екз/особину; для II не вказаний діапазон величин зараження за умови, якщо зараження було одиничним (*).

У літній сезон були досліджені симбіоценози молюсків у ширшому діапазоні температурних варіантів: 21,8° (умовний контроль), 25,7°, 26,4°, 27,8°, 29,9°C порівняно з весняним та осіннім сезонами. Такий температурний поділ аргументований більшим видовим різноманіттям паразитів (інвазія трематодами *Cercaria vivax* Sonsino та *Cercaria bolschewensis* Cotowa з низькими II та EI). Також аналіз геміпопуляцій різних видів трематод дав можливість встановити більш точні температурні преференції симбіоценозів молюсків порівняно з весняними значеннями (табл. 3.3). У контролі та у варіанті «25,7°C» церкаріями *N. echinatoides* були

заражені з високою інтенсивністю поодинокі особини молюсків *V. viviparus*. Тоді як за 26,4°C було відмічено максимальну зараженість особин молюсків за літній період саме церкаріями *N. echinatoides*. Наявність розселювальної стадії розвитку цього виду паразита підтверджує сприятливість температурних умов не тільки для власне церкарій, а й для їх прискореного розвитку в редіях. При 27,8°C були виявлені як поодинокі молюски інвазовані личинками трематод *N. echinatoides*, так і одиничні екземпляри церкарій. Паразитологічний розтин молюсків у температурному варіанті «27,8°C» виявив наявність церкарій, які інцистувались у тілі редій, що свідчить про негативний вплив цього температурного режиму на розвиток церкарій, а отже і на їхню розселювальну здатність. Також варто зауважити, що інтенсивність зараження метацеркаріями у варіантах з підвищеною температурою (26,4°C і вище) була меншою порівняно з нижчими температурами. За 29,9°C відзначали повну відсутність церкарій цього виду трематод при максимальній ЕІ метацеркаріями. Отже, отримані результати за літній період підтверджують попередні висновки: оптимальний температурний режим для молюсків *V. viviparus*, заражених трематодами *N. echinatoides*, становить 26,4°C.

Також у літній сезон молюски *V. viviparus* були інвазовані спороцистами та церкаріями трематоди *C. pugnax*. Результати паразитологічного розтину молюсків показали високі значення інтенсивності зараження спороцистами трематоди *C. pugnax* у варіантах з підвищеною температурою (25,7°C і вище) зі схожими величинами екстенсивності: в середньому ЕІ становила $30,0 \pm 5,2\%$ та ІІ 12520 ± 2272 екз./особину. Зауважимо, що спороцисти *C. pugnax* були виявлені у молюсків при всіх температурних варіантах, на відміну від церкарій цього виду трематод. Церкарії трематоди *C. pugnax* не знайдені у молюсків при 27,8°C та 29,9°C, що може свідчити про їх температурну залежність.

У літній період молюски, інвазовані метацеркаріями трематоди *L. constantiae*, мали найвищі значення показників інвазії в контрольному варіанті.

Таблиця 3.3.

Екстенсивність та інтенсивність інвазії молюсків *V. viviparus* трематодами різних видів і стадій розвитку за різної температури водного середовища у літній період

показник інвазії	T, °C	метацеркарії род. <i>Echinostomatidae</i>	редії. род. <i>Echinostomatidae</i>	церкарії <i>N. echinatoides</i>	метацеркарії <i>L. constantiae</i>	спороцисти <i>C. pugnax</i>	церкарії <i>C. pugnax</i>
1	2	3	4	5	6	7	8
EI	21,8 К	81,8(8,2)	2,6(2,5)*	0,6*	40,9(10,5)	13,6(7,3)	13,6(7,3)
	25,7	85,2(3,0)	2,2(1,3)	0,7*	7,4(2,3)	29,6(3,9)	2,2(1,3)
	26,4	76,0(4,9)	10,7(3,6)	8,0(3,1)	18,7(4,5)	37,3(5,6)	2,6(1,9)
	27,8	92,4(3,3)	6,1(2,9)	1,5(1,5)	6,1(0,6)	25,8(5,4)	-
	29,9	96,3(2,1)	1,2*	—	14,8(0,2)	27,2(5,0)	—
II	21,8 К	345 ±196	546*	18*	2,8 ±0,7	4219 ±1143	190 ±44
		10-3168			1-7	2400-5489	140-261
	25,7	255 ±177	3033 ±1853	100*	1,0*	12962 ±1463	640 ±49
		1-20040	720-5880		1-1	200-36600	600-720
	26,4	114 ±52	376 ±137	14,8 ±5,2	1,2 ±0,1	10546 ±1721	600*
		1-1992	18-954	4-36	1-2	1-41760	
	27,8	93 ±61	901 ±210	1,0*	1,8 ±0,6	13897 ±2522	-
		1-3700	584-1300	1-1	1-3	1260-39000	
	29,9	27,8 ±1,9	38,0*	—	1,5 ±0,2	14049 ±2097	—
		1-74			1-3	10-33000	

Примітки: де К - контроль; у таблиці наведено сумарну величину ЕІ, %; для ЕІ: у дужках вказано величину помилки репрезентативності; для ІІ над рискою – $M \pm m$, під рискою – мінімальні та максимальні значення ІІ, екз/особину; для ІІ не вказаний діапазон величин зараження за умови, якщо зараження було одиничним (*).

Восени були виявлені деякі відмінності у динаміці показників інвазії порівняно з іншими сезонами року (табл. 3.4). Так, максимальні значення інтенсивності зараження всіма стадіями розвитку трематоди *N. echinatoides* були відзначені в контрольному варіанті (21°C), при високій їх екстенсивності. Тоді як за 26°C не було виявлено церкарій *N. echinatoides*, при цьому ми відмітили максимальну за осінній період ЕІ метацеркаріями *N. echinatoides*. Цей факт може свідчити про підвищення швидкості перебігу процесу дозрівання та емісії церкарій при 26°C.

Екстенсивність та інтенсивність зараження церкаріями трематоди *S. rignaux* були найбільшими за температури водного середовища – 26°C, порівняно з іншими температурними режимами в осінній період. Інтенсивність зараження при 26°C перевищувала в 1,5 раза значення за контрольної температури, при цьому відмічали більшу екстенсивність інвазії (в 2,1 раза порівняно з 21°C). Отже, отримані результати за осінній період підтверджують попередні висновки: верхньою межею оптимального температурного режиму для молюсків *V. viviparus*, інвазованих трематодою *S. rignaux*, в умовах антропогенного підвищення температури водного середовища є 26,4°C.

Таблиця 3.4.

Екстенсивність та інтенсивність інвазії молюсків *V. viviparus* трематодами різних видів та стадій розвитку за різної температури водного середовища в осінній період

показник інвазії	T, °C	метацеркарії гр. <i>Echinostomata</i>	редії гр. <i>Echinostomata</i>	церкарії <i>N. echinatoides</i>	метацеркарії <i>L. constantiae</i>	спороцисти <i>C. pugnax</i>	церкарії <i>C. pugnax</i>
1	2	3	4	5	6	7	8
EI	21 K	55,8(4,8)	10,6(3,0)	3,9(1,9)	13,5(3,3)	33,7(4,6)	15,4(3,5)
	26	70,2(6,7)	8,5(4,1)	–	17,0(5,5)	40,4(7,2)	31,9(6,8)
	30	47,5(6,5)	6,8(3,3)	3,4(2,4)	17,0(4,9)	39,0(6,3)	23,7(5,5)
II	21 K	$\frac{360 \pm 161}{1-5750}$	$\frac{6741 \pm 3236}{1120-36500}$	$\frac{17375 \pm 16039}{400-58500}$	$\frac{1,1 \pm 0,07}{1-2}$	$\frac{21245 \pm 2989}{8-66800}$	$\frac{27019 \pm 6716}{1400-102600}$
	26	$\frac{291 \pm 188}{1-5700}$	$\frac{2668 \pm 1341}{700-6000}$	–	$\frac{1,9 \pm 0,4}{1-4}$	$\frac{29318 \pm 4852}{4240-96300}$	$\frac{41186 \pm 7820}{8000-109000}$
	30	$\frac{162 \pm 81}{1-1640}$	$\frac{1275 \pm 826}{211-3375}$	$\frac{6,4 \pm 6,2}{2-11}$	$\frac{1,7 \pm 0,4}{1-4}$	$\frac{20953 \pm 3636}{413-53500}$	$\frac{11006 \pm 2749}{21-32640}$

Примітки: К - контроль, у таблиці наведено сумарну величину EI у %, у дужках вказана величина помилки репрезентативності; для II: над ризикою – $M \pm m$, під ризикою – мінімальні та максимальні значення II, екз/особину.

Було досліджено зміни, які відбуваються з популяцією молюсків *V. viviparus*, інвазованих *C. pugnax* в природних та дослідних умовах [71]. Варто зазначити, що донедавна *C. pugnax* залишалася церкарією з невизначеним систематичним положенням і відповідно з нерозшифрованим циклом розвитку [196]. Було відомо, що *C. pugnax* є ксіфідоцеркарією [146] та належить до групи «Microcotyle», заснованої Luhe (1909), хазяїном якої є прісноводний черевоногий молюск *V. viviparus* L. та *V. contectus* Millet. На сьогодні було визначено ДНК послідовність церкарії, яка відповідає послідовності дорослої трематоди *Paralecithodendrium chilostomum* (Mehlis, 1831). Отже, *Cercaria pugnax* La Valette St. George належить до род. *Lecithodendriidae* Luhe, 1901, і є личинковою формою лецитодендрит, які

паразитують у кажанів [205]. Трематодам род. *Lecithodendriidae* властивий життєвий цикл із трьох хазяїв. Дорослі особини (марити) можуть паразитувати у птахів, тваринах, насамперед у кажанах. Інцистування в метацеркарії відбувається в личинках водних комах, дорослі екземпляри яких поїдають кажани [111].

У молюсках трематода *S. pugnax* паразитує на стадії спороцист та церкарій, місцем локалізації якої виступає гонада та гепато-панкреатична залоза [146], що може негативно вплинути на метаболізм та імунітет організму хазяїна. Крім цього, трематода *S. pugnax* характеризується високими показниками інвазії порівняно з іншими видами трематод, які заражають молюски *V. viviparus* [60, 159]. У зв'язку з цим та з причини антропогенного підвищення температури у сучасних водоймах варто докладніше дослідити зміни, які відбуваються з популяцією молюсків *V. viviparus*, інвазованих *S. pugnax*, в природних та дослідних умовах. Для цього було з'ясовано такі морфологічні характеристики системи «*S. pugnax* – *V. viviparus*»: 1) інтенсивність інвазії молюсків різних розмірно-вікових груп протягом вегетаційного періоду; 2) приріст маси молюсків різних розмірно-вікових груп залежно від інтенсивності інвазії та температури.

Відомо, що трематодна інвазія впливає на морфометричні характеристики молюсків [109, 110]. Тому при дослідженні розмірно-вікової структури популяцій молюски були поділені на дві розмірно-вікові групи за даними висоти черепашки та їх маси (див. розділ 2). Варто зауважити, що ріст черепашки у представників роду *Viviparus* відбувається протягом майже усього життя – інтенсивно до настання статевої зрілості, дещо повільніше у репродуктивний період, різко сповільнюється у старих особин і зовсім припиняється перед загибеллю тварин [90]. Середній вік молюсків *V. viviparus* варіює від 1,2 до 3,0 років, максимальний становить 4–5 років [131].

Дослідження природних популяцій молюсків, інвазованих трематодами *S. rigna* у природних водоймах (оз. Бабине – природна водойма з температурою води в середньому по сезонах: $16,9 \pm 4,1^\circ\text{C}$) та в експериментах з підвищенням температури водного середовища (21°C – контроль, 26° і 30°C – підвищена температура), мають низку особливостей.

Було виявлено, що у молюсків *V. viviparus* з найбільшою масою «від 5–6 г» спостерігали вірогідно вищу інтенсивність зараження спороцистами *S. rigna* (рис. 3.12). Тоді як у дослідях із підвищенням температури не було виявлено вірогідної різниці цього показника.

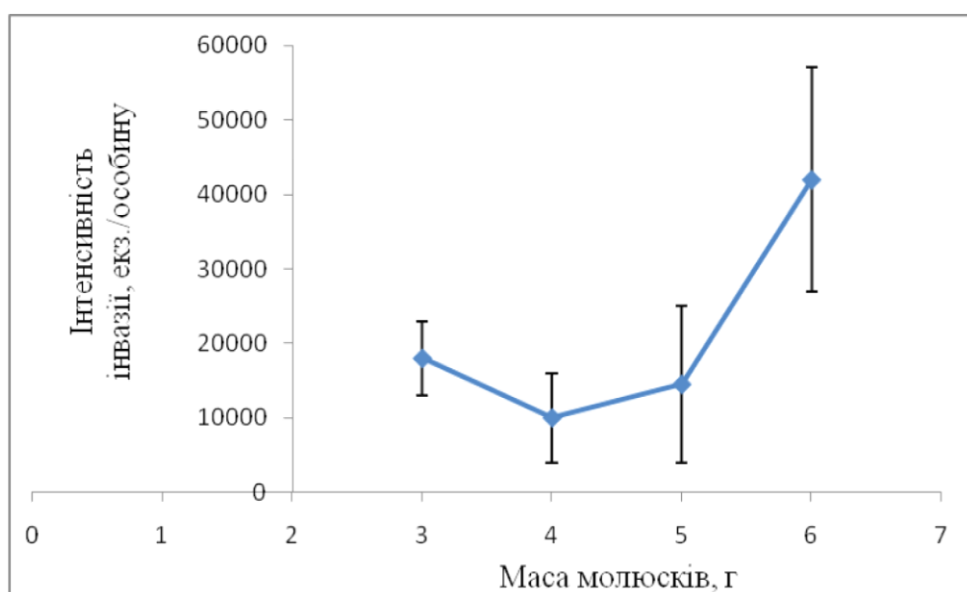


Рис. 3.12. Результати однофакторного дисперсійного аналізу ($F(3,31)=5,8871$; $P=0,00266$) інтенсивності зараження спороцистами *S. rigna* молюсків різної маси в ПВ.

Примітки: 3- до 3 г; 4 - 3–4 г; 5 - 4–5 г; 6 - 5–6 г. (варіант наведено за даними спільної публікації з Івасюк Ю. С. [71]).

Було досліджено вікову динаміку партеніт трематоди *S. rigna* молюсків в експериментальних та природних умовах. Проаналізувавши отримані дані було виявлено, що інтенсивність зараження молюсків збільшується з віком останніх, що було підтверджено й іншими дослідниками [60, 144] Так, максимальні значення інтенсивності зараження

спороцистами *S. rignaх* серед усіх температурних варіантів були відмічені при 21°C (рис. 3.13) у молюсків з масою «від 4-5 г» і були на 107,9% вищі порівняно із величинами інвазії трематодами молюсків молодшої групи (масою до 3 г) та на 151,8% більші за інтенсивність інвазії молюсків масою «від 4-5 г» у ПВ. Це можна пояснити закономірною відмінністю у природних та експериментальних умовах, яка базується переважно на різниці в щільності посадки молюсків та більш сприятливих дослідних умовах (режим аерації води, годування молюсків) для розвитку та розмноження партеніт паразитів.

Приріст інвазованих спороцистами та церкаріями трематоди *S. rignaх* молюсків у різних розмірно-вікових групах за 21°C відмічали вірогідно більшим у молюсків старшої розмірно-вікової групи: середній приріст у групі молюсків «від 3-4 г» був більшим на 61,2% та в молюсків «від 4-5 г» був більшим в 11,9 раза порівняно з молюсками масою до 3 г (рис. 3.14).

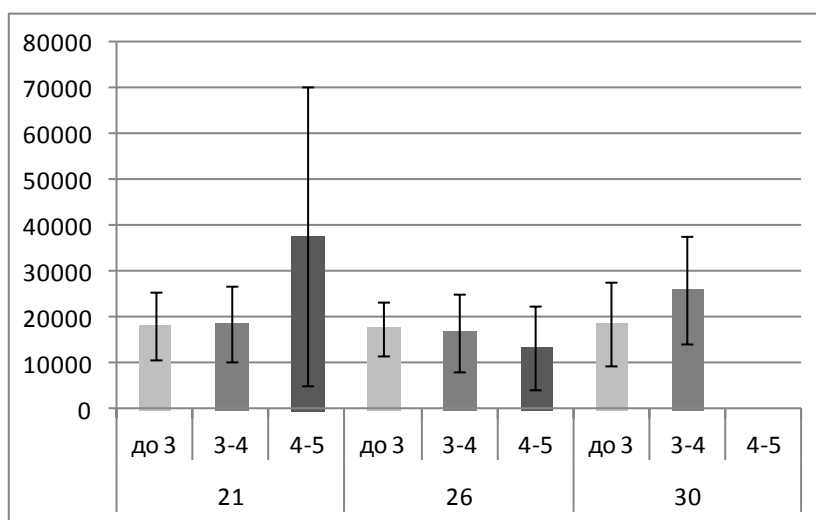


Рис. 3.13. Інтенсивність зараження спороцистами *S. rignaх* молюсків різної маси (до 3 г, від 3–4 г, від 4–5 г) в експериментальних умовах за різної температури водного середовища

Примітки: на осі y – середня інтенсивність інвазії, в екз/особину, на осі x – температура в °C та групи молюсків розподілені за масою, в г.

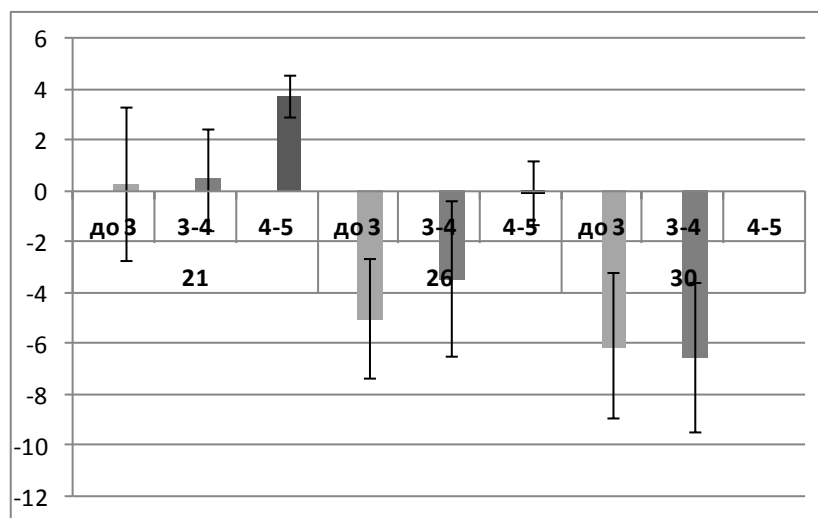


Рис. 3.14. Залежність зміни маси молюсків інвазованих спороцистами та церкаріями *S. pigra* від температури водного середовища

Примітки: на осі x – температура у °C та групи молюсків розподілені за масою, в г та на осі y – зміна маси молюсків в г·%

За 26°C інтенсивність зараження спороцистами *S. pigra* була нижчою у старшої розмірно-вікової групи: на 4,9% у молюсків з масою «3–4 г» і на 24,2% у молюсків масою «4–5 г» порівняно з досліджуваним показником у молюсків молодшої групи (масою до 3 г).

Зі збільшенням маси інвазованих молюсків втрата їх маси зменшувалася при 26°C. Так, інвазовані *S. pigra* молюски *V. viviparus* молодшої розмірно-вікової групи (до 3 г) мали найбільшу при 26°C втрату маси (–4,98 г·%). Втрату маси молюсків підгрупи «від 3–4 г» виявили меншою на 31,3% й у підгрупи «4–5 г» на 99,0% порівняно з втратою маси молодшої розмірно-вікової групи ($0,90 < p < 0,95$).

Максимальні значення інтенсивності зараження спороцистами *S. pigra* для температурного варіанта 30°C мали молюски старшої розмірно-вікової підгрупи «3–4 г» і були в середньому на 39,3% більшими порівняно з інтенсивністю інвазії молодшої групи молюсків (до 3 г) при 30°C та з аналогічною підгрупою при контрольній температурі. Також молюски підгрупи «3–4 г» при 30°C мали на 54,9% більшу інтенсивність інвазії порівняно з аналогічною підгрупою при 26°C. Відмінною особливістю для

цього температурного варіанта було те, що молюски підгрупи «4–5 г» були вільні від інвазії трематодою *S. rugnaх*. Цей факт можна пояснити негативним сумісним впливом температури на трематод, що призвів до загибелі особин-хазяїв старшої розмірно-вікової підгрупи «4–5 г», які мали би максимальні показники інвазії.

Втрата маси заражених молюсків всіх розмірно-вікових груп при 30°C була істотною. Так, втрата маси старших молюсків підгрупи «3–4 г» практично не відрізнялась від молодшої групи (була більшою на 7,5%), але порівнюючи цю підгрупу з аналогічною при 21°C її значення було відмічено суттєво більшими (у 14 разів, $p > 0,99$).

Отже, оптимальною масою молюсків для розвитку спороцист *S. rugnaх* є 4–5 г в експериментальних та від 5–6 г у природних умовах. Інвазія трематодами при 21°C досягала максимальних величин без втрати енергоресурсів хазяїв, що підтверджується найбільшим приростом їх маси. Тоді як температура 30°C була несприятливою для самих молюсків, що відображається в істотній втраті маси та загибелі високоінвазованих особин. При 26°C організм хазяїна «вмикав» захисні механізми, що сприяло звільненню старшої розмірно-вікової групи молюсків від паразитів. Молодша ж група молюсків, які витрачають свою енергію на ріст і підтримку життєдіяльності і ще не мають сформованого сильного імунітету, найбільш негативно реагувала на сумісний вплив інвазії та температури.

На стан системи «молюск–трематода» впливають багато факторів. Згідно з отриманими даними можна виділити три основних, які відіграють вирішальну роль у стабільності досліджуваної системи – інтенсивність інвазії зараженої особини, температура водного середовища та вік організму хазяїна. Перший фактор передбачає низку особливостей: життєвий цикл паразита, характер живлення партеніт трематоди, місце їх локалізації в організмі хазяїна. У випадку інтенсивних заражень великі ділянки гепатопанкреаса та гонади повністю деградують, а їх заміщають сполучна тканина або паразити. При цьому порушується нормальне функціонування

заражених органів. Оскільки саме печінка відповідає за акумуляцію та використання енергії метаболічних процесів, то ураження саме цього органу найбільш негативно впливає на життєдіяльність молюска [32]. Високі значення інтенсивності зараження трематодою *S. rugna* спостерігали у молюсків старшої розмірно-вікової групи при 21° та 30°C. Але патогенність паразитів за 21°C не призводила до втрати маси або загибелі молюсків на відміну від 30°C, тоді як за 26°C організм хазяїна «включався» в боротьбу з інвазією, що сприяло реалізації життєвої програми трематоди та виживанню молюска.

3.1.4. Вплив підвищення температури на структуру геміпопуляцій деяких видів трематод молюсків *Viviparus viviparus*

Оскільки зміни у показниках інвазії можуть бути викликані не лише впливом температури, а й елімінацією частини вибірки молюсків (також певна похибка може виникнути через випадковість вибірки), необхідно було прослідкувати можливі зміни морфометричних показників трематод під впливом температури водного середовища.

Було досліджено розмірні характеристики партеніт та личинок трематоди *N. echinatoides* молюсків *V. viviparus* залежно від температури.

Відомо, що подвійний вплив абіотичного чинника – температури, а також виду трематодної інвазії проявляється неоднозначно у резистентності організму хазяїна. Так, незаражені гідробії демонструють високу стійкість до короткочасної дії високої температури (42°C). Результати дослідження стійкості заражених гідробій до перегрівання показали, що рухомі редії-гістіофаги *Bunocotyle progenetica* більш негативно впливають на організм хазяїна порівняно з малорухомими редіями-гематофагами *Cryptocotyle cancanum* [77].

Варто зауважити, що досліджуваний вид трематоди *N. echinatoides* має триксенний цикл розвитку, в якому молюск *V. viviparus* виступає першим

проміжним хазяїном. Трематоди *N. echinatoides* у молюсках паразитують на стадіях редії, церкарії та метацеркарій у гепатопанкреасі та гонаді організму хазяїна. Редії род. *Echinostomatidae* схожі за своєю морфологією до маритим, що мають травну систему. Попри наявність рота, глотки та сліпої кишки, редія також може адсорбувати поживні речовини через свої покриви. Редії є доволі патогенними для організму молюска через здатні заковтувати частини травної системи і статевої залози [189, 226].

Тому показники інвазії локальних геміпопуляцій трематоди *N. echinatoides* та їх розмірні характеристики мають суттєве значення для функціонування молюска-хазяїна.

Вірогідна різниця у досліджуваних розмірних показниках у трематоди *N. echinatoides* залежно від температури водного середовища була виявлена тільки у редій: у довжині тіла редій (L, в мкм) та у відношенні ширини до довжини тіла редій (W/L) (рис. 3.15, рис. 3.16). Хоча вірогідної різниці між довжинами редій за температурних варіантів 26° та 30°C і не було виявлено, але вона існувала при порівнянні цих температур з контрольною (21°C).

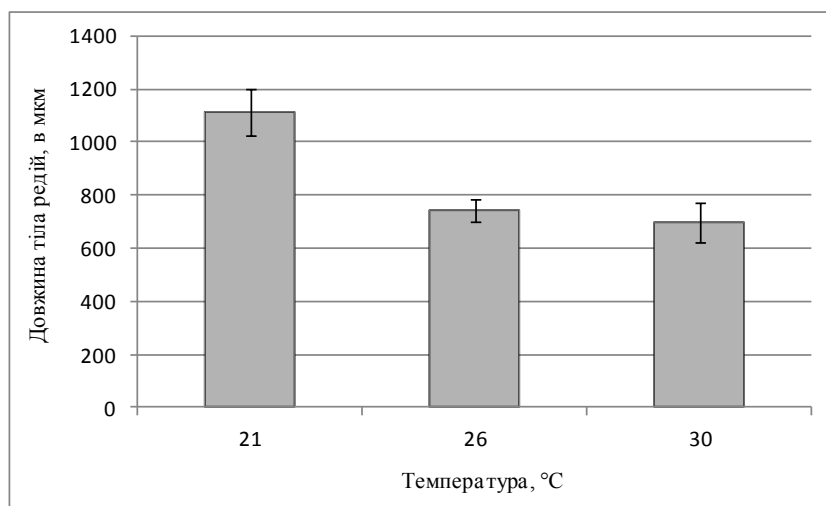


Рис. 3.15. Довжина тіла редій (L) трематоди *N. echinatoides* залежно від температурних умов навколишнього середовища ($M \pm m$, $p \geq 0,95$)

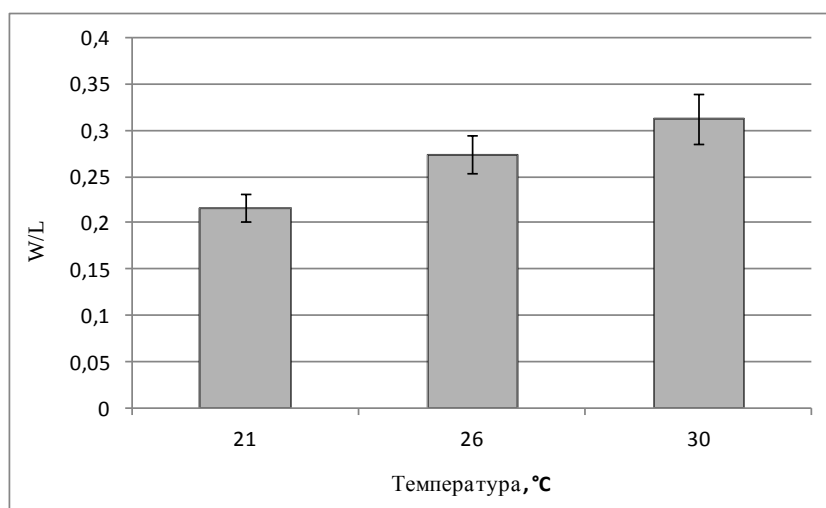


Рис. 3.16. Відношення ширини до довжини тіла редій трематоди *N. echinatoides* залежно від температурних умов навколишнього середовища ($M \pm m$, $p \geq 0,95$)

Вірогідної різниці у розмірних показниках церкарій та метацеркарій виявлено не було.

Отже, під впливом підвищеної температури (26, 30°C) редії *N. echinatoides* стають коротшими та ширшими в середньому на $35,5 \pm 0,2\%$.

Вплив метацеркарій *L. constantiae* на організм хазяїна до кінця не досліджений. Відомо, що життєві цикли трематод над родини *Brachylaimoidea* характеризуються зміною поколінь та проміжних хазяїв. Першим і другим проміжним хазяїном цього виду є молюски ряду *Prosobranchia*; кінцевим — молоді качки, кури та єноти [169]. Дослідники встановили, що трематода *L. constantiae* має лейкохлоридіоморфний тип життєвого циклу — примітивний, який не втратив зв'язок із водним середовищем, прісноводними молюсками [66]. Важливо зазначити, що патогенність інцистування паразитів значною мірою залежить від їх локалізації в організмі хазяїна [30, 32]. Так, було вивчено активність і локалізацію гідролітичних ферментів у неінцистуваних метацеркаріях *L. constantiae* [210]. Ці ферменти необхідні для проникнення личинок і міграції до місця локалізації в тілі молюска. Ми та інші дослідники виявили метацеркарії *L. constantiae* в гепатопанкреасі молюсків *V. viviparus* [146, 169].

Вчені виростили метацеркарії *L. constantiae* на 6–15-денних курячих ембріонах. Експеримент показав гіпертрофування ектодерми хоріона в зоні, де близько розміщувалася метацеркарія [185, 188]. Досліджений вплив метацеркарій *L. constantiae* на плодючість прісноводних молюсків *Campeloma decisum* [198]. Ми цей факт не підтвердили з причини іншої локалізації метацеркарій у молюсках *V. viviparus* (гепатопанкреас).

У результаті дослідження морфометричних характеристик трематод *L. constantiae* за умов впливу підвищеної температури (28°C) були встановлені вірогідно більші розміри трематоди *L. constantiae* порівняно з контролем (21°C): довжина тіла L (більша на 22,3%) метацеркарій та діаметр їх ротової присоски Dr (більша на 10,1%) ($t_{\text{exp.}} = 2,6 < t_{\text{tab.}}$) (рис. 3.17) [68]. Не було встановлено достовірних змін у ширині тіла та діаметрі черевної присоски метацеркарій за різних температур (таб. 3.4).

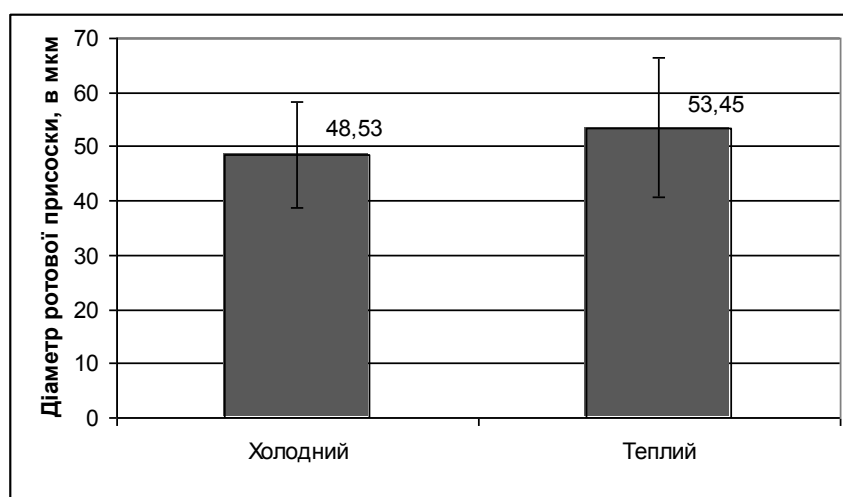


Рис. 3.17. Діаметр ротової присоски (Dr) тіла паразита *L. constantiae* молюсків *V. viviparus* у контролі та у варіанті з підвищеною температурою

Примітки: де холодний (варіант) - 21°C, теплий - 28°C; $M \pm \sigma$.

Була встановлена достовірна відмінність у досліджуваних показниках в інвазованих особин (табл. 3.4).

Величини досліджуваних морфофізіологічних характеристик інвазованих молюсків *V. viviparus* та розмірних показників метацеркарій *L. constantiae* ($M \pm \sigma$, $p \geq 0,95$)

T, °C	m1, g	m2, g	Δm , g. %	L, μm	W, μm	Db, μm	Dm, μm
21	2,23 $\pm$ 0,13	2,24 $\pm$ 0,13	0,004 $\pm$ 0,01*	658,33 $\pm$ 59,66*	123,82 $\pm$ 11,81	77,16 $\pm$ 6,56*	48,53 $\pm$ 4,03
28	2,99 $\pm$ 0,08	2,93 $\pm$ 0,08	-0,06 $\pm$ 0,008*	805,38 $\pm$ 3 8,16*	126,76 $\pm$ 7,55	79,93 $\pm$ 4,19*	53,45 $\pm$ 2,58

Примітка: * вказані величини з вірогідною різницею.

Розвиток трематод в організмі молюска залежить від багатьох факторів, у тому числі від фізіологічного стану самого хазяїна, оскільки вплив зовнішніх факторів проявляється опосередковано через його організм [30]. За підвищеної температури водного середовища інтенсивність обміну зростає, що призводить до зниження маси молюсків, але при цьому були відмічені більші розміри тіла трематод. Цей факт можна пояснити різницею в температурних оптимумах молюска та виду трематоди, а також негативним впливом трематодної інвазії на імунітет організму хазяїна.

Були досліджені морфометричні відмінності партеніт і личинок трематоди *S. rugna* за різної температури водного середовища та сезону [72]. Партеніти цієї трематоди були знайдені тільки в літній та осінній періоди. Згідно з отриманими даними було виявлено різницю між розмірами спороцист трематоди за літній та осінній періоди: спороцисти за осінній період відмічали вірогідно більшими за довжиною ($p \geq 0,95$) та шириною ($P \geq 0,998$) тіла (рис. 3.18).

Різницю в лінійних розмірах спороцист у різні сезони можна передусім пояснити тим, що церкарії в тілі спороцисти за осінній період стають дозрілими і відповідно більшими за розмірами, готовими до виходу спочатку

у внутрішнє середовище молюска, а потім і у зовнішнє для пошуку другого проміжного хазяїна (личинка водних комах).

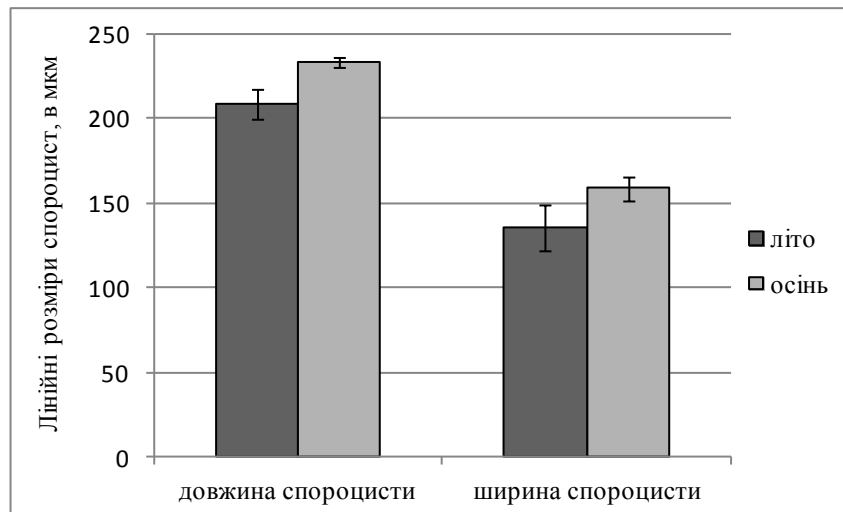


Рис. 3.18. Лінійні розміри спороцист трематоди *C. rugnax* (в мкм) інвазованих молюсків *V. viviparus* за літній та осінній сезони

При дослідження впливу температури на розміри спороцист, зокрема в літній сезон, було виявлено низку особливостей. З літературних джерел відомо, що підвищення температури призводить до зменшення розмірів різних видів симбіонтів (нп., війчасті інфузорії, джгутиконосці і т. ін.) [171, 242]. Але в результаті проведених експериментів було виявлено, що спороцисти трематод при підвищенні температури до 26,4°C мають вірогідно більші розміри порівняно з довжиною та шириною партеніт при 27,8°C (з $p \geq 0,999$) (рис. 3.19). При цьому лінійні розміри спороцист при 27,8°C є вірогідно меншими від розмірів при 25,7°C (з $p > 0,995$). Хоча ми не спостерігали вірогідної різниці варіантів між підвищеною температурою (25,7, 26,4, 27,8, 29,9°C) та контролем (21°C). Тобто за результатами наших експериментів ми побачили, що температура 26,4°C є оптимальною для розвитку спороцист трематоди *C. rugnax* у літній період, тоді ми не спостерігали дозрівання та масовий вихід церкарій.

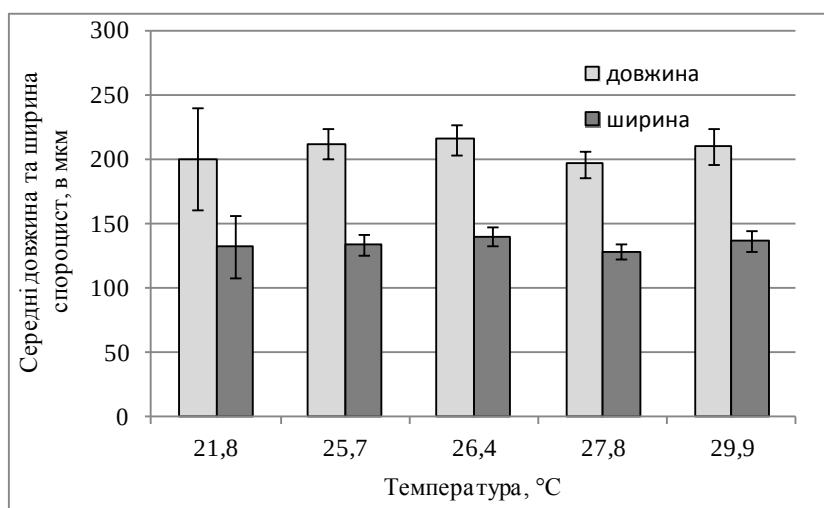


Рис. 3.19. Вплив температури водного середовища на лінійні розміри спороцист трематоди *S. rugna* моллюсків *V. viviparus* в літній період

Восени ми підтвердили результати отримані за літній період. Так, при 26°C довжина спороцист була вірогідно більшою ($p \geq 0,95$) на 24,3% порівняно з контролем (21°C). При підвищеній температурі (30°C) довжина спороцист (рис. 3.20) вірогідно ($p \geq 0,99$) є меншою на 10,6% порівняно з цим параметром при 26°C, але не має вірогідної різниці з контролем (21°C). Аналогічні результати отримані для ширини тіла спороцисти трематоди *S. rugna*: вірогідно більша ($p \geq 0,95$) ширина тіла спороцист при 26°C на 26,7% від ширини в контрольному варіанті (21°C) і при 30°C вірогідно ($p \geq 0,99$) менша на 8,4% порівняно з цим параметром при 26°C. Більші лінійні розміри спороцист свідчать про більші розміри церкарій, а отже і про ступінь їх дозрілості та готовності виходу.

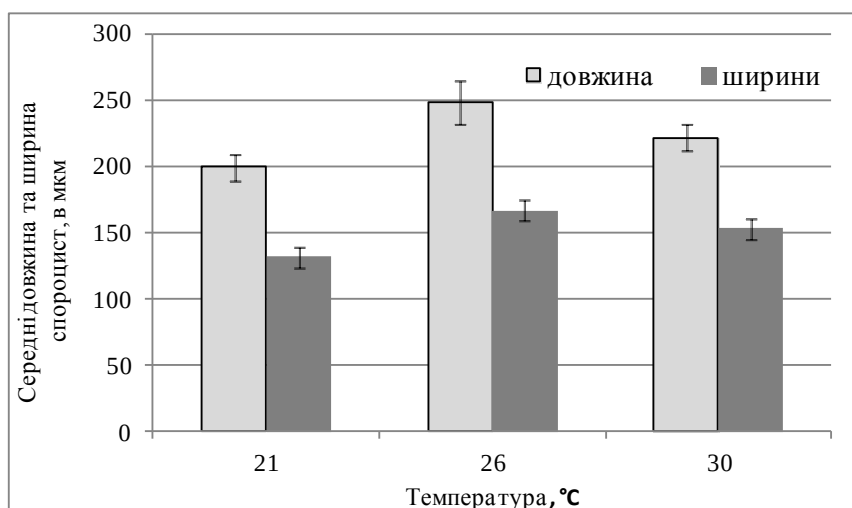


Рис. 3.20. Вплив температури води на лінійні розміри спороцист трематоди *C. rigna* моллюсків *V. viviparus* в осінній період

Примітки: де L - довжина спороцисти та W - ширина спороцисти *C. rigna*

При дослідженні середнього об'єму спороцист та церкарій *C. rigna* за літньо-осінній період були отримані результати, які підтвердились вище згаданими розмірними характеристиками. Зокрема, у варіанті «26°C» середній об'єм партеніт був більшим на 16,5%, тоді як при 30°C значення показника були нижчими на 11,7% відносно контрольної температури (рис. 3.21). Середній об'єм личинок при 26°C був на 20,8% більшим, а при 30°C на 16,2% меншим порівняно з контролем.

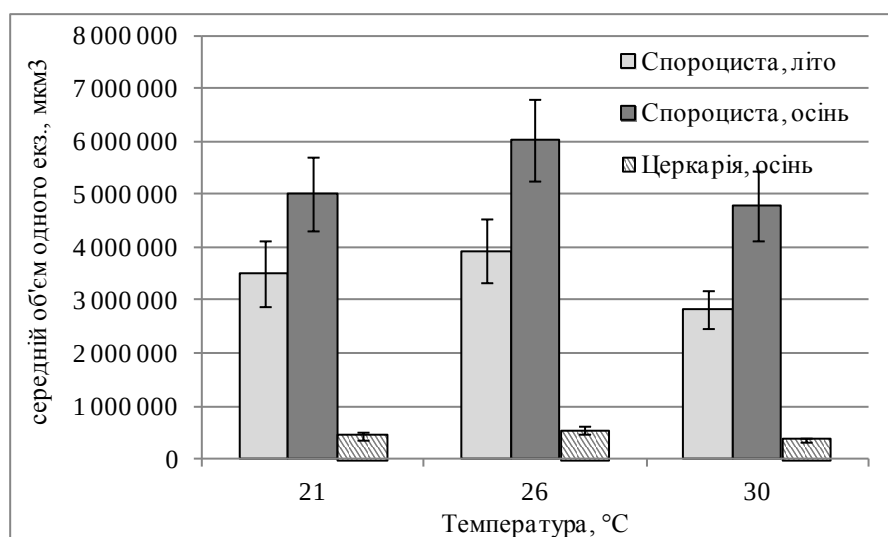


Рис 3.21. Залежність об'єму партеніт та личинок трематоди *C. rigna* від температури водного середовища

Відомо, що розмір личинок трематод має ключове значення для визначення розміру статевозрілої особини (марити). Розмір тіла марити є основною характеристикою її репродуктивної функції, саме з точки зору кількості або розміру яєць не тільки трематод, а й інших паразитичних організмів. Більший розмір личинки трематоди забезпечує більший розмір її марити [229]. Отже, з'ясування оптимального температурного діапазону для розвитку церкарії *C. rigna* є важливою характеристикою для наступних стадій розвитку трематоди. Варто зауважити, що в осінніх експериментах

при 26°C була відмічена перевага церкарій третього розмірного класу (довжиною 150 мм): в 13 разів порівняно з першим класом (100 мм) (рис. 3.22). За підвищеної температури (30°C) ми спостерігали зміну в розмірних класах церкарій: мінімальну частку становили церкарії 3-го класу – в 1,6 раза меншу від 1-го класу, а максимальну частку становили церкарії 2-го класу – в 2,2 раза більша порівняно з 1-м класом.

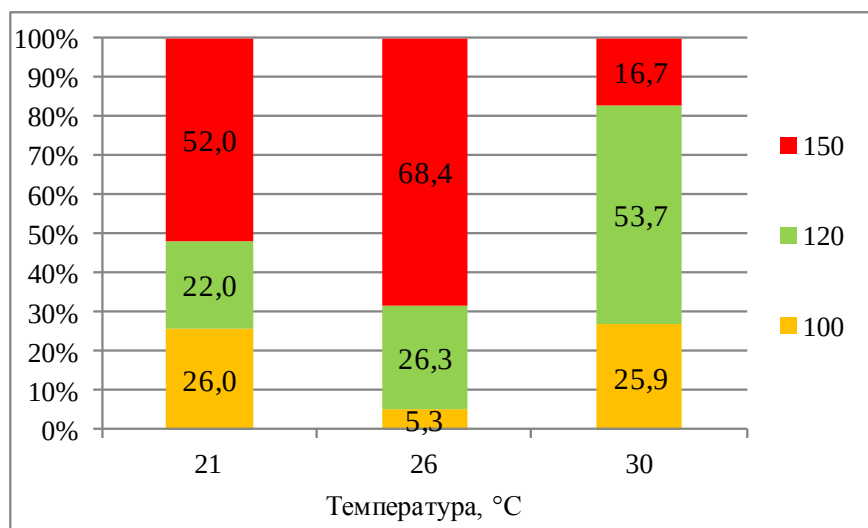


Рис. 3.22. Розподіл церкарій *S. rignae* за трьома розмірними класами залежно від температури водного середовища в осінній період

Було досліджено різницю в розмірних характеристиках церкарій трематоди *S. rignae* за різних температур водного середовища в осінній період. Було виявлено різницю в довжині та ширині церкарій за деяких температур. Так, різниця з низьким рівнем вірогідності ($0,90 < p < 0,95$) була виявлена при 26°C у довжині тіла церкарій (рис. 3.23) і була на 7% більшою від довжини при 21°C (контроль). Тоді як при 30°C довжина тіла церкарій була вірогідно ($p \geq 0,999$) меншою на 14,1% порівняно з 26°C. Значення ширини тіла церкарій вірогідно відрізнялись ($p \geq 0,98$): у варіанті «21°C» на 36,9% були меншими порівняно з 26°C та у варіанті «30°C» на 12,9% менші порівняно з 26°C ($p \geq 0,99$). При дослідженні показників довжини та ширини хвоста церкарій трематоди *S. rignae* не було виявлено вірогідної різниці. За осінній період було показано, що при 26°C лінійні розміри як спороцист, так

і церкарій трематод були більшими порівняно з контролем (21°C) та вищою температурою водного середовища (30°C). Згідно з отриманими даними можемо зробити висновок, що саме 26°C є оптимальною температурою для розвитку проміжних стадій трематоди *S. rigna* в середовищі моллюска.

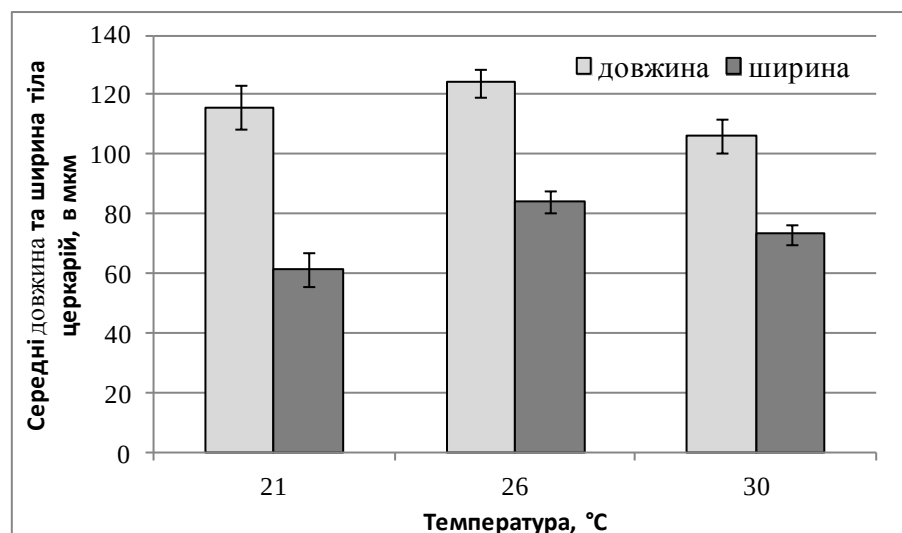


Рис. 3.23. Вплив температури води на лінійні розміри церкарій трематоди *S. rigna* моллюсків *V. viviparus* в осінній період

Отже, розвиток проміжних стадій трематоди *S. rigna* залежить від температури водного середовища, за якої перебуває моллюск. Так, підвищення температури впливає на тривалість життєвого циклу трематоди – скорочує його. Це підтверджують більші лінійні розміри партеніт та личинок трематоди *S. rigna* при 26,4°C (в літній період) та при 26°C (осінній період) порівняно з меншою температурою води 21,8°C, 25,7°C та 21°C відповідно.

Зростання температури позначалося також на генеративній структурі геміпопуляцій партеніт та личинок трематоди *S. rigna*. Відомо, що розвиток церкарій в середовищі однієї спороцисти є неоднорідним [30]. Про ступінь зрілості партеніт та личинок трематод, а отже і про стан геміпопуляції партеніт та личинок *S. rigna*, крім лінійних їх розмірів можуть свідчити деякі зовнішні ознаки церкарій в тілі та поза тілом спороцист [78]. На підставі таких ознак ми поділи партеніт та личинок

трематод за ступенем зрілості на декілька градацій, які, на нашу думку, відображають генеративну структуру геміпопуляцій під впливом різної температури водного середовища (див. розділ 2).

На підставі даних від літніх спостережень було виявлено, що за різної температури водного середовища генеративна структура геміпопуляцій партеніт та личинок *S. rigna* мала такі особливості (рис. 3.24):

1) зменшення частки «нерозвинених» спороцист у варіантах з підвищеною температурою (Т-варіанти: 25,7, 26,4, 27,8°C) в середньому на $43,0 \pm 17,5$ % порівняно з контролем (21°C);

2) більша частка «недорозвинених» спороцист у Т-варіантах 25,7, 27,8, 29,9°C в середньому на $130,1 \pm 43,5$ %;

3) максимальна частка «розвинених» спороцист при 26,4°C та поява четвертої групи "інактивованих під впливом температури" спороцист за 29,9°C.

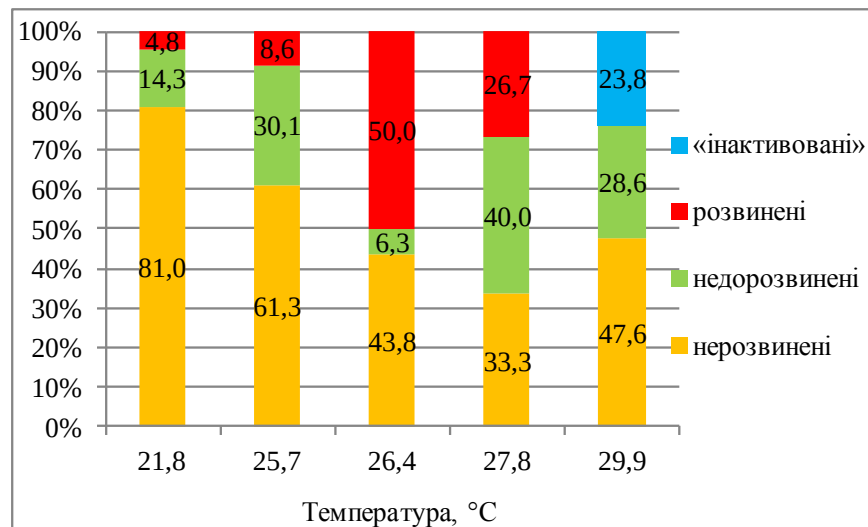


Рис. 3.24. Частка моллюсків *V. viviparus*, інвазованих спороцистами трематоди *S. rigna* різного ступеня зрілості, залежно від температури водного середовища влітку

Отримані результати досліджень за літній період підтвердили, що оптимальною температурою для розвитку партеніт та личинок трематоди *S. rigna* є 26,4°C. За цієї температури частка моллюсків, інвазованих спороцистами з активними церкаріями, є більшою в 10,5 раза порівняно з

контролем (21°C). Тоді як за 27,8°C всі групи дозрівання (крім групи «інактивованих під впливом температури спороцист та церкарій *S. rigna*») представлені відносно рівномірними частками: в середньому $33,3 \pm 6,7\%$, при цьому частка «розвинених» партеніт та личинок трематод є меншою в 1,9 раза порівняно з 26,4°C. Менша частка «розвинених спороцист та церкарій *S. rigna*» компенсується за рахунок більшої частки «недорозвинених»: при 27,8°C друга група в 6,4 раза є більшою, ніж аналогічна за 26,4°C. Відсутність «розвинених спороцист та церкарій» та наявність «інактивованих під впливом температури» при 29,9°C свідчить про негативний вплив високої температури водного середовища на розвиток та життєдіяльність партеніт та личинок цього виду трематод.

Наявність розвинених спороцист із готовими до виходу церкаріями трематоди *S. rigna* у літній період досліджень є також свідченням позитивного впливу підвищеної температури (26,4°C) на їх дозрівання. Підтвердженням цього факту, можуть бути дані отримані іншими дослідниками, оскільки емісію церкарій *S. rigna* спостерігали тільки восени [44].

Восени найбільша частка моллюсків, інвазованих розвиненими спороцистами трематоди *S. rigna*, була в 2,2 раза більшою при 26°C (54,5%) порівняно з контролем (21°C) (рис. 3.25). Як і за літній період, восени при 30°C спостерігали групу моллюсків, заражених спороцистами четвертої групи дозрівання.

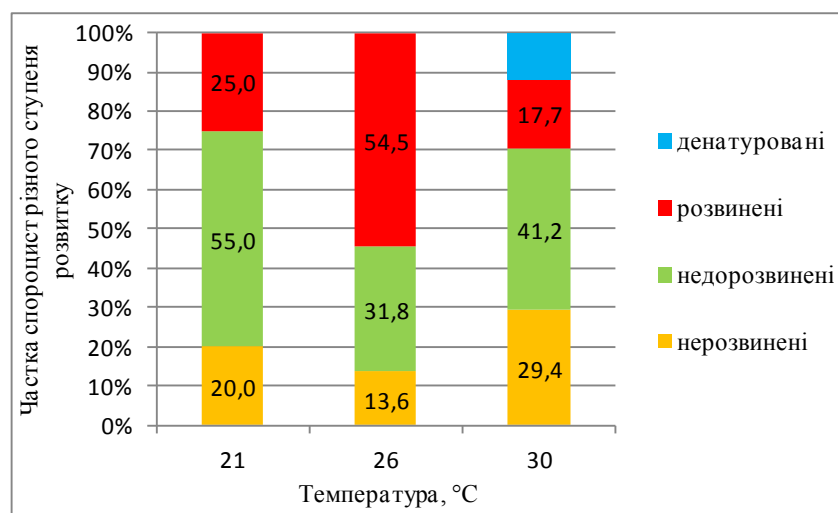


Рис. 3.25. Відсотковий розподіл різних стадій розвитку партеніт та личинок трематоди *S. rugna*, інвазованих молюсків *V. viviparus*, за різної температури водного середовища восени

Отримані результати досліджень генеративної структури геміпопуляцій спороцист та церкарій *S. rugna* під впливом різної температури водного середовища підтверджують висновки, які ми зробили раніше на підставі морфометричних параметрів партеніт та личинок цього виду трематоди, згідно з якими показник 26°C є оптимальною температурою водного середовища для реалізації циклу розвитку *S. rugna* в молюску *V. viviparus* за літньо-осінній період.

Отже, проведені дослідження показали, що антропогенне підвищення температури водного середовища призводить як до комплексної, так і окремої реакції симбіонтів та молюска. Паразитарний чинник у більшості випадків спричиняє додаткові навантаження на організм хазяїна, про що свідчить зміна маси молюсків та елімінація особин з високими показниками інтенсивності інвазії при підвищенні температури. На прикладі різних видів трематод показано відмінності у системній реакції симбіоценозу на підвищення температури в залежності від біології паразита.

3.2. Угрупування мезобіонтних інфузорій перлівницевих за умов впливу температурного фактора

Представники родини *Conchophthiridae* (*Oligohymenophorea*: *Pleuronematida*) є одними з найпоширеніших симбіонтів перлівницевих молюсків [58, 59, 165, 184, 231]. Саме з перлівницевими, у яких зареєстровано найбільшу кількість видів інфузорій, гіпотетично пов'язана еволюція родини *Conchophthiridae* [154]. Війчасті цієї групи мають відповідні пристосування до існування в мантийній порожнині молюсків (тігмотактичний апарат, змінену перистомальну ціліатуру), що дає змогу

віднести їх до особливої групи мешканців мантийної порожнини – мезобіонтів [165].

Об'єктом дослідження були симбіотичні угруповання інфузорій молюсків *Anodonta anatina* Linné, 1758. – представники роду *Conchophthirus* [158]. В експерименті брали участь 40 екз. *A. anatina*. Дослідження мінливості симбіотичних інфузорій проводили за параметрами, наведеними в розділі 2.

Попередні дослідження популяції молюсків *A. anatina*, вибірка з якої слугувала для експериментальних досліджень, показали, що у складі циліоценозів молюсків присутні щонайменше 3 види роду *Conchophthirus*: *Conchophthirus curtus* Eng., *Conchophthirus anodontae* Echrbg., *Conchophthirus unionis* Raabe. Варто зазначити, що частину інфузорій роду *Conchophthirus* було важко ідентифікувати за існуючими роботами (Янковский, Раабе, Иванцев), так як наведені описи не дають змоги чітко відрізнити *Conchophthirus elongatus* Gchosh від *C. unionis*. І хоча автори стверджують про існування чітких відмінностей за декількома ознаками (кількість меридіанів, що оточують каудальний шов, положення каудального шва, обриси клітин війчастих та деякі інші), все ж за попередніми спостереженнями чітко можна ідентифікувати інфузорії *C. curtus* (характерна бобовидна форма тіла), *C. anodontae* (положення каудального шва, вигляд преоральної зони), *C. unionis* (положення каудального шва, положення деяких меридіанів війок біля каудального шва).

В результаті дослідження виявлено відмінність у представленості певних видів у варіанті з підвищеною температурою порівняно з контролем (рис. 25). Зі складу угруповань мезобіонтних інфузорій практично зникли війчасті *C. curtus*.

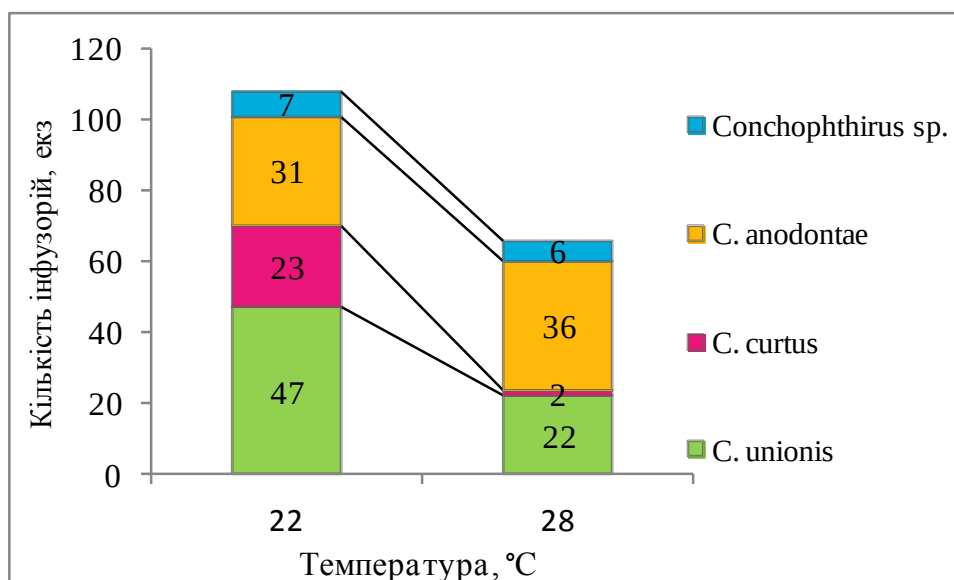


Рис. 3.25. Представленість видів інфузорій роду *Conchophthirus* у контролі та у варіанті з підвищеною температурою (21-й день дослідю)

Через незначну кількість особин *C. curtus* за підвищеної температури, їх не використовували в подальшому аналізі. Двофакторний дисперсійний аналіз (фактори: температура, вид) не встановив достовірних відмінностей між війчастими у варіанті з підвищеною температурою порівняно з контролем (Wilks lambda=0,86782, $F(8, 46)=0,87583$, $P=0,54369$). Проте навіть за відсутності достовірних відмінностей можна відзначити певні зміни, що відбулись у популяції, зокрема, *C. anodontae*. В умовах підвищеної температури зростає кількість інфузорій невеликого розміру, хоча великі особини теж були присутні (рис. 3.26).

Навіть за умов невірогідності відмінностей у розмірах інфузорій між варіантами дослідю встановлено, що об'єм війчастих в середньому зменшився на 2,2% за умов підвищеної температури порівняно з контролем.

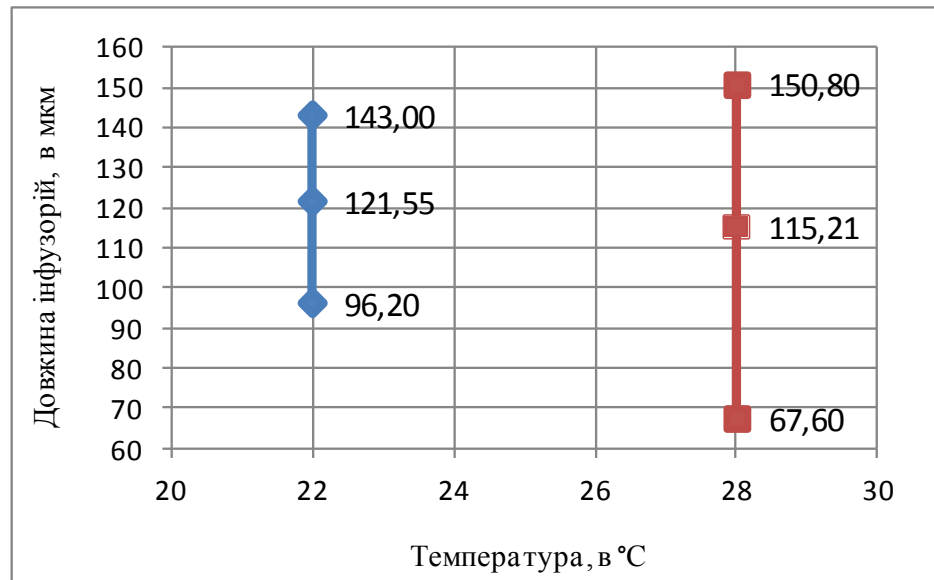


Рис. 3.26. Довжина війчастих *C. anodonta* у різних варіантах дослідження (мінімальні, середні та максимальні значення)

Також були досліджені меристичні характеристики інфузорій *C. anodonta* за різних температурних умов водного середовища. Були виявлені достовірні відмінності у таких параметрах: довжина тіла інфузорій (L), відношення ширини до довжини тіла інфузорій (W/L), ширина передротової лійки (w_0), відношення ширини передротової лійки до відстані від апікального полюса до початку передротової лійки (w_0/l_0) *C. anodonta* (рис.3.27–3.30).

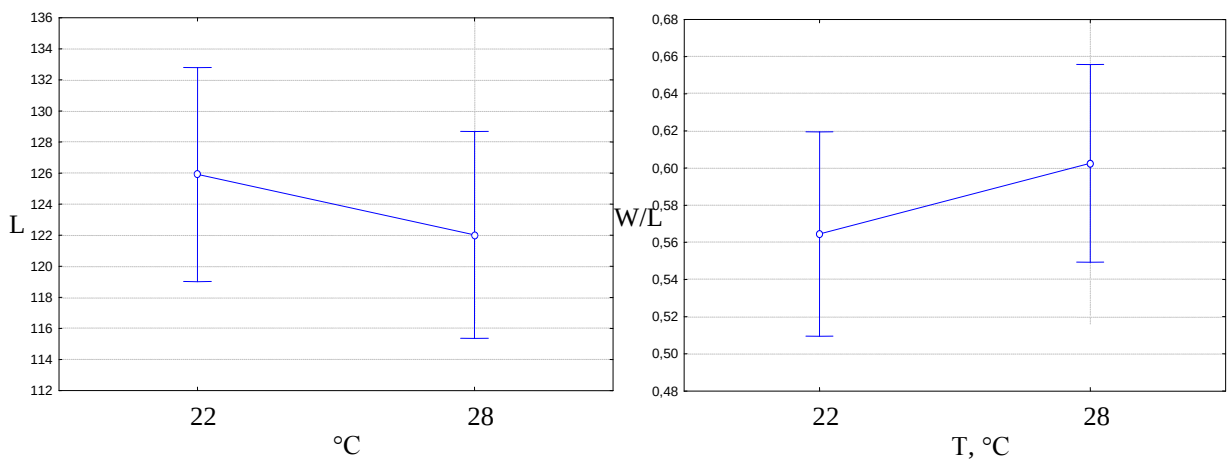


Рис. 3.27 (ліворуч). Результати one-way ANOVA ($F(7, 21)=13.140$; $P=0,00001$) довжини тіла інфузорій *C. anodonta* за різних температур водного середовища

Рис. 3.28 (праворуч). Результати one-way ANOVA ($F(7, 21)=13,140$; $P=0,00001$) відношення ширини до довжини тіла (W/L) інфузорій *C. anodontae* за різних температур водного середовища

Примітки (спільні для рис. 3.27 та 3.28): де T - температура, L та W в мкм.

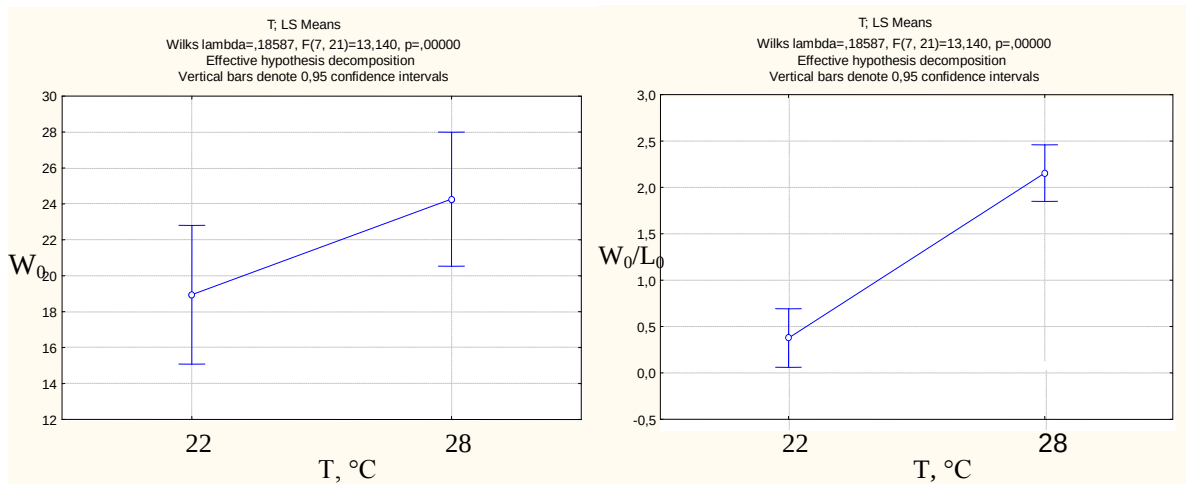


Рис. 3.29 (ліворуч). Результати one-way ANOVA ($F(7, 21)=13,140$; $P=0,00001$) ширини передротової лійки (w_0) *C. anodontae* за різних температур водного середовища

Рис. 3.30 (праворуч). Результати one-way ANOVA ($F=13,140$; $P=0,0001$) відношення ширини передротової лійки до відстані від апікального полюса до початку передротової лійки (w_0/l_0) *C. anodontae* в умовах різних температур водного середовища

Примітки (спільні для рис.3.29 та 3.30): де T - температура, w_0 , w_0/l_0 в мкм.

За таких умов при 28°C менші за розмірами в'їчасті мали ширшу передротову лійку: тобто ширина передротової лійки (w_0) та індекс співвідношення (w_0/l_0) були більшими в 1,3 та 5,5 разів відносно контролю. Це може свідчити про прискорення поділу інфузорій за умов підвищеної температури водного середовища, що призводить до появи менших за розмірами в'їчастих з ширшою передротовою лійкою.

За результатами дисперсійного аналізу було встановлено достовірну відмінність між досліджуваними характеристиками *C. anodontae* та *C. unionis*

(Wilks lambda=0,58712, F (8, 42)=4,0436, P=0,00105). Інфузорії *C. anodontae* та *C. unionis* за дослідженими параметрами мали достовірну різницю незалежно від дії температурного фактора (табл. 3.5). Так, інфузорії *C. anodontae* характеризувались більшими розмірами тіла, величиною передротової лійки, її положенням відносно апікального полюса клітини, що відповідає опису цих видів у літературі [59, 165, 231].

Таблиця 3.5

Величини досліджуваних меристичних характеристик та індексів
інфузорій *C. anodontae* та *C. unionis* (M $\pm$ m)

T, °C	Вид	L, мкм	W, мкм	lo, мкм	wo, мкм	W/L	wo/lo	lo/L	wo/ W
23	<i>C. anodontae</i>	121,55 $\pm$ 3,13	67,71 $\pm$ 2,29	51,63 $\pm$ 2,37	18,94 $\pm$ 1,67	0,56 $\pm$ 0,02	0,37 $\pm$ 0,04	0,42 $\pm$ 0,02	0,28 $\pm$ 0,03
23	<i>C. unionis</i>	121,46 $\pm$ 2,41	56,09 $\pm$ 2,25	43,58 $\pm$ 2,04	19,07 $\pm$ 1,24	0,46 $\pm$ 0,02	0,44 $\pm$ 0,04	0,36 $\pm$ 0,02	0,34 $\pm$ 0,02
28	<i>C. anodontae</i>	115,21 $\pm$ 3,44	68,36 $\pm$ 5,18	48,53 $\pm$ 2,57	24,27 $\pm$ 1,52	0,59 $\pm$ 0,03	0,50 $\pm$ 0,04	0,42 $\pm$ 0,02	0,35 $\pm$ 0,04
28	<i>C. unionis</i>	116,26 $\pm$ 3,66	55,34 $\pm$ 3,71	40,49 $\pm$ 2,40	23,77 $\pm$ 3,78	0,48 $\pm$ 0,04	0,59 $\pm$ 0,11	0,35 $\pm$ 0,02	0,43 $\pm$ 0,05

В літературі побутує думка, що правило «температура–розмір» (TSR – Temperature-Size Rule) справджується лише в діапазоні нормальних (не критичних для живих організмів) температур [171]. Під час проведених досліджень температура водного середовища не перевищувала сублетальних меж (контроль – 23°C, дослідний варіант з підвищеною температурою – 28°C), що запобігає виникненню проявів, пов’язаних із порушенням метаболізму клітини (денатурація ферментів, перетворення мембран, вегетативний приріст без репродукції).

Пристосування до температури в межах оптимального температурного режиму – як хазяїна-гідробіонта, так і його симбіонтів, – може бути

визначальним у формуванні відмінностей екологічних ніш близьких видів і може бути ознакою, яка розділяє види та клони; і навіть там, де очевидні морфологічні та молекулярні відмінності не відрізняють таксони, функціональна різниця може існувати [242]. Це підтверджують отримані результати експериментів, оскільки були зареєстровані певні відмінності у реагуванні на зміну температурного режиму близьких видів одного і того самого роду з одного місця мешкання. Також було встановлено відмінність у реагуванні на різний температурний режим особин мезобіонтних інфузорій *C. acuminatus* з різних місць мешкання [157].

Продовження досліджень впливу температурного фактора на симбіотичні угруповання війчастих актуальні з огляду на визначальну роль температури у формуванні водних екосистем та угруповань різного типу, з огляду на важливу роль одноклітинних організмів у напруженості матеріально-енергетичних потоків, а також з огляду на прогнозоване потепління клімату планети.

Поширення інфузорії *Conchophthirus acuminatus* (Ciliophora: Oligohymenophorea) у вибірці молюсків *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) за різного температурного режиму водного середовища.

Були проведені дослідження симбіотичних організмів молюсків *D. polymorpha*, які недавно (ймовірно, у 2002–2003 роках) вселилися у водойму-охолоджувач Хмельницької атомної електростанції (ХАЕС) [104, 246]. Характерні для симбіоценозу дрейсени види інфузорій р. *Conchophthirus*, *Ophryoglena*, *Hypocotagalma*, *Sphenophrya*, партеніт і церкарій трематод *Bucephalus polymorphus* Вагг, метацеркарій трематод роду *Echinostomatidae* та ін. [219] не були виявлені [162]. У зв'язку з цим, актуальним є дослідження питання про сприйнятливість дрейсени з нещодавно утворених популяцій до інвазії специфічними видами симбіонтів.

Попередні дослідження донорних популяцій молюсків *D. polymorpha* (з Київського водосховища) виявили високі показники інвазії молюсків інфузоріями *C. acuminatus* (EI – 100%, $\Pi_{\max}$ – до 200 екз./особину). На

початку експерименту група-реципієнт у всіх випадках була повністю вільна від інвазії інфузоріями.

В умовах всіх експериментів молюски з груп-реципієнтів були більш сприйнятливими до інвазії інфузоріями (табл. 3.6).

Таблиця 3.6

Результати експериментального зараження молюсків *D. polymorpha*
інфузоріями *C. acuminatus*

Групи молюсків	Місце відбору	Попереднє дослідження		Кінець експерименту		Кількість доліджуваних молюсків, екз.
		ЕІ, %	П, екз./осо бину	ЕІ, %	П, екз./особи ну	
Експеримент 1						
Донор	Київське водосхови ще	100	42	80	26,3	75
Рецепієнт	ВО ХАЕС	0	0	56,2	3,2	300
Експеримент 2						
Донор	Київське водосхови ще	100	35,4	86	19,6	75
Рецепієнт	ВО ХАЕС	0	0	4,3	3	175*
Рецепієнт	ВО ХАЕС	0	0	14,3	1,3	175**

Примітки: * – за 20°C; ** – за 28°C.

В результаті експериментального зараження молюсків з ВО ХАЕС інфузоріями були виявлені найбільш сприятливі умови для поширення *C. acuminatus*, а саме: оптимальні значення температурного режиму (22-24°C) і проточності (рис. 3.31 а). До кінця цього дослідження екстенсивність інвазії групи-реципієнта досягала рівня, близького до донорної групи (56% і 80% відповідно), проте величина інтенсивності зараження молюсків хоч і відзначалась вищою, але була порівняно низькою (3 проти 26 екз./особину) (табл. 3.6).

Підвищення температури і проточності середовища впливало на зміну показників інвазії протягом дослідження. Незважаючи на те, що перші інфузорії

були виявлені у всіх групах-реципієнтах вже на 7-й день після початку експерименту, значення ЕІ у варіантах з підвищеною проточністю були істотно нижчими під час дослідження (рис. 3.31 б).

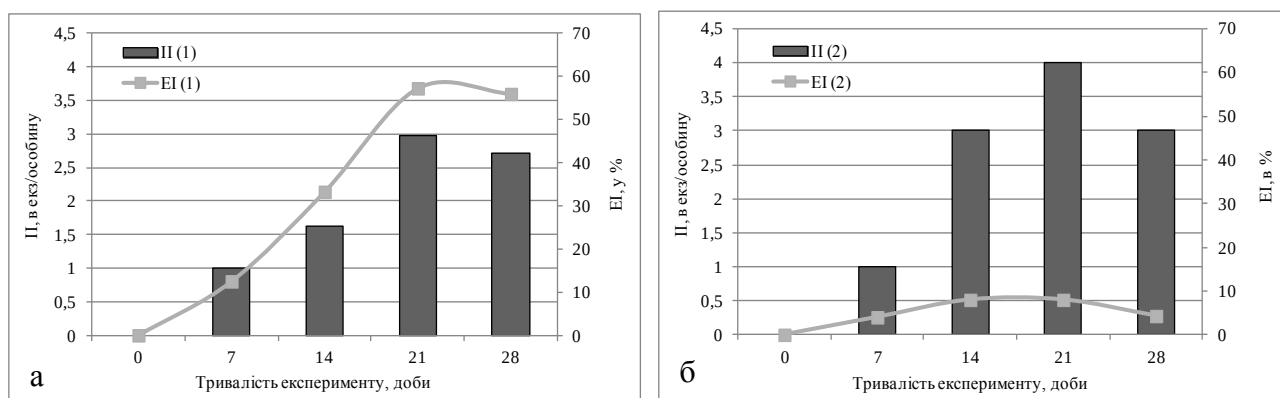


Рис. 3.31 а (ліворуч). Динаміка показників інвазії моллюсків *D. polymorpha* інфузоріями *C. acuminatus* за умов проточності водного середовища - 240 л/год. (періодично)

Рис. 3.31 б (праворуч). Динаміка показників інвазії моллюсків *D. polymorpha* інфузоріями *C. acuminatus* за умов проточності водного середовища - 560 л/год. (постійно)

Можна припустити, що висока проточність середовища перешкоджала активному пошуку інфузоріями своїх хазяїв і знижувала ймовірність потрапляння їх у неінвазовані моллюски групи-реципієнта, що підтверджують дослідження інших авторів [39, 58]. Проте у величинах І симбіотичними війчастими моллюсків з різною проточністю середовища не було виявлено вірогідної різниці. Хоча інтенсивність зараження була дещо вищою у варіанті з підвищеною проточністю, цей факт можна пояснити припущенням, що інфузорії, які вже потрапили в моллюска-хазяїна, розмножуються зі швидкістю, характерною для виду (цим пояснюється подібність у динаміці параметра в різних варіантах). Більш високі значення інтенсивності інвазії у варіанті з підвищеною проточністю середовища можуть свідчити про менші кількості інфузорій, які в таких умовах залишають новознайдених хазяїв.

Порівняльний аналіз динаміки показників інвазії моллюсків з груп-реципієнтів в умовах різного температурного режиму виявив істотні

відмінності. Так, ЕІ за підвищеної температури вже на 14–22-гу добу експерименту була вдвічі нижчою, ніж в оптимальних температурних умовах (рис. 3.32 а).

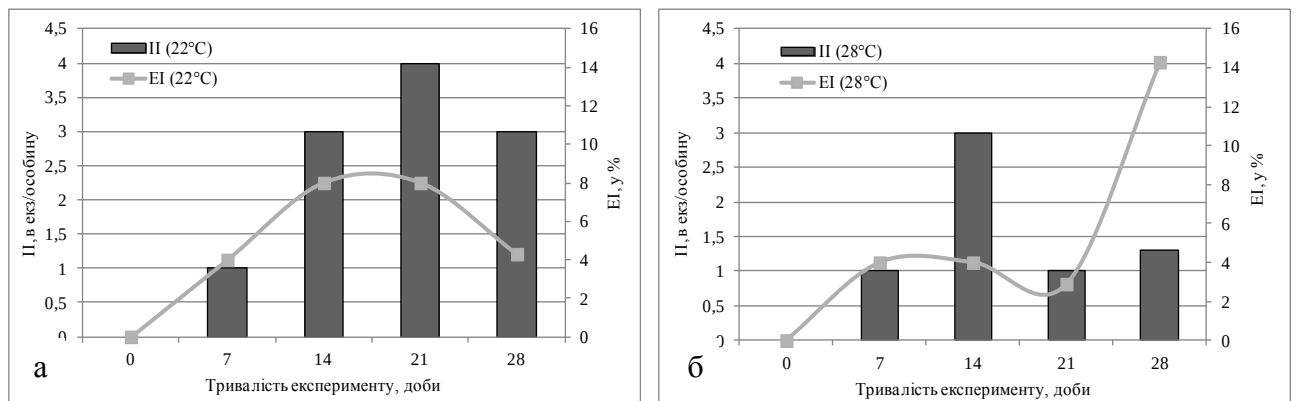


Рис. 3.32 а (ліворуч). Динаміка показників інвазії молюсків *D. polymorpha* інфузоріями *C. acuminatus* за 22 °С

Рис. 3.32 б (праворуч). Динаміка показників інвазії молюсків *D. polymorpha* інфузоріями *C. acuminatus* за 28 °С

Зростання показника екстенсивності інвазії групи-реципієнта до кінця експерименту можна пояснити різким збільшенням кількості інфузорій, що залишали хазяїв, які перебували в несприятливих умовах. Про це побічно свідчить і зниження величини інтенсивності інвазії (рис. 3.32 б). Так, відомо, що інфузорії роду *Conchophthirus* у великих кількостях покидають своїх поранених і тих, які гинуть, хазяїв [184].

При вивченні особливостей розподілу інфузорій *C. acuminatus* залежно від розмірів хазяїв було встановлено, що в розмірних групах більшої довжини частка особин із високими значеннями інтенсивності зараження була вищою, ніж у дрейсен менших розмірів (рис. 3.33). На прикладі трематодної інвазії, вже була доведена залежність зараження *Aspidogaster limacoides* від розміру молюсків *D. polymorpha* [76]. Так, гельмінти були знайдені у статевозрілих молюсків з довжиною черепашки від 16-26 мм, в молюсках менших розмірів ці гельмінти не були виявлені.

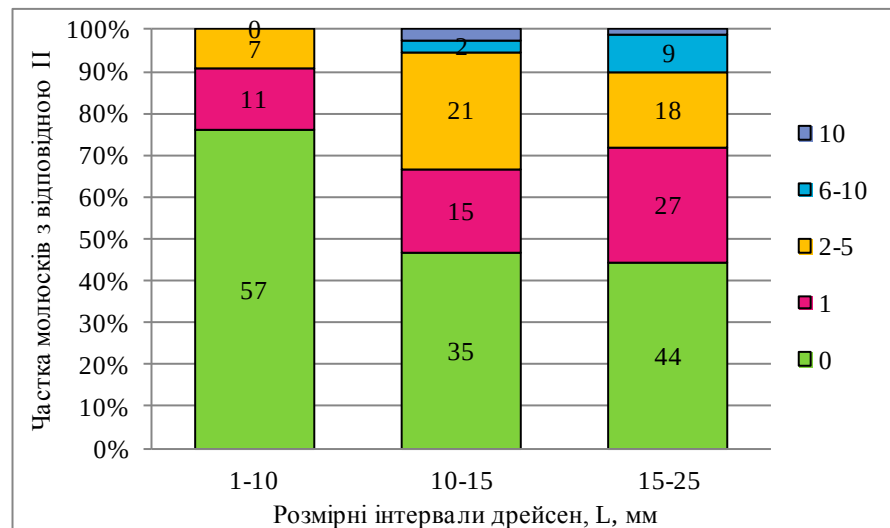


Рис. 3.33. Частка особин *D. polymorpha* з відповідною інтенсивністю зараження інфузоріями *C. acuminatus* залежно від довжини молюсків

Зокрема, при дослідженні динаміки зараження симбіотичними війчастими *C. acuminatus* молюсків конкретної розмірної групи (15–25 мм) були виявлені максимальні значення показників інвазії на 21-й день експерименту, що відповідає сприятливим умовам для поширення інфузорій (рис. 3.34).

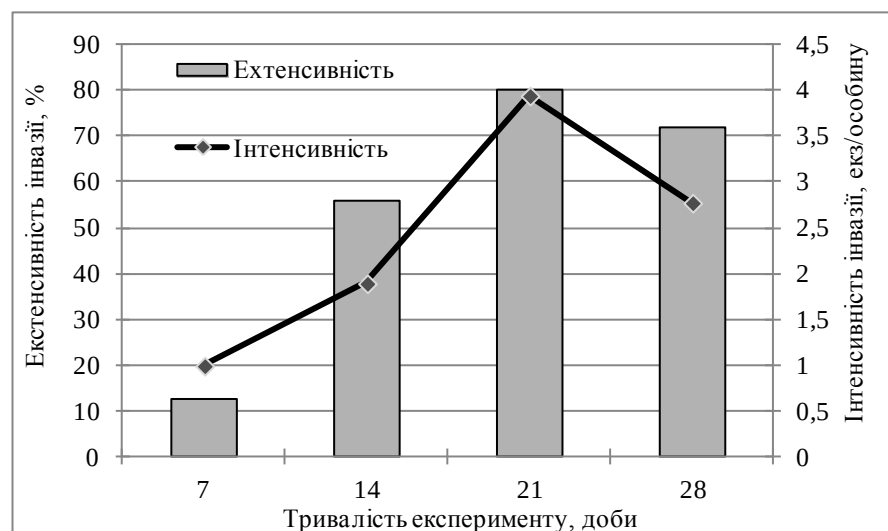


Рис. 3.34. Параметри інвазії *C. acuminatus* в акцепторній групі *D. polymorpha* (розмірна група L 15–25 мм)

За результатами дисперсійного аналізу було вірогідно виявлено вищу інтенсивність інвазії самців, ніж самиць ($F(1,111) = 6,11; p < 0,0149$) у варіанті з оптимальними умовами (рис. 3.35). Більш високу інтенсивність зараження самців можна, ймовірно, пояснити їх більшою привабливістю як джерела живлення, оскільки в травних вакуолях *C. acuminatus* часто реєструють сперматозоїди молюсків (рис. 3.35) [208]. Тоді як, португальські дослідники виявили коменсальні інфузорії *Ancistrum mytili* (Quennerstedt, 1867) Маурас, 1883 в середині гонади самиць мідій, де вони явно харчувались вмістом ооцитів [100]. Також іншими дослідниками було відмічена перевага зараження трематодами *A. limacoides* самиць молюсків *D. polymorpha* [76].

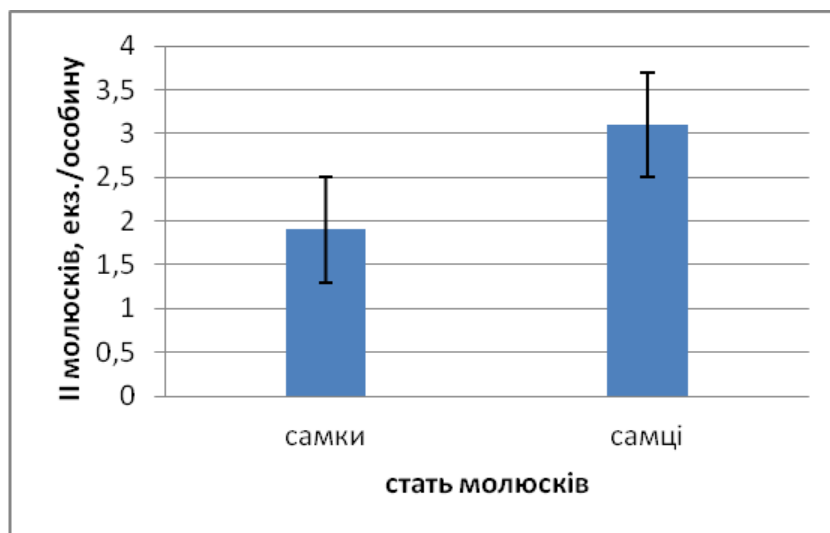


Рис. 3.35. Інтенсивність інвазії самців і самиць дрейсен інфузоріями *C. acuminatus* (екз./особину)

Відмінності в показниках інвазії різних статей в експериментах із підвищеною проточністю і температурою не спостерігали. Наприкінці експериментів ЕІ донорних груп становила 80–86%, ІІ (середня) – 20–26 екз./особину, ІІ (максимальна) – 180 екз./особину.

Порівняння темпів збільшення кількості інфузорій у групі-реципієнті (оптимальні умови) з очікуваною кількістю, за умови поділу кожної інфузорії з певною частотою, дало змогу встановити, що частота поділу становила 1 поділ на 2-5 діб. Така його частота значно нижча, ніж у близьких видів, що мешкають в подібних умовах, наприклад у симбіонтів мідій [86]. Якщо

допустити, що поділ у цих інфузорій відбувається як мінімум раз на добу, то невелику, порівняно з очікуваним, кількість симбіонтів можна пояснити високою смертністю інфузорій в експериментальних умовах або припущенням, що за певних умов не вся популяція інфузорій приступає до поділу (S. Kazubski, усне повідомлення).

Також можна припустити, що «колонізація» групи-реципієнта і збільшення показників інвазії в її межах відбувається як за рахунок постійної емісії інфузорій з донорної групи, так і за рахунок поділу інфузорій у мантийній порожнині нових хазяїв. Відомо, що близько 10% *C. acuminatus* можуть тимчасово перебувати за межами мантийної порожнини хазяїна. Навколо друзи дрейсени формується своєрідний пул інфузорій, здатних переходити від одного хазяїна до іншого. Однак вихід інфузорій у навколишнє середовище має нерегулярний характер, поза середовищем хазяїна війчасті можуть перебувати не більше 21 години (при 23°C), як показав С. Мастіцький [85]. Результати досліджень свідчать про те, що посилена проточність і підвищена температура знижують вірогідність успішного потрапляння в нового хазяїна.

Відносно невелику кількість інфузорій у групі-реципієнті також можна пояснити їхньою потребою в певному адаптаційному періоді для пристосування до хазяїна з « нової » популяції. Так, унаслідок експериментального експонування дрейсени з високими показниками інвазії (оз. Нароч, Білорусь) разом з дрейсною з низькими показниками інвазії (р. Свіслоч, Білорусь) було встановлено, що впродовж понад чотирьох місяців експерименту в природних умовах інтенсивність зараження «слабоінвазованих» дрейсен залишалася стабільно низькою, а екстенсивність зараження досягла рівня «високого інвазування» дрейсени лише на третьому місяці дослідження [175].

Результати досліджень дали змогу зробити висновок про високий інвазивний потенціал інфузорій *Conchophthirus acuminatus*.

Найбільш сприятливими для поширення інфузорій *C. acuminatus* були виявлені умови з умовно оптимальними показниками температурного режиму (22–24°C) і проточності середовища (240 л/год.). Навіть у цих умовах при високих значеннях екстенсивності зараження групи-реципієнта інтенсивність зараження до кінця експерименту хоча й збільшувалася, але залишалася порівняно низькою.

Високі значення проточності води, очевидно, перешкоджають активному пошуку інфузоріями своїх хазяїв і знижують імовірність потрапляння їх у неінвазовані молюски групи-реципієнта.

Зростання показника екстенсивності зараження групи-реципієнта до кінця експерименту з підвищеною температурою водного середовища (28°C) можна пояснити збільшенням кількості інфузорій, що залишали хазяїв, які перебували в несприятливих умовах. Про це побічно свідчить і зниження показника інтенсивності інвазії.

Отримані результати досліджень дали змогу зробити висновок про присутність вибіркості у виборі хазяїна-молюска інфузоріями *C. acuminatus*, яка залежить від статі хазяїна.

Зміни кількості інфузорій у групах-реципієнтах дали можливість припустити, що експериментальні умови не були оптимальними для розвитку інфузорій. Про це свідчить низька частота поділу досліджуваного виду інфузорій. Цей факт може бути пов'язаний як із факторами водного середовища (висока швидкість течії води, продукти обміну речовин молюсків та ін.), так і з відсутністю адаптації інфузорій до біотичних характеристик «нової» популяції хазяїна.

Результати досліджень показали сприйнятливість дрейсен з популяції водойми-охолоджувача Хмельницької АЕС до інвазії специфічним для цієї водойми видом інфузорій, але звичайним для інших популяцій *D. polymorpha* (наприклад, для Канівського водосховища). Оскільки протягом 2005–2008 років паразитологічні дослідження дрейсен цієї популяції не виявили наявності *C. acuminatus*, варто вважати можливим шляхом потрапляння

дрейсени у водойму ХАЕС занесення планктонної личинкової стадії, яка була вільна від інвазії цим видом інфузорій.

Таким чином, результати експериментальних досліджень показали, що структура угруповань мезобіонтних інфузорій двостулкових молюсків є чутливим показником температурного впливу. Підвищення температури водного середовища призводило як до змін у співвідношенні кількості особин різних видів симбіонтів, так і до появи модифікаційної мінливості певних морфологічних утворень та меристичних ознак інфузорій.

РОЗДІЛ 4

СИМБІОЦЕНОЗИ ПРІСНОВОДНИХ МОЛЮСКІВ

У МОДЕЛЬНИХ ЕКОСИСТЕМАХ

4.1. Симбіотичні організми домінантних видів двостулкових та червононогих молюсків системи Конінських озер (Польща)

У зв'язку з глобальними змінами кліматичних умов у бік потепління особливо актуальними є дослідження природних екосистем, які перебувають під постійною дією підвищеної температури. Результати таких досліджень дають змогу прогнозувати напрями структурно-функціональних перебудов водних екосистем, які відбуватимуться при глобальному потеплінні. Водні об'єкти Конінської системи (озера, канали) відрізняються за морфометричними, температурними, гідрологічними та гідробіологічними характеристиками. На гідрологічний стан водойм сильно впливають процеси випаровування води, яке становлять 15% від її загального об'єму, хоча для оз. Гоцлавського цей показник може доходити аж до 35%. Гідробіологічні дослідження цієї системи озер проводять з часу їх використання як водойм-охолоджувачів [197, 234]. Однак інформація щодо структури симбіотичних угруповань гідробіонтів цих водних об'єктів практично відсутня [112, 239]. Однак не тільки саме підвищення температури впливає на стан симбіоценозів молюсків, а й власне санітарно-екологічні наслідки її підвищення. З огляду на це важливим для екосистеми Конінських озер є чинники, які сприяють самоочищенню водойм. І в цьому головну роль відіграють молюски *Anodonta* sp. (*Sinanodonta* (*Anodonta*) *woodiana* Lea). Дослідники експериментально визначили темпи фільтрації, які в найбільш забруднених місцях сягають 1200 л з 1 м²/год., при тім молюски характеризувались високою толерантністю до високих температур.

Система підігрітих Конінських озер та каналів є місцем мешкання представників як аборигенної малакофауни, так і видів-вселенців.

Різноманітність умов існування призвела до формування в озерах та каналах системи різноманітної малакофауни. На сьогодні у досліджуваних водоймах виявлено близько 30 видів флори і фауни, які вважаються чужерідними (вселенцями), з них більшу частину становлять молюски [203, 204]. Було досліджено 5 видів двостулкових та 4 види черевоногих молюсків, відомих для цієї системи (табл. 4.1) [69].

Представників родин *Pisidiidae* та *Sphaeriidae* не виявлено, очевидно, через те, що досліджували біотопи, несприятливі для їх мешкання з огляду на підвищену температуру. Також в озері Гоцлавське не було виявлено представників черевоногих молюсків та молюсків *A. anatina*. Їх відсутність можна пояснити умовами середовища, які зазнають впливу Понтновської ТЕС, розміщеної на Гоцлавському озері та, ймовірно, температурними перевагами молюсків, які не відповідають умовам більш підігрітого озера.

Таблиця 4.1.

Видовий склад молюсків у досліджуваних водоймах

№	Види молюсків	Озеро Понтновське	Озеро Гоцлавське	Скидний канал
1	2	3	4	5
1	<i>Unio pictorum</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	–
2	<i>Unio tumidus</i> Philipsson, 1788	+	+	–
3	<i>Anodonta anatina</i> (O.F. Müller, 1774)	+	–	–
4	<i>Sinanodonta woodiana</i> (Lea, 1834)	+	+	+
5	<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)	+	+	–
6	<i>Limnea stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–
7	<i>Radix ovata</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–
8	<i>Viviparus contectus</i> (Millet, 1813)	+	–	–
9	<i>Viviparus viviparus</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–

З чотирьох «спільних» для двох озер видів малакофауни найбільш чисельнішою була популяція молюсків *D. polymorpha*, яка вже багато років

домінує у помірно підігрітих водах системи [103, 204]. Велику і поширену у всіх досліджуваних водоймах популяцію утворював перлівницевий молюск *Sinanodonta woodiana*, занесений у Конінську систему всередині 80-х років разом із рослинними рибами з Угорщини (занесення на стадії глохідія – личинки молюсків, що паразитує на рибах) [202]. Якщо порівняти за щільністю популяції молюсків *U. tumidus* та *U. pictorum*, слід зазначити, що озеро Понтновське характеризувалося більшою щільністю молюсків *U. tumidus*, а озеро Гоцлавське (біотоп з вищою середньою температурою води) – більшою щільністю молюсків *U. pictorum*. Можливо, це явище відображає температурні преференції (стійкість до впливу вищих температур) цих видів одного роду.

Зауважено неоднозначність впливу антропогенного підвищення температури як на організми загалом, так і на їхні паразитарні складові [153].

Паразитологічний розтин молюсків із досліджуваних водних об'єктів дав такі результати:

– двостулкові молюски *U. pictorum* були інвазовані такими специфічними симбіонтами: інфузорії *Conchophthirus unionis* (Raabe), *Trichodina unionis* (Hampl), трематоди (аспідогастреї) *Aspidogaster conchicola* (Baer), кліщі *Unionicola* sp. Окрім цього, в мантийній порожнині молюсків виявлено факультативні симбіонти – вільноживучі інфузорії, коловертки, *Nematoda* gen. sp., ракоподібні ряду *Ostracoda*, личинки комарів *Chironomidae* sp.;

– молюски *U. tumidus* були інвазовані війчастими *Conchophthirus curtus*, *C. unionis*, трематодами *A. conchicola*, спороцистами та церкаріями трематод *Bucephalus polymorphus* (Baer), кліщами *Unionicola* sp. Також виявлено *Nematoda* gen. sp., ракоподібні ряду *Ostracoda*, личинки комарів *Chironomidae* sp.;

– у молюсках *A. anatina* були знайдено війчасті *Conchophthirus curtus* (Eng.), *C. unionis*, *Conchophthirus anodontae* (Echrbg.), *Conchoscutum inversum*

(Raabe), трематоди *A. conchicola*, кліщі *Unionicola* sp. Також було виявлено *Nematoda* gen. sp., личинки *Chironomidae* sp.;

- у інвазивного виду *S. woodiana* виявлено трематоди *A. conchicola*, вільноживучі інфузорії, *Nematoda* gen. sp., личинки *Chironomidae* sp.;
- молюски *D. polymorpha* були інвазовані специфічними інфузоріями *Conchophthirus acuminatus* (Raabe), серед факультативних симбіонтів виявлено *Nematoda* gen. sp. та олігохети *Chaetogaster* sp.;
- *R. owata* – церкарії та спороцисти трематоди *Haplometra cylindracea* Zeder, церкарії *Opisthioglyphe* sp.;
- *V. contectus* – церкарії та спороцисти трематоди *Cercaria pugnax*;
- молюски *L. stagnalis* були вільні від інвазії.

Дослідивши видовий склад паразитів молюсків, спільних для обох озер, зроблено висновок, що найбагатшою фауною симбіонтів характеризується озеро Понтновське порівняно з озером Гоцлавським та скидним каналом. Зокрема, молюски *U. tumidus* з озера Понтновського були заражені церкаріями та спороцистами трематоди *B. polymorphus* з EI 25,9%, на відміну від інших досліджуваних біотопів, де цієї трематоди не було виявлено.

При дослідженні видового різноманіття війчастих молюсків з біотопів Конінської системи відзначалися багатством молюски з озера Понтновського (табл. 4.2).

Дещо відмінний від аборигенних видів склад симбіофауни спостерігали для молюсків-вселенців залежно від характеристик досліджуваних біотопів (табл. 4.2).

Велику і поширену у всіх досліджуваних водоймах з системи Конінських озер популяцію утворював перлівницевий молюск *S. woodiana* – вселенець із водойм Угорщини [202]. Вперше для водойм Польщі ми виявили в озері Гоцлавське у беззубки *S. woodiana* трематода *A. conchicola* (EI = 5,3%) [247], яку вже раніше реєстрували наші колеги в інших водних об'єктах (у 1999 році в каналі Дунай-Сасик, що з'єднує Соломонів рукав ріки Дунай із водосховищем Сасик [245]).

Таблиця 4.2.

Виявлені таксони симбіонтів молюсків із досліджених біотопів системи
Конінських озер

№	симбіонти	Озеро Понтновське	Озеро Гоцлавське	Скидний канал
1	2	3	4	5
1	<i>Conchophthirus unionis</i> Raabe	+	+	—
2	<i>Conchophthirus curtus</i> Eng.	+	+	—
3	<i>Conchoscutum inversum</i> Raabe	+	—	—
4	<i>Conchophthirus anodontae</i> Echrbg.	+	—	—
5	<i>Conchophthirus acuminatus</i> Raabe	+	—	—
6	<i>Trichodina unionis</i> Hampl	—	+	—
7	інші вільноживучі інфузорії	—	+	—
8	<i>Aspidogaster conchicola</i> Baer	+	+	—
9	<i>Bucephalus polymorphus</i> Baer	+	—	—
10	<i>Cercaria pugnax</i> La Valette	+	—	—
11	<i>Haplometra cylindracea</i> Zeder	+	—	—
12	<i>Opisthioglyphe</i> sp.	+	—	—
13	кліщі <i>Unionicola</i> sp.	+	+	—
14	<i>Nematoda</i> gen. sp.	+	+	—
15	коловертки	—	+	—
16	олігохети <i>Chaetogaster</i> sp.	+	—	—
17	личинки <i>Chironomidae</i> sp.	+	+	—
18	ракоподібні <i>Ostracoda</i>	+	+	—

Заслуговує на підвищену увагу той факт, що за температури води 33°C у скидному каналі при найвищій щільності популяції (до 70 екз./м²) молюски *S. woodiana* були повністю вільні від інвазії будь-якими видами симбіонтів. Також у цьому біотопі спостерігали високу проточність та мулистий ґрунт. Високі значення щільності популяції та біомаси молюсків *S. woodiana* у водоймах-охолоджувачах Конінської системи можна пояснити термофільністю та більшою стійкістю беззубок цього виду порівняно з місцевими видами перлівницевих та низкою інших чинників [155, 168]. Хоча у скидному каналі спостерігали сприятливі для *S. woodiana* умови – високу проточність та мулистий ґрунт, – та умови середовища у цьому біотопі,

ймовірно, унеможлиблюють поширення та розвиток симбіонтів, про що свідчить їх повна відсутність.

У скидному каналі молюски *D. polymorpha* були відсутні через екстремальні температури середовища. Варто зауважити, що молюски *S. woodiana* в системі Конінських озер існують у всьому діапазоні температур і заселяють переважно дрібнодисперсні піщані та мулисті ґрунти. Розвиток же дрейсени відбувається в діапазоні 10–28° С на твердих субстратах, якими можуть виступати молюски *S. woodiana* [112, 204].

Так, водойма, що зазнавала меншого впливу температури – озеро Понтновське – характеризувалась більшим видовим різноманіттям симбіофауни молюсків.

При аналізі показників інвазії молюсків видами симбіонтів, що поширені в обох озерах, були також виявлені певні відмінності. Якщо порівняти показники інвазії трематодою *A. conchicola* молюсків *U. tumidus* з різних озер, то у біотопі з вищою температурою (озеро Гоцлавське) екстенсивність інвазії була більшою порівняно з водоймою з нижчою температурою (озеро Понтновське) (EI – 80,0 та 22,2%, відповідно). Це підтверджують результати, отримані з досліджень на паразитах риб [126].

На відміну від *U. pictorum* показники інвазії трематодою *A. conchicola* молюсків *U. tumidus* з озера Понтновське були більшими порівняно з озером Гоцлавське (табл. 4.3). Це можна пояснити тим, що в озері Понтновське популяція молюсків *U. tumidus* є чисельнішою (при тому, що *U. tumidus* та *U. pictorum* мешкають спільно), а за даними інших дослідників саме цей вид роду *Unio* є більш сприятливим для розвитку аспідогастрів *A. conchicola*. Так у сумісних угрупованнях молюсків *U. tumidus* та *U. pictorum* спостерігається зростання інтенсивності інвазії паразитом *A. conchicola* молюсків *U. tumidus* [154].

Таблиця 3.4.

Показники інвазії (ЕІ та ІІ) паразитичними організмами двостулкових молюсків з Гоцлавського та Понтновського озер

Озера	Симбіонти	Молюски							
		<i>U. tumidus</i>		<i>U. pictorum</i>		<i>A. anatina</i>		<i>S. woodiana</i>	
		ЕІ, %	ІІ, екз/особину	ЕІ, %	ІІ, екз/особину	ЕІ, %	ІІ, екз/особину	ЕІ, %	ІІ, екз/особину
1	спороцисти <i>B. polymorphus</i>	25,9(8.4)	$\frac{3410}{668-4160}$	-	-	-	-	-	-
	церкарії <i>B. polymorphus</i>	25,9(8.4)	$\frac{22280}{(1600-31728)}$	-	-	-	-	-	-
	<i>A. conchicola</i>	22,2(7.9)	$\frac{1,5}{(1-3)}$	22(14)	1*	11,1(10,4)	1-2*	-	-
	<i>Nematoda gen. sp.</i>	14,8(6.8)	$\frac{2,75}{(1-6)}$	22(14)	$\frac{6}{(1-10)}$	11,1(10,4)	1*	14,3(13,2)	1*
	<i>Chironomidae sp</i>	14,8(6.8)	$\frac{1,8}{(1-3)}$	33,3(16)	$\frac{3}{(1-7)}$	11,1(10,4)	1*	42,9(18,7)	$\frac{1,2}{(1-3)}$
	<i>Ostracoda</i>	11,1(6)	1*			22,2(13,8)	1*	-	-
	вільноживучі інфузорії	-	-	-	-	-	-	-	-
2	спороцисти <i>B. polymorphus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
	церкарії <i>B. polymorphus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>A. conchicola</i>	80(17.9)	$\frac{2,75}{(2-4)}$	9,8 (4.5)	$\frac{2}{(1-4)}$	x	x	5,3(3,5)	1*
	<i>Nematoda gen. sp.</i>	60(20)	1*	29,3 (7)	$\frac{1,9}{(1-5)}$	x	x	10,5(4,9)	$\frac{1,5}{(1-3)}$
	<i>Chironomidae sp</i>	60(21.9)	$\frac{1,7}{(1-2)}$	36,6 (7.5)	$\frac{1,7}{(1-3)}$	x	x	42,1(7,9)	$\frac{1,6}{(1-3)}$
	<i>Ostracoda</i>	20(17.9)	1*	12,2(5)	$\frac{1,2}{(1-2)}$	x	x	-	-
	вільноживучі інфузорії	-	-	7,31(3.9)	$\frac{4}{(1-6)}$	x	x	2,63(2,4)	2*

Примітки: де 1 - оз. Понтновське, 2 - оз. Гоцлавське, в скидному каналі - молюски були вільні від інвазії будь-якими симбіонтами; * - одиничні екз.; x – відсутність молюсків даного виду в цій пробі; "-" відсутність симбіонтів; для ЕІ в дужках вказано величину помилки репрезентативності; для ІІ над рискою – середні значення, під рискою вказано мінімальні та максимальні величини зараження; для ІІ не вказано діапазон величин за умови, якщо зараження було поодиноким.

4.2. Структурно-функціональні перебудови симбіоценозів молюсків у водоймах, які зазнають впливу енергетичних об'єктів

У регіоні Конінських озер дрейсену реєстрували до 50-х років XX століття [161, 197], активно ж досліджувати численні популяції цих молюсків у Конінських озерах почали з початку 70-х років [239]. Дослідження симбіофауни дрейсен показали наявність облігатних симбіонтів: інфузорій *Conchophthirus acuminatus* Clap. Lachm, *Hypocotylus dreissenae* Jarocki et Raabe, *Ophryoglena hemophaga* Molloy, Lynn, Giamberini [162]. Серед факультативних симбіонтів переважали нематоди. Молюски *D. polymorpha* з менш підігрітого біотопа (оз. Понтновське) характеризувалися вищими показниками інвазії війчастими *C. acuminatus*, ніж молюски з озера Гоцлавське: EI = 82%, II = 56 екз./особину в озері Понтновське; EI = 45%, II = 4 екз./особину в озері Гоцлавське (рис. 4.1). Такі показники інвазії можуть свідчити про більшу швидкість поділів інфузорій при вищій температурі середовища.

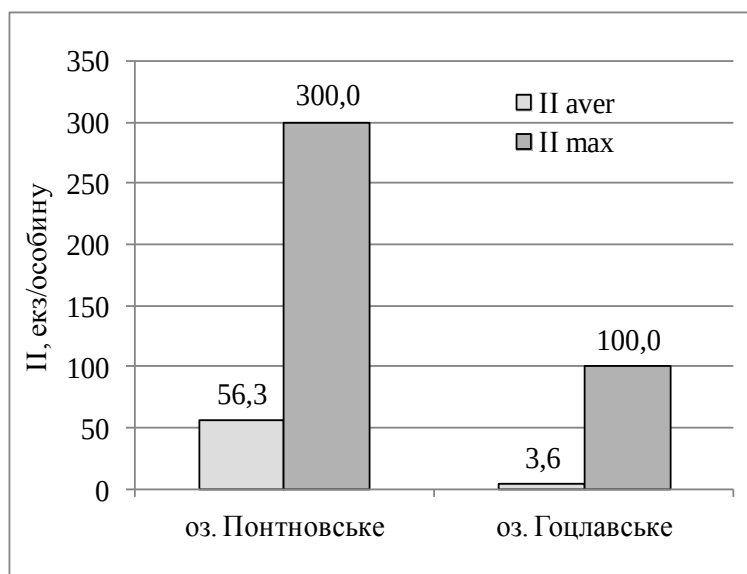


Рис. 4.1. Показники інтенсивності зараження війчастими *C. acuminatus* молюсків *D. polymorpha* (II aver – середні значення, II max – максимальні значення)

Інтенсивність інвазії іншими війчастими роду *Conchophthirus* значно відрізняється за досліджуваними біотопами та була вищою в озері Понтновське (табл. 4.4). Найпоширенішим видом мезобіонтних війчастих у перлівницевих України є *C. curtus* [58]. Найбільші показники інвазії цей вид показує для популяцій 6 видів молюсків (Кременчуцьке водосховище): *Anodonta cygnea* (Linne, 1758), *Anodonta anatina* (*A. piscinalis*), *Anodonta subcircularis* (Clessin, 1873), *U. pictorum*, *Unio longirostris* (Rossmassler, 1836). Наші дослідження на теренах Польщі показали дещо іншу картину: інфузорій *C. curtus* в молюсках *U. pictorum* взагалі не було виявлено, а в молюсках *U. tumidus* та *A. anatina* вони зустрічались лише в поодиноких варіантах. Натомість, високі показники інвазії були характерні для виду *C. unionis* (рис. 4.2). Найбільшу коменсальну інфузорію виду *Conchoscutum inversum* ми знайшли лише у молюсках *A. anatina*, хоча за літературними даними може зустрічатись у всіх вище зазначених видах перлівницевих. Однак саме *A. anatina* є тим видом перлівницевих, щодо якого реєстрували найвищі показники інвазії цими інфузоріями в інших водних об'єктах [165].

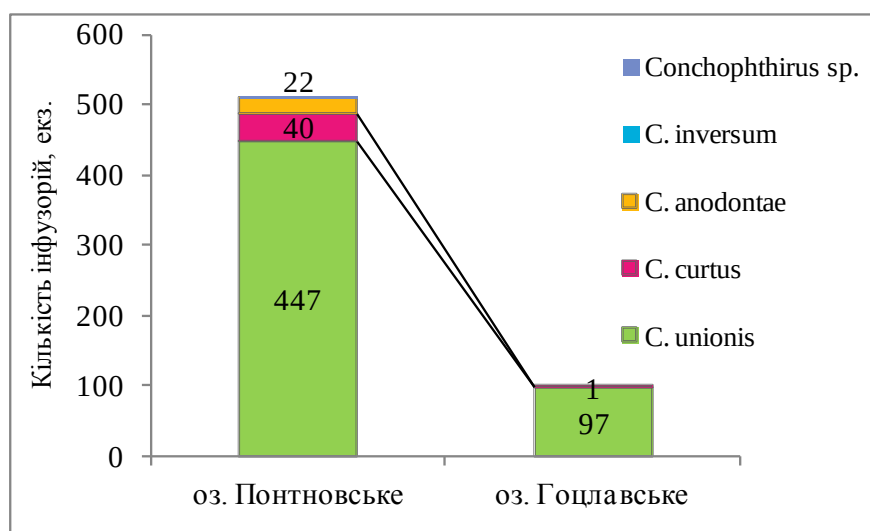


Рис. 4.2. Співвідношення різних видів інфузорій род. *Conchophthiridae* в молюсках род. *Unionidae* в Понтновському та Гоцлавському озерах

Загалом, види інфузорій *C. unionis*, *C. curtus*, *C. inversum*, *C. anodontae* було знайдено у всіх видів перлівницевих (крім молюсків *S. woodiana*), але не

у всіх досліджуваних біотопах. В озері з вищою середньою температурою знайдено лише види *C. unionis*, *C. curtus* з порівняно меншими показниками інтенсивності зараження. Це може бути пов'язано з відсутністю *A. anatina* в озері Гоцлавське та температурними перевагами цих видів війчастих.

Таблиця 4.4.

Інтенсивність інвазії різними видами інфузорій роду *Conchophthirus*

азяї	<i>Unio tumidus</i>		<i>Unio pictorum</i>	<i>Anodonta piscinalis</i>			
Види і нфузорій	<i>C. unionis</i>	<i>C. curtus</i>	<i>C. unionis</i>	<i>C. unionis</i>	<i>C. curtus</i>	<i>C. inversum</i>	<i>C. anodontae</i>
оз. Понтновське	$\frac{6,5 \pm 2,4}{2-11}$	$\frac{1,5 \pm 0,7}{1-2}$	$\frac{2,75 \pm 0,5}{2-3}$	$\frac{16,2 \pm 6,9}{5-35}$	$\frac{1,4 \pm 0,9}{3-4}$	$2 \pm 0,9$	$\frac{1,0 \pm 0,7}{1-2}$
оз. Гоцлавське	—	1**	$\frac{6,71 \pm 2,30}{1-30}$	*	*	*	*

Примітки: * – молюски в цій пробі були відсутні, "-" - відсутні інфузорії; над рискою – $M \pm m$, під рискою – мінімальні та максимальні значення II, екз/особину; не вказаний діапазон величини інтенсивності зараження в тому випадку, коли зараження було поодиноким (**).

Розмірні характеристики мезобіонтних інфузорій *C. acuminatus* молюсків *D. polymorpha* у водоймах із різним температурним режимом.

На сьогодні існує ряд робіт, які доводять наявність модифікаційної мінливості в інфузорій під впливом різних чинників оточуючого середовища, зокрема температури [38, 101, 186, 241]. Загалом, існують різні точки зору стосовно природи та характеру мінливості інфузорій. Деякими авторами було відмічено адаптивне значення мінливості розмірів інфузорій при збільшенні

температури [28]. Так у лабораторних культурах *Paramecium bursaria* (Ehrenberg) було виявлено: і збільшення, і зменшення, і відсутність змін у розмірах інфузорій різних рас одного виду під впливом підвищеного чинника навколишнього середовища (температури та соленості). Автор пояснює такі відмінності зміною частоти поділу інфузорій. В умовах глобального потепління залишається актуальним вияснити за якими параметрами можна встановити вірогідну мінливість різних видів в'їчастих до дії температурного забруднення.

Використання власних матеріалів і колекції Музею та Інституту зоології ПАН (куратор – проф. С. Казубський) дали змогу виявити існування міжпопуляційної мінливості, пов'язаної із впливом температури на природні популяції молюсків та їх симбіонтів. При визначенні структурних параметрів мезобіонтних інфузорій молюсків *D. polymorpha* було відзначено вірогідно більші розміри ширини ротової лійки інфузорій *C. acuminatus* з озера Гоцлавське і Понтновське порівняно з матеріалом з озера Гопло, тобто з водоймою із нижчим температурним режимом (див. картосхему 2.1) (рис. 4.3). Водночас спостерігали вірогідно меншу відстань від апікального кінця до початку перистомального поля інфузорій *C. acuminatus* із озер Гоцлавське та Понтновське порівняно з озером Гопло (рис. 4.4).

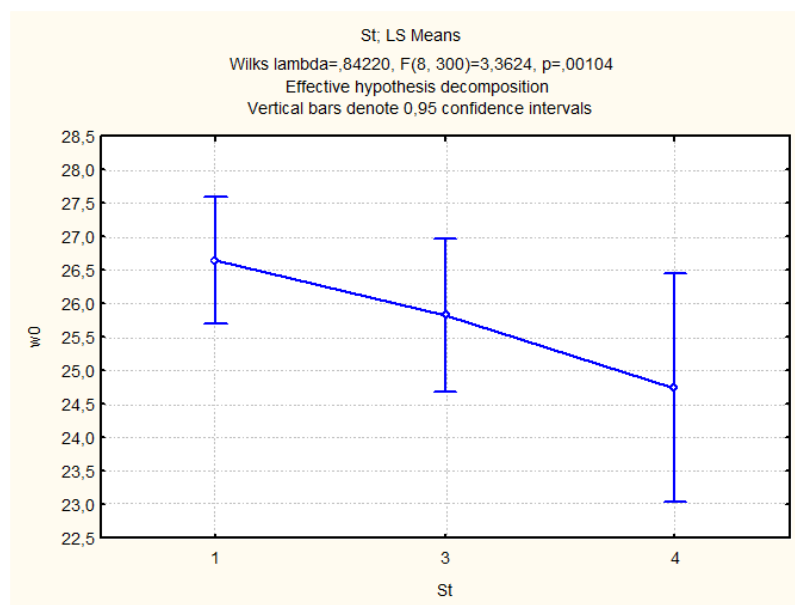


Рис. 4.3. Ширина ротової лійки (w_0 , мкм) інфузорій *C. acuminatus*

Примітки: на осі x : 1 – Понтноське озеро, 3 – Гоцлавське озеро, 4 – озеро Гопло, препарати з колекції професора С. Казубського one-way ANOVA ($F=3,3624$; $P=0,00104$). На осі y – w_0 , мкм.

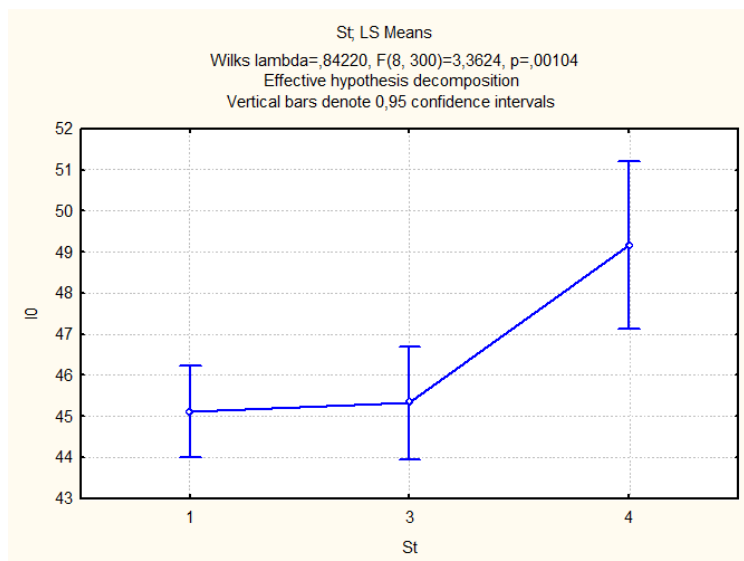


Рис. 4.4. Відстань від апікального кінця до початку перистомального поля інфузорій (l_0 , мкм) *C. acuminatus*

Примітки: на осі x : 1 – Понтноське озеро, 3 – Гоцлавське озеро, 4 – озеро Гопло, препарати з колекції професора С. Казубського one-way ANOVA ($F=3,3624$; $P=0,00104$); на осі y – l_0 , мкм.

Дослідження розмірних характеристик мезобіонтних інфузорій *C. unionis* уніонід показало вірогідно більші розміри ширини ротової лійки та відстані від апікального кінця до початку перистомального поля інфузорій *C. unionis* з озера Понтновське порівняно з досліджуваними параметрами інфузорій з Канівського водосховища (рис. 4.5, рис. 4.6). Так, виявлена вірогідна міжпопуляційна мінливість між особинами інфузорій з біотопів з різним температурним режимом (оз. Гопло та оз. Слесінське із системи Конінських озер) [162]. Дані автора підтверджують отримані нами результати: найбільш показовими виявились міжпопуляційні відмінності у відстані до початку передротової лійки та ширині передротової лійки.

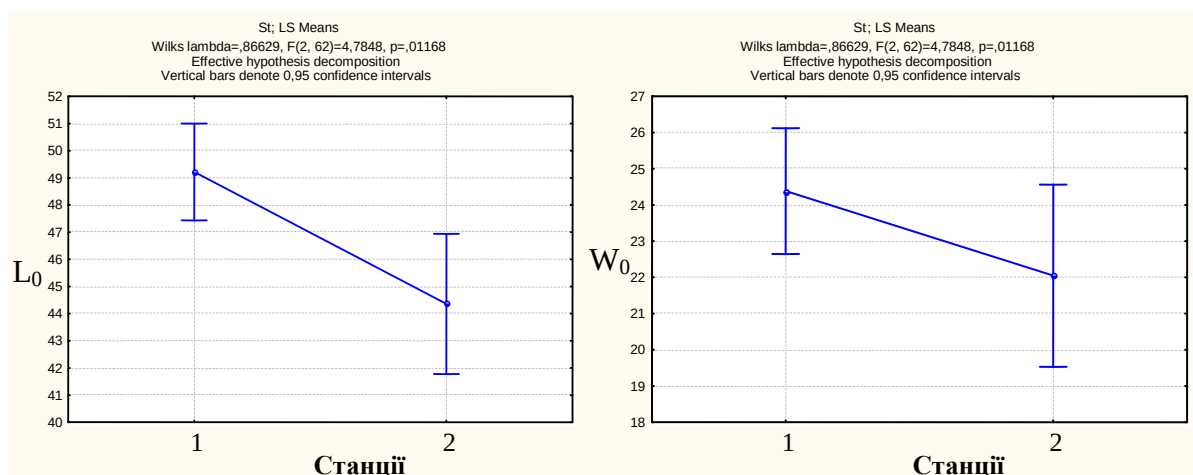


Рис. 4.5 (ліворуч). Відстань від апікального кінця до початку перистомального поля інфузорій (l_0) *C. unionis* уніонід у водоймах з різним температурним режимом

Рис. 4.6 (праворуч). Ширина ротової лійки інфузорій (w_0) *C. unionis* уніонід у водоймах з різним температурним режимом

Примітки спільні по двом рис.: на осі x: 1 – Понтновське озеро, 2 – Канівське водосховище, one-way ANOVA ($F=4,7848$; $P=0,01168$); для рис. 4.5.: на осі y – w_0 , в мкм; для рис. 4.6.: на осі y – l_0 , в мкм

Результати дослідження меристичних параметрів мезобіонтних інфузорій із водойм з різним температурним режимом дали змогу встановити певну залежність: у водоймах із підвищеною температурою виявили більші розміри передротової лійки, що можливо є наслідком прискореного поділу інфузорій під впливом температури. Так відомо, що в процесі поділу дочірні клітини отримують від материнської неповний набір органоїдів і потім добудовують необхідні структури. Саме в передній частині клітин інфузорій роду *Conchophthirus* і видів близьких до них (підклас *Scutocociliatia*) локалізований тигмотактичний апарат, який забезпечує існування інфузорій у в'язкому середовищі поверхні мантийної порожнини. Дослідники припускають [16], що із збільшенням частоти поділу інфузорій під дією температур в першу чергу добудовується тигмотактичний апарат, а з ним і передня частина клітини. У результаті постеріальна частина клітини до

початку наступного поділу була відносно меншою. Іншими дослідниками відмічено більш серйозні відхилення в структуруванні ротового апарату інфузорій *Tetrahymena pyriformis* на відміну від *Tetrahymena thermophila* під впливом температур, що перевищують верхню межу оптимальних для цих видів [186]. Стійкість інфузорій *T. thermophila*, пов'язують із різницею в розмноженні та здатністю до багатократного поділу за температур близьких до 40°C.

Отримані нами результати у відкритих водоймах підтвердили експериментально отримані дані.

Вплив температурного чинника на розмірні характеристики трематод *Aspidogaster conchicola* перлівницевих молюсків із водойми-охолоджувача Хмельницької АЕС.

Водойми-охолоджувачі енергетичних об'єктів є зручними модельними екосистемами для дослідження впливу температури на гідробіонтів, у т. ч. на їхні симбіотичні угруповання. Подібні дослідження особливо актуальні в умовах глобального потепління та необхідності прогнозування сукцесійних процесів у водних і наземних екосистемах. Температура як один із основних абіотичних факторів водного середовища в багатьох випадках визначає формування структурно-функціональних характеристик водних екосистем, у т. ч. симбіоценозів різного рівня.

Дослідження симбіотичних угруповань молюсків роду *Unio* та *D. polymorpha* за умов різного температурного впливу виконували на ВО ХАЕС (2005–2007 роки).

У водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС переважали факультативні симбіонти: вільноживучі інфузорії, нематоди, олігохети, личинки хірономід. Протягом років досліджень реєстрували стійку інвазію трематодами (аспідогастреями) *Aspidogaster limacoides* Deising дрейсен та *A. conchicola* Baer 1827 молюсків роду *Unio*, однак із низькими показниками інвазії (EI – до 4%, II – 1 екз./особину). Дослідники припускають, що *A. limacoides* вже був присутній у складі паразитофауни риб водойми до вселення та розвитку в

ньому дрейсени, оскільки він є звичайним паразитом різних коропових, які, скоріш за все, є його основними хазяями у водоймах України [103, 130, 156].

Величини показників інвазії факультативними симбіонтами у ВО ХАЕС зазнавали закономірних сезонних змін, які досягали максимальних значень у літній період. Визначення показників інвазії залежно від глибини існування дрейсен дало змогу припустити, що найбільш сприятливою для факультативних симбіонтів молюсків цього виду (інфузорії, коловертки, нематоди, хірономіди) є глибина від 2 до 6 м. Проведені гідробіологічні та паразитологічні дослідження ВО ХАЕС дали змогу зробити припущення про можливий шлях потрапляння дрейсени у ВО через занесення планктонної личинкової стадії дрейсени, вільної від інвазії специфічними для неї видами облігатних симбіонтів [103, 161].

Експериментальні дослідження (див. розділ 3.2) показали сприйнятливість дрейсен із популяції ВО ХАЕС до інвазії специфічним видом інфузорій (звичайним і рясним в інших популяціях *D. polymorpha*) – *C. acuminatus*. Сприйнятливість популяції дрейсен із ВО ХАЕС до специфічних одноклітинних (*C. acuminatus*) і багатоклітинних симбіонтів (*A. limacoides*) свідчить про те, що при попаданні специфічних симбіонтів у водойму, можливий їх подальший успішний розвиток. Однак таке потрапляння скоріш за все можливе спільно з дорослими екземплярами дрейсен з інших місць проживання. Так, за деякими спостереженнями остаточне формування симбіотичного угруповання характерного для молюсків *D. polymorpha*, відбувається на 9–10-й рік з моменту їх вселення у водойму [85].

Варто зауважити, що комплексне використання ВО ХАЕС (риборозведення для біомеліорації та ін.) може бути пов'язане з тим, що деякі види трематод численної популяції дрейсен використовуватимуть їх як додаткових хазяїв для того, щоб підвищити ймовірність завершення своїх життєвих циклів. У випадку, якщо це відбудеться, в майбутньому показники інвазії риб і водоплавних птахів неминуче зростатимуть. Так, симбіоценоз

моллюсків *D. polymorpha* з Конінських озер (Польща), який у природних водоймах існує більш тривалий час, характеризується наявністю облигатних симбіонтів, що притаманні для симбіотичного угруповання дрейсени (див. розділ 4.1) [69]. У симбіотичному ж угрупованні дрейсени зі штучно створеної ВО ХАЕС облигатні симбіонти були відсутні. Дослідження показали несприятливий вплив підвищеної температури на показники інвазії дрейсен коменсальними інфузоріями, що мешкають у мантийній порожнині моллюсків.

Дослідження симбіонтів моллюсків роду *Unio* з ВО ХАЕС виявили відмінності в їх меристичних показниках. При порівнянні розмірів поширеного паразита *A. conchicola* перлівницевих з ВО ХАЕС та з Канівського водосховища ми виявили достовірну відмінність в індексі співвідношення ширини до довжини тіла трематоди (W/L), а саме: при 32°C аспідогастри були ширшими на 16,2% порівняно з контрольним варіантом (Канівське водосховище, 21°C, рис. 4.7). Збільшення розмірів цього виду паразита при високій температурі середовища можливе за більш ефективного засвоєння паразитом енергетичних ресурсів організму-хазяїна.

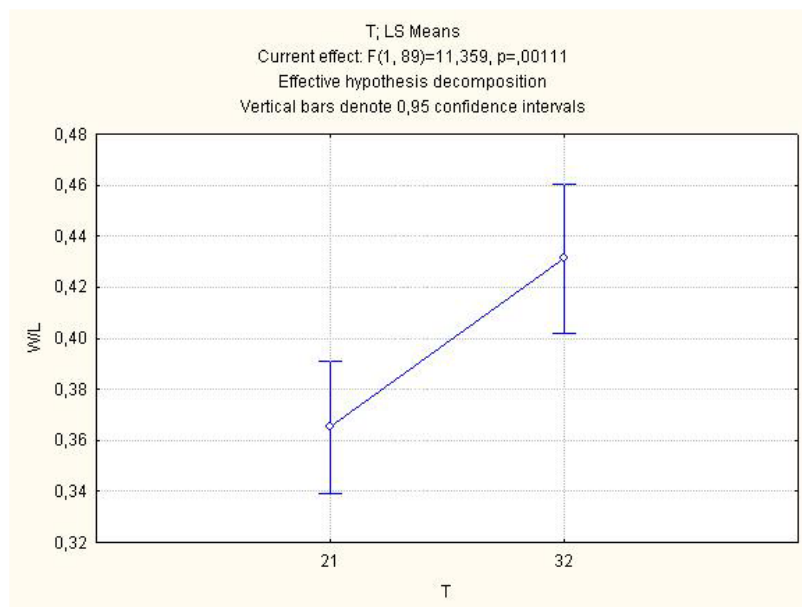


Рис. 4.7. Вплив температурного фактора на відношення ширини до довжини тіла (W/L, one-way ANOVA: $F=11,359$, $P=0,00111$) трематоди *A. conchicola* з перлівницевих моллюсків з водойми-охолоджувача Хмельницької АЕС.

Примітки: на осі x : 21°C – Канівське водосховище, 32°C – водойма-охолоджувач ХАЕС;
на осі y – W/L , в мкм.

Таким чином, підвищення температури у водоймах веде до суттєвої зміни структури груп гідробіонтів, у тому числі і їх паразитів. При цьому порушуються біоценотичні зв'язки у водоймі, що призводить до зниження чисельності або випадання високочутливих безхребетних і хребетних тварин, як проміжних, так і кінцевих хазяїв паразитів [45]. Як наслідок, змінюється видовий склад симбіотичних організмів, що мешкають у біоті екосистем. З'ясування закономірностей подібних системних перебудов може бути використане для біоіндикації якості водного середовища із застосуванням паразитологічних показників [75, 160, 170, 172, 214].

РОЗДІЛ 5

ВПЛИВ ТЕМПЕРАТУРИ НА БІОХІМІЧНІ ПОКАЗНИКИ ІНВАЗОВАНИХ ТА НЕІНВАЗОВАНИХ МОЛЮСКІВ

Індуковані температурою структурні зміни у симбіоценозах є результатом змін еколого-фізіологічних характеристик симбіоценозів на рівні організму молюска-хазяїна.

За маркери фізіологічного стану молюска-хазяїна на дію підвищеної температури ми обрали:

- 1) швидкість споживання кисню молюсками. Цей показник відображає рівень метаболізму інвазованих та неінвазованих молюсків. Відомо, дані щодо дихання можна використовувати як індикатори фізіологічного стану молюсків, для характеристики їхніх природних популяцій [3, 174, 228];
- 2) вміст загального білка в гепатопанкреасі як найбільш стабільної основи тіла молюсків. Зокрема зниження вмісту загального білка призводить до зниження загальної резистентності організму і сприяє розвитку захворювань про- та еукаріотичної природи [19];
- 3) активність СДГ молюсків як біохімічний мітохондріальний маркер, який має вузьку субстратну специфічність, з високою швидкістю окислює тільки бурштинову кислоту. Відомо, що молюски як факультативні анаероби виробили в ході еволюції важливий альтернативний механізм адаптації до умов середовища, при якому анаеробний обмін глюкози може призвести до накопичення сукцинату [139, 207, 227].

5.1. Залежність швидкості споживання кисню молюсками *Viviparus viviparus* та інтенсивності їхнього обміну від інвазії партенітами трематод і температури водного середовища

Вивчення інтенсивності обміну молюсків дає змогу оцінити стан, у якому перебуває організм хазяїна та його популяція. Відомо, що значна частина особин у популяції є носіями різноманітних паразитів. Змінюючи метаболізм хазяїна, паразити змінюють його потреби у кисні та поживних речовинах, втручаючись в енергетичний баланс організму [30, 36, 62, 123].

Швидкість споживання кисню гідробіонтами – найбільш доступний показник інтенсивності обміну. Метод (закритих об'ємів) його визначення залишається на сьогодні найпоширенішим, що пов'язано з простотою, достатньою точністю та надійністю результатів [3, 18, 127]. Молюски при цьому перебувають у максимально наближеному до природних умов середовищі, і при цьому зникає необхідність у руйнуванні об'єкта досліджень. Також кількість спожитого кисню відображає ступінь деструкції органічної речовини, тобто є важливим показником участі організмів у процесах самоочищення водойм [88]. Однак питання щодо комплексного впливу паразитів на споживання кисню гідробіонтами донині повністю не з'ясоване.

Дослідженням інтенсивності обміну молюсків передувало визначення оптимального діапазону мас молюсків (від 3 до 4,5 г) та часу експозиції (2,5 години), при якому не спостерігали зменшення вмісту кисню у воді дослідних ємностей більше ніж на 20%. В інших випадках зниження швидкості споживання кисню тваринами може бути обумовлено їх кисневим голодуванням [3]. Результати дослідження свідчили, що швидкість споживання кисню молюсками закономірно зростала зі збільшенням маси молюсків (рис. 5.1). Подібну залежність спостерігали і за підвищеної температури (28°C), проте швидкість споживання кисню значно зростала порівняно з контролем (рис. 5.2).

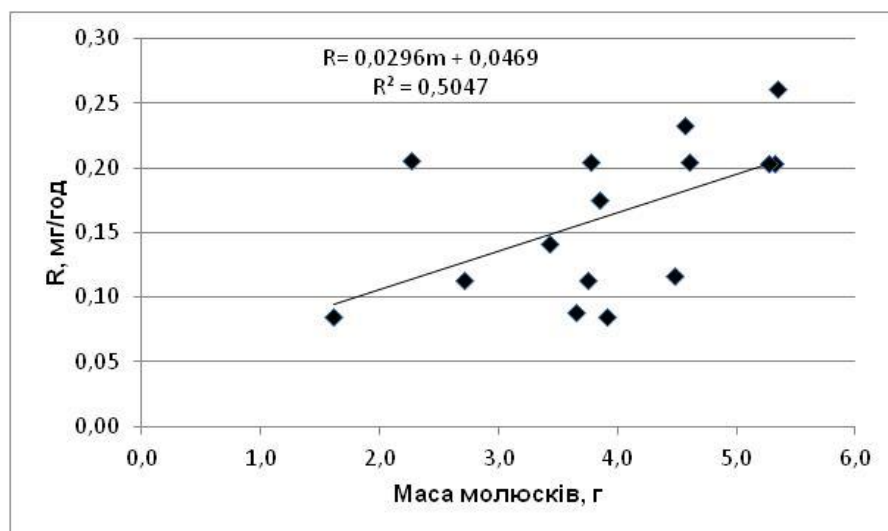


Рис. 5.1. Швидкість споживання кисню (R) молюсками *V. viviparus* (контроль – 22°C).

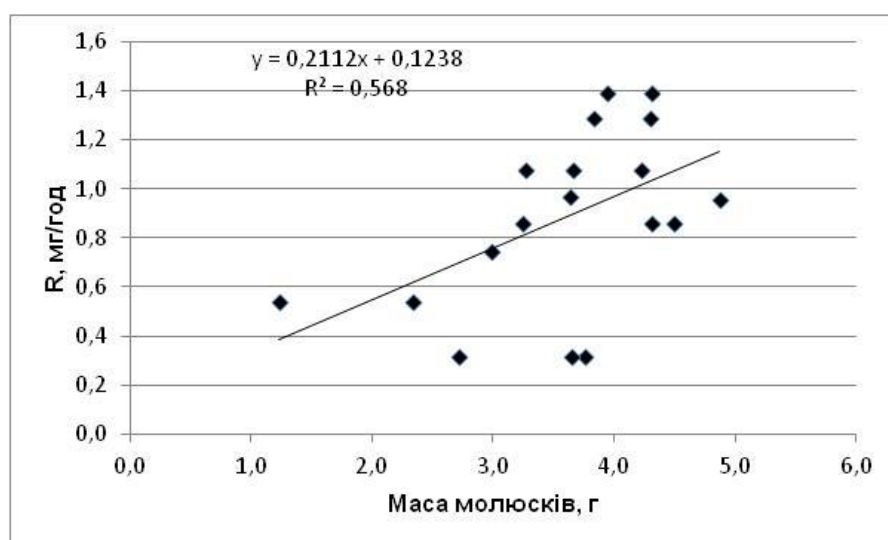


Рис. 5.2. Швидкість споживання кисню (R) молюсками *V. viviparus* (температура – 28°C).

Подібне зростання швидкості споживання кисню відображає закономірне зростання обміну речовин із підвищенням температури водного середовища [3].

Оскільки наші дослідження не охопили увесь діапазон мас, характерних для молюсків *V. viviparus*, для виявлення відмінностей в обмінних процесах було використано показник інтенсивності обміну (q), який у дослідженому діапазоні мас вірогідно не змінювався.

Паразитологічний розтин молюсків, здійснений в ході досліджень, дав змогу встановити показники інвазії різними видами та стадіями розвитку трематод – ЕІ та ІІ (рис. 5.3). В результаті цього було з'ясовано, що показники та вид інвазії пов'язані зі швидкістю споживання кисню та інтенсивністю обміну молюсків.

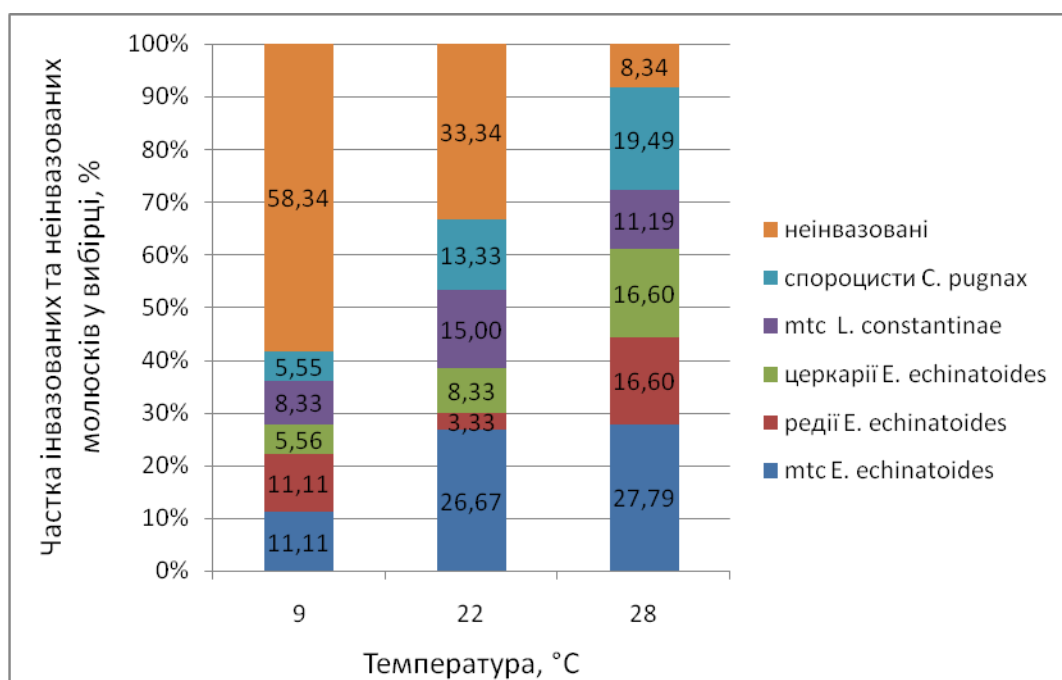


Рис. 5.3. Показники інвазії молюсків *V. viviparus* різними видами та стадіями розвитку трематод за різної температури водного середовища

Примітки: 9°C – температура у водоймі, при якій був відібраний матеріал з подальшим паразитологічним розтином.

За умов підвищеної температури (28°C) відзначали зниження величин ІІ церкаріями *N. echinatoides* на 59,4% порівняно з контролем (22°C).

Отримані результати свідчать передусім про те, що підвищена температура водного середовища негативно впливала на високозаражених молюсків (зумовлювала їх елімінацію), а також зменшувала чисельність паразитичних організмів (ІІ) в результаті прискореного дозрівання стадій розвитку трематод (редій та церкарій). Останнє може бути специфічним захисним механізмом реакції на несприятливі умови й адаптації до

підвищеного навантаження на організм хазяїна [96]. Підвищена температура водного середовища перевищувала субоптимальну температуру для молюсків (26°C), що негативно позначалося на їх симбіозах. Це відображалось у більших на 67,5% значеннях інтенсивності зараження метацеркаріями *N. echinatoides* порівняно з контролем. Цей факт відзначили також інші вчені [30].

Про вплив підвищеної температури на партеніти та личинки трематод молюска *V. viviparus* вказувало те, на якій стадії розвитку вони перебували (співвідношення материнських та дочірніх редій *N. echinatoides*), а також ступінь зрілості церкарій трематод *N. echinatoides*, спороцист і церкарій *C. pugnax*.

При попередньому паразитологічному розтині (9°C) молюсків, крім материнських редій, було виявлено дочірні редії (близько 20%), а також 100% нерозвинених церкарій *N. echinatoides* (були в редіях і очевидно висипались під час розтину молюсків) та 100% нерозвинених спороцист *C. pugnax*. У контрольному варіанті спостерігали 30% нерозвинених церкарій *N. echinatoides* та відсутність дочірніх редій, розвинені спороцисти та активні церкарії *C. pugnax*. За підвищеної температури реєстрували материнські дозрілі редії *N. echinatoides* з розвиненими церкаріями та активні церкарії поза тілом редії, малу кількість спороцист *C. pugnax* та відсутність церкарій. Хоча при розтині мертвих молюсків з акваріума з підвищеною температурою відзначали пусті та частково денатуровані редії *N. echinatoides*.

Аналіз паразитологічного розтину показав опосередкований вплив температурного чинника через організм хазяїна на прискорений розвиток стадій трематод (а саме прискорення дозрівання церкарій всередині редій та їх вихід спочатку з самих редій, і в подальшому вихід з молюска в навколишнє середовище), що відображається на їх чисельності.

Молюски з «високою» інтенсивністю інвазії, в основному церкаріями та спороцистами *C. pugnax*, переважно гинули під час експозиції. Їх

паразитологічний розтин проводили посмертно. За нашими спостереженнями гинули саме ті молюски, в яких гепатоцити повністю були замінені клітинами паразитів, а саме спороцистами трематоди *C. pudax*, які й визначали адаптацію організму хазяїна до підвищеної температури.

Молюски були поділені за величиною інтенсивності зараження на 3 групи інвазії: 1 – неінвазовані молюски, 2 – з низькою інтенсивністю інвазії (на 98% метацеркаріями гр. *Echinostomatidae*), 3 – середньоінвазовані у співвідношенні 1:1 mtc гр. *Echinostomatidae* та редій *N. echinatoides* (див. розділ 2).

Варто зауважити, що у групу з «низькою» інвазією входили метацеркарії *L. constantiae*, вплив яких на організм хазяїна до кінця не з'ясований. До групи із «середніми» значеннями інвазії відносились молюски заражені на 48,1% редіями *N. echinatoides*, які впливають безпосередньо на організм молюска за рахунок наявності у них травної системи [225].

У результаті проведених експериментів (три серії) було виявлено зростання досліджуваних показників швидкості споживання кисню та інтенсивності обміну молюсків *V. viviparus* залежно від температури водного середовища та від інтенсивності зараження трематодами молюсків [70].

При дослідженні швидкості споживання кисню інвазованими та неінвазованими молюсками *V. viviparus* отримані за контрольної температури результати збігаються з даними літературних джерел [19, 30, 123]. У контролі швидкість споживання кисню (R) молюсками була прямопропорційно вищою при більших значеннях інтенсивності зараження паразитами (рис. 5.4): вищі величини R на 47,4% були в 2-й групі інвазії та на 62,2% в 3-й групі інвазії порівняно з незараженими особинами. За вищої температури води R у групі молюсків з «низьким» рівнем інвазії була вищою на 26,4%, а в групі з «середньою» інвазією на 48,1% порівняно з незараженими особинами за цієї ж температури.

За контрольної температури водного середовища інтенсивність обміну (q) молюсків була вірогідно вищою зі зростанням рівня інтенсивності

зараження паразитами: в групі з «низькою» інвазією на 14,7% і на 26,2% в групі з «середнім» ступенем інвазії порівняно з молюсками вільними від паразитів за аналогічної температури (рис. 5.5).

За підвищеної температури значення цих показників були суттєво вищими порівняно з контролем. Інші дослідники при температурі 30°C виявили один з найвищих показників швидкості фільтрації у живородок *V. contectus*, тоді як її суттєве зменшення відзначали при 35°C [134]. Згідно з отриманими результатами *R* неінвазованими молюсками була на 77,0% вищою порівняно з аналогічною групою молюсків у контролі. *R* в групі молюсків із «низькою» *П* паразитами спостерігали більшою на 51,7% та на 61,8% в групі з «середнім» ступенем *П* порівняно з величинами цього показника в аналогічних групах за контрольної температури.

За вищої температури *q* неінвазованих молюсків спостерігали на 30,3% більшою порівняно з нижчою температурою. *q* молюсків у групі з «низьким» ступенем інвазії трематодами відзначали вищою на 71,6% та з максимальною різницею на 108,3% у групі із «середнім» ступенем інвазії порівняно з аналогічними групами за контрольної температури.

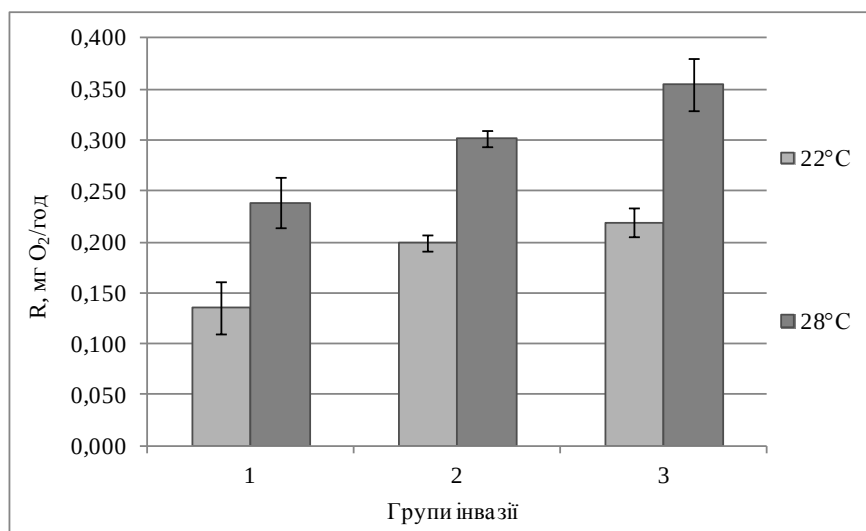


Рис. 5.4. Залежність швидкості споживання кисню (*R*) молюсками *V. viviparus* від *П* трематодами за різної температури водного середовища ($M \pm m$; $n = 5$; $p \geq 0.95$).

Примітки: на осі x – групи молюсків розподілених за ступенем II трематодами; на осі y – швидкість споживання кисню молюсками, в $\text{мг O}_2/\text{год}$.

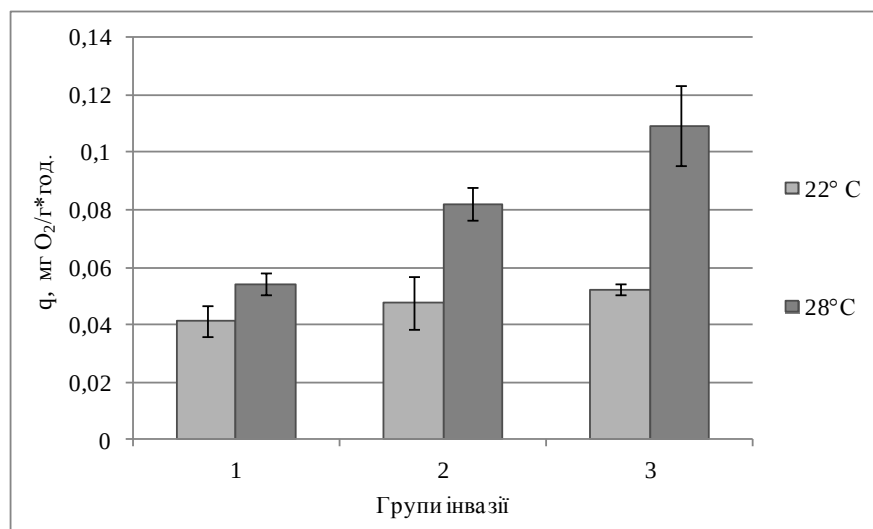


Рис. 5.5. Залежність інтенсивності обміну молюсків *V. viviparus* від II трематодами за різної температури водного середовища ($M \pm m$; $n = 5$; $p \geq 0.95$).

Примітки: на осі x – групи молюсків розподілених за ступенем II трематодами; на осі y – інтенсивність обміну молюсків, в $\text{мг O}_2/\text{г}\cdot\text{год}$.

Таким чином, нами встановлено, що паразитування партеніт трематод у гепатопанкреасі молюсків *V. viviparus* здатне призводити до зростання інтенсивності обміну речовин, про що свідчить підвищення інтенсивності споживання кисню молюсками.

Зростання температури водного середовища призводило до підвищення інтенсивності обміну, із збільшенням інтенсивності інвазії молюсків трематодами спостерігали більш суттєве порівняно з неінвазованими молюсками зростання інтенсивності споживання кисню.

Червоногі молюски є численними представниками водної біоти, а трематоди, які в них паразитують, – широко розповсюджені і зустрічаються зі значними показниками інвазії в різноманітних водних об'єктах [45, 54, 73, 116, 117, 120, 143, 145, 159]. Виявлені зміни інтенсивності обміну речовин молюсків під впливом трематод свідчать про необхідність врахування цього

індукованого паразитами впливу в розрахунках енергетичного балансу екосистем та їх продукційно-деструкційних характеристик.

5.2. Вплив трематодної інвазії на вміст загального білка та активність сукцинатдегідрогенази в гепатопанкреасі молюсків *Viviparus viviparus* за різної температури водного середовища

В основі здатності організмів існувати в певному діапазоні чинників середовища лежить сукупність адаптивних реакцій (поведінкових, фізіологічних, біохімічних), що регулюють гомеостаз і спрямовані на підтримання динамічної рівноваги з навколишнім середовищем [139]. А сама здатність видів здійснювати одні і ті ж основні функції з майже однаковою інтенсивністю в різних умовах існування залежить від глибоких біохімічних відмінностей – кожний вид проявляє на цьому рівні специфічну адаптацію до відповідного середовища. Так, саме фізіолого-біохімічна адаптація є основою, яка визначає можливість існування гідробіонтів різних таксономічних груп в умовах кліматичних змін різних за тривалістю та масштабом [31].

За сучасними уявленнями основним механізмом регуляції метаболічних процесів є регуляція типу й інтенсивності ферментативних функцій, яка здійснюється двома шляхами: зміною кількості ферментів і (або) регулюванням їх активності, що забезпечує нормальний хід метаболізму. Причому питомий внесок кожного з цих механізмів біохімічної адаптації в розвитку трьох часових форм температурних ефектів (негайного, сповільненого та тривалого) неоднаковий. Якісна стратегія (зміна набору ферментів, поява нових ізоферментів) проявляється за тривалої зміни температурного чинника, який діє протягом кількох поколінь, що призводить до відбору особин, які пристосовані до нових умов існування (філогенетична адаптація). Інші стратегії адаптації до зміни температурного чинника у більшій мірі використовуються для підтримки гомеостазу організму.

Зміна кількості ферментів має як позитивні, так і негативні прояви. Вона у більшій мірі використовується при поступовій та тривалій зміні температури. Кількісна стратегія адаптації значно поступається модуляційній. Якщо ефект першого механізму проявляється через декілька годин та діб, то механізм першого – практично миттєво (секунди або хвилини).

Різні ферменти гліколізу, пентодного шунту, циклу трикарбонових кислот, окиснення ліпідів і переносу електронів володіють вираженою здатністю змінювати активність при температурній адаптації. – не вистачає якогось вступу, можете модифікувати та додайте посилання.

Енергетичний статус організму молюсків у нормі забезпечується шляхом тканинного та метаболічного перерозподілу, підтримання співвідношення інтенсивності процесів утилізації, перерозподілу й синтезу резервних енергетичних компонентів клітин у гепатопанкреасі, в органі який відповідає за метаболічну активність [63]. Особливим чинником, дія якого позначається як на ефективності екологічних функцій, так і на перебігу адаптивних процесів у молюсків, є трематодна інвазія. Відомо, що трематодна інвазія спричиняє у молюсків різні морфо-фізіологічні зміни, насамперед у заражених органах, що позначається на їхньому метаболізмі та фізіолого-біохімічному статусі організму молюсків загалом [30, 63].

На зразках гепатопанкреасів молюсків *V. viviparus*, розділених за критерієм інтенсивності зараження та видом трематод на 4 групи інвазії (див. розділ 2) було проведено біохімічний аналіз вмісту загального білка та активності СДГ [201].

У результаті проведених досліджень встановлено, що вміст загального білка і активність СДГ в гепатопанкреасі молюсків залежить від інтенсивності трематодної інвазії (рис. 5.6, рис. 5.7).

Так, при «низькій» II молюсків (2-га група) в гепатопанкреасі спостерігали зниження вмісту загального білка на 11,67% порівняно з контролем (1-ша група). Зі збільшенням ступеня трематодної інвазії молюсків у

гепатопанкреасі (група 3 і 4) посилювалося зниження вмісту загального білка порівняно з контролем. Найбільше зниження величини цього показника (на 36,0%) відмічено в гепатопанкреасі молюсків при «високому» ступені інвазії. Цей факт свідчить про те, що трематодна інвазія молюсків викликає зменшення синтезу білка в гепатопанкреасі, що в кінцевому підсумку може призвести до їх загибелі.

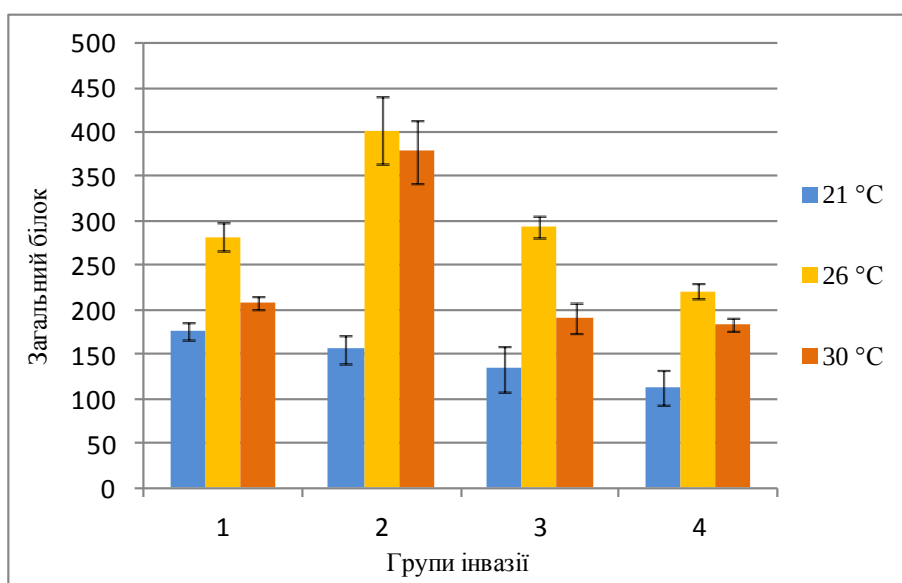


Рис. 5.6. Вміст загального білка (мг/г) в гепатопанкреасі молюсків за різної інтенсивності зараження трематодами ($M \pm m$; $n = 5$; $p \geq 0.95$)

На відміну від загального білка, II трематодами підвищувала активність СДГ в гепатопанкреасі молюсків порівняно з контролем. Слід зазначити, що зі зростанням II паразитами від «низької» до «середньої» і особливо «високої» (група 2, 3 і 4) активність цього ферменту була значно вищою відповідно на 11,8%; 40,5 і 77,2% відносно контролю. На підставі таких змін активності СДГ у гепатопанкреасі можна дійти висновку, що II молюсків трематодами сприяє перетворенню сукцинату (бурштинової кислоти) в фумарат (фумарову кислоту).

Оскільки СДГ є ключовим ферментом циклу Кребса, то підвищення активності досліджуваного ферменту в гепатопанкреасі заражених молюсків посилює інтенсивність функціонування цього циклу, що сприяє генеруванню енергії для процесів адаптації організму хазяїна до таких умов.

Необхідно наголосити, що інша картина змін значень досліджуваних показників була відзначена в гепатопанкреасі інвазованих молюсків за різної температури водного середовища. Температура водного середовища компенсує негативний вплив трематодної інвазії молюсків на рівень загального білка в гепатопанкреасі. Так, за підвищеної температури води (26°C і 30°C) в гепатопанкреасі молюсків із «низькою» інтенсивністю зараження було відмічено значно вищі величини вмісту загального білка (відповідно в 2,3 і 2,1 рази) порівняно з неінвазованими молюсками за контрольної температури. У гепатопанкреасі молюсків із «середньою» інтенсивністю зараження рівень загального білка також був вищим (відповідно на 120,0 і 42,8%) за підвищеної температури водного середовища (26°C і 30°C), однак відсоток збільшення був дещо меншим, ніж при «низькій» інтенсивності інвазії трематодами.

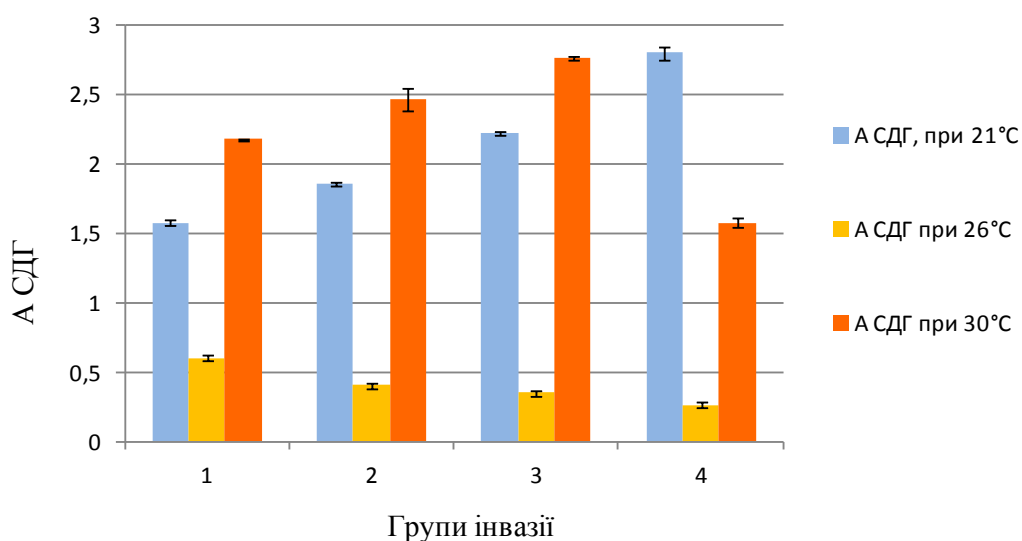


Рис. 5.7. Активність СДГ (нмоль/мг·білка·хв.) в гепатопанкреасі інвазованих та вільних від інвазії трематодами молюсків при різних температурах водного середовища ($M \pm m$; $n = 5$; $p \geq 0.95$)

Примітки: А – активність ферменту СДГ

Така картина змін величини досліджуваного показника була відмічена в гепатопанкреасі молюсків з «високою» інтенсивністю зараження за 26°C і 30°C. При цьому кількість загального білка в гепатопанкреасі молюсків з

«високим» ступенем інвазії була вищою на 95,7% при температурі водного середовища 26°C, а при температурі 30°C – на 62,69%.

Аналізуючи отримані результати, можна помітити, що різний ступінь трематодної інвазії по-різному впливав на рівень загального білка в гепатопанкреасі при адаптації до різних температурних режимів. При температурі водного середовища 26°C рівень загального білка в гепатопанкреасі молюсків усіх ступенів трематодної інвазії був найвищим порівняно з іншими температурами, а максимальним – при «низькій» інтенсивності інвазії за 26°C. Звідси випливає, що така температура водного середовища є найсприятливішою для життєдіяльності молюсків і посилює біосинтез білка в гепатопанкреасі молюсків з різною інтенсивністю зараження трематодами. Про це свідчать результати наших досліджень.

Що ж до СДГ, то її активність у гепатопанкреасі молюсків із «низьким», «середнім» та «високим» ступенем трематодної інвазії була нижчою за підвищеної температури водного середовища (26°C) відповідно на 78,0; 84,2 і 90,7%. Таким чином, пригнічення при температурі водного середовища 26°C активності СДГ в гепатопанкреасі молюсків залежить від ступеня їх трематодної інвазії. На підставі отриманих результатів досліджень можна зробити висновок, що за таких умов інгібується реакція перетворення сукцинату в фумарат у гепатопанкреасі молюсків. Тобто гальмується функціонування циклу Кребса, що може призвести, як показали деякі автори [139, 207, 227], до накопичення в тканинах молюсків сукцинату, який в анаеробних умовах дає мітохондріям змогу зберегти метаболічну активність до моменту відновлення дихання [64]. Менші значення активності СДГ за більших величин вмісту загального білка при 26°C можуть опосередковано свідчити про температурний оптимум молюсків, встановлений іншими дослідниками [134] за енергетично вигідним зменшенням рухової та фільтраційної активності, швидкості обмінних процесів.

Водночас за підвищеної температури водного середовища (30°C) активність СДГ у гепатопанкреасі молюсків із «низьким» та «середнім» ступенем трематодної інвазії була значно вищою – на 32,8 і 24,3% відповідно. Цей факт свідчить про те, що за таких умов активується реакція перетворення сукцинату в фумарат у гепатопанкреасі молюсків і тим самим посилюється функціонування циклу Кребса.

Необхідно зауважити, що на відміну від молюсків із «низьким» та «середнім» ступенем трематодної інвазії, в особин з «високою» ІІ за підвищеної температури водного середовища (30°C) значення активності досліджуваного ферменту в гепатопанкреасі були нижчими (на 43,6%). На підставі отриманих результатів досліджень можна зробити висновок про те, що такі умови є несприятливими для життєдіяльності молюсків.

Під час проведення експерименту були зафіксовані зміни в поведінці молюсків при збільшенні температури: вони ізолювалися від впливів, закриваючи кришечкою устя черепашки. Це універсальний механізм адаптації молюсків саме підкласу *Prosobranchia* до різних умов середовища [27]. Варто зазначити, що при проходженні аклімаційного періоду (14 діб) до 26°C молюски активно рухались; після його закінчення активність була значно нижчою та близькою до особин із контрольної групи. На завершення ж експерименту у більшості молюсків устя черепашки були закриті кришечкою. При проходженні аклімаційного періоду до 30°C молюски зберігали активність. На початку та під час експерименту молюски частково закривали кришечкою устя черепашки. На кінець дослідів здатність молюсків до закриття кришечкою устя черепашки була порушена. У літературних джерелах знаходимо відомості про негативний вплив паразитів на резистентність молюсків, який пов'язаний із порушенням здатності заражених молюсків закривати кришечкою устя черепашки. На це вказувала, зокрема, підвищена швидкість втрати солей у заражених гідробій порівняно з незараженими особинами [13, 27].

У ході досліджень спостережено збільшення вмісту загального білка в гепатопанкреасі молюсків при підвищеній температурі середовища в усіх групах зараження порівняно з контролем; найбільш вираженим цей вміст білка був у другій групі інвазії («низька» II), для якої характерні метацеркарії трематод *N. echinatoides* і *L. constantinae*. Аналіз даних з літературних джерел показав, що хоча метацеркарії не харчуються, вони все ж таки впливають на організм молюска [30, 188, 189, 210].

Відомо, що в процесі міграції личинки трематод можуть викликати важкі ураження і навіть загибель хазяїна [30, 32]. Максимальне збільшення вмісту загального білка в другій групі з «низькою» II може бути компенсаторною реакцією організму хазяїна на вплив метацеркарій трематод і наслідком прискореного метаболізму в результаті підвищеної температури.

Довготривалі механізми адаптації завжди співпражені зі збільшенням маси активнофункціонуючих структур та з переходом організму на новий рівень гомеостазу [98]. Як показали дослідження, середній і високий рівень інвазії призводить до ослаблення захисних функцій організму хазяїна і негативно впливає на підтримування гомеостазу всередині системи. З огляду на вплив підвищеної температури його реакція буде ще більш неоднозначною.

Отримані результати та аналіз літературних джерел показали оберненопропорційну залежність вмісту загального білка в тканинах молюсків від величини інтенсивності зараження. Оскільки саме білок тканин водних організмів є найбільш стабільною основою їх тіла, то зменшення його вмісту призводить до зниження загальної резистентності організму [19, 74]. На тлі глобального потепління залишається актуальним питання зміни величини цього показника під впливом температури. Так, наші дослідження показали, що за підвищеної температури (26°C) і «високої» інвазії, а в разі 30°C і в групі

з «середньою » II відзначали більш високий вміст загального білка в гепатопанкреасі молюсків.

Оскільки молюски самі сильно залежать від температури, то і партеніти значною мірою схильні до впливу з боку середовища другого порядку (зовнішні умови). Межі коливання температури, оптимальної для хазяїна, зазвичай є оптимальними і для паразита. Розбіжність температурних адаптацій найчастіше спостерігається при значних відхиленнях від оптимуму в ту чи іншу сторону. У результаті впливу паразитів може змінюватися інтенсивність обміну речовин хазяїна. Молюски, подібно до інших екзотермних організмів, віддають у зовнішнє середовище тепло, яке утворюється в процесі їх життєдіяльності. Одночасно з тепловіддачею у заражених молюсків знижується поглинання мінерального фосфору і спостерігається тенденція до підвищеного споживання кисню, в результаті чого посилюється інтенсивність обміну речовин [30].

Аналіз експериментальних результатів показав, що за підвищеної температури водного середовища (30°C) активність ферменту СДГ була вищою; однак після того, як температура перевищила оптимальну величину, теплове інгібування почало переважати над активацією. Так, відомо, що при цьому відбувається зміна стану ліпідів, у результаті чого зростає проникність клітинних мембран [102]. Крім того, підвищення інтенсивності зараження партенітами трематод, які живляться за рахунок організму хазяїна, також призводить до прискорення інтенсивності обміну речовин. Проведені дослідження показали, що при «середній» II трематодами (до 11,5 тис. екз./особину) і в умовах підвищеної температури активність СДГ була вищою порівняно з контролем та іншими варіантами температурного режиму, що свідчить про посилення інтенсивності перетворення сукцинату на фумарат. Тоді як сумарна дія підвищеної температури (30°C) та високої інтенсивності зараження (саме трематодами *S. pugnax* з інтенсивності інвазії до 165

тис. екз./особину) призводила до зниження активності СДГ в 1,4 раза порівняно з незараженими особинами при 30°C. При цьому порушувалось нормальне функціонування циклу Кребса, що призводить до зменшення енергозабезпечення організму хазяїна. Так відомо, що при дуже високих температурах відбувається денатурація білків, пошкоджені клітини починають виділяти токсичні речовини [4].

УЗАГАЛЬНЕННЯ

Отже, антропогенне підвищення температури водного середовища впливає на симбіоценози молюсків, які утворені різними видами симбіонтів, і проявляється на різних рівнях організації живого (рис. 5.8):

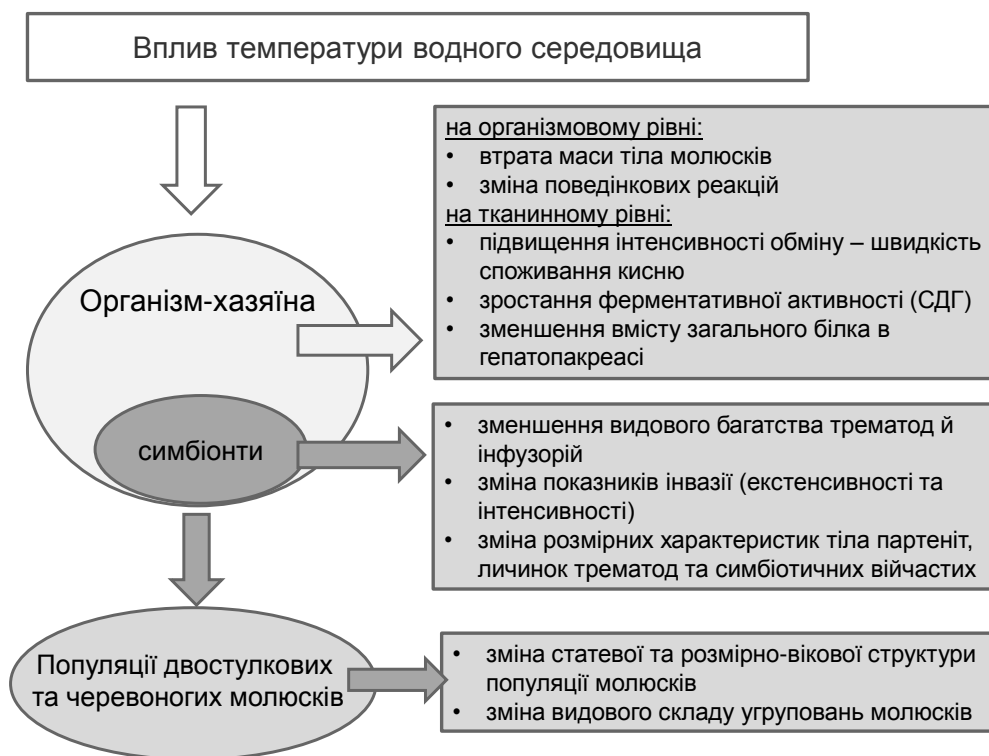


Рис. 5.8. Схема різномірного впливу підвищення температури на симбіоценоз молюска

На тканинному рівні сукупний вплив температури та трематодної інвазії викликає зміну біохімічних показників молюска хазяїна: підвищення інтенсивності обміну, зростання активності ферментів енергетичного обміну (зокрема, СДГ), зменшення вмісту загального білка в гепатопанкреасі молюсків. При підвищенні температури спостерігали вищу на 58% швидкість споживання кисню молюсками *V. viviparus* в середньому за групами інвазії. Вміст загального білка та активність СДГ в гепатопанкреасі молюсків також залежала від інтенсивності трематодної інвазії. На тлі зменшення вмісту білка у тканинах, підвищення температури водного середовища (30°C) активувала метаболічні процеси. Також "середня" інтенсивність зараження

трематодами підвищувала активність СДГ в гепатопанкреасі молюсків у 1,8 раза порівняно з контролем (неінвазовані молюски за 21°C).

На організмовому рівні вплив температури виражається у втраті маси організму хазяїна, а також у зміні поведінкових реакцій молюсків (активність переміщення по субстрату, закривання черепашки). Експериментально виявлено більшу втрату маси інвазованих молюсків порівняно з неінвазованими. Втрата маси у заражених молюсків під дією підвищених температур (26°, 30°C) була суттєво вища (в 11,5 разів) відносно незаражених особин за аналогічних умов. Це можна пояснити тим, що заражений трематодами молюск витрачає суттєво більше енергії для підтримання своєї життєдіяльності. Висока інтенсивність зараження молюсків трематодами, які містять у своєму життєвому циклі спороцисти, що не мають власної травної системи та засвоюють поживні речовини всією поверхнею тіла, більш вагомо знижувала резистентність молюска-хазяїна до антропогенного підвищення температури води.

Своєю чергою, антропогенне зростання температури впливає на симбіонтів через організм хазяїна і призводить до зменшення видового багатства трематод та інфузорій, показників інвазії, а також до змін лінійних розмірів та конфігурації органів деяких одноклітинних та багатоклітинних симбіонтів. Виявлено зміни у структурі угруповань мезобіонтних інфузорій перлівницевих: при підвищенні температури зі складу угруповань практично зникли війчасті виду *Conchophthirus curtus*. Індукована температурою мінливість інфузорій *C. acuminatus* спостерігалась як в експерименті, так і в природних водоймах (популяції з озер Гоцлавське і Понтновське порівняно з оз. Гопло Конінської системи, Польща). Дослідження розмірних характеристик симбіонтів показало відмінності також і серед багатоклітинних організмів: поширені паразити перлівницевих – черви *A. conchicola* за температури 32°C у водоймі-охолоджувачі ХАЕС були ширші на 16,2%, порівняно з контрольними біотопами у цей самий сезон (Канівське водосховище – 21°C).

Як наслідок, вплив антропогенного підвищення температури на симбіотичне угруповання молюсків та їх симбіонтів призводить до зміни його структури, через перебудову популяційних складових.

Отримані нами результати свідчать, що комплексні гідробіологічні та екологічні дослідження повинні враховувати паразитарний чинник. Різна якісна (таксономічний склад) та кількісна (показники інвазії) структури симбіоценозів модифікує вплив абіотичних чинників, зокрема температури водного середовища, на організм гідробіонтів, їхні популяції та угруповання.

ВИСНОВКИ

1. Підвищена температура як один із провідних екологічних чинників водного середовища спричиняє окрему і сукупну реакцію елементів симбіотичного угруповання через зміни його структурно-функціональної організації.

2. Виявлено статистично вірогідні відмінності приросту маси молюсків за різного температурного режиму та характеру інвазії трематодами. Найменшим приростом маси в експерименті характеризувалися *Viviparus viviparus* за температури 30°C (у середньому в 22 рази менше порівняно з контролем), коли геміпопуляції трематод були представлені переважно спороцистами *Cercaria pugnax*, які активно продукують зрілі церкарії.

3. Підвищення температури води викликає перебудову у структурі симбіозценозів молюсків за рахунок зменшення чисельності чутливих видів симбіонтів (інфузорії *Conchophthirus curtus* – у симбіозценозах перлівницевих, трематоди *Neoacanthoparyphium echinatoides* та *Cercaria pugnax* – у *Viviparus viviparus*).

4. Експериментальні дослідження виявили зміни в структурі популяції та виникнення міжпопуляційної мінливості симбіонтів молюсків, які можна пов'язати із різними температурними преференціями певних видів. У інфузорій *Conchophthirus anodontae* підвищення температури водного середовища до 28°C призводить до зростання частки особини малого розміру (на 12,4%, порівняно з контролем); у трематод *C. pugnax* – зростання розмірів спороцист за 26,4°C ($p \geq 0,999$).

5. У водоймах-охолоджувачах енергетичних водних об'єктів зростання температури водного середовища індукувало міжпопуляційну мінливість меристичних ознак як одноклітинних (інфузорії роду *Conchophthirus*), так і багатоклітинних (трематода *Aspidogaster conchicola*) симбіонтів.

6. Перебудови у структурі симбіоценозів молюсків викликають зміни їхніх функціональних характеристик. За дії підвищеної температури (28°C) виявлено зростання швидкості споживання кисню незараженими особинами *V. viviparus* в 1,8 раза, в заражених редіями та метацеркаріями *N. echinatooides* швидкість споживання кисню зростає у 2,4 раза порівняно з контролем.

7. Виявлено вірогідну зміну активності сукцинатдегідрогенази та вмісту загального білка в гепатопанкреасі молюсків за дії підвищеної температури та зростання ступеня інвазії паразитами. Сукупна дія підвищеної температури (30°C) та паразитування трематод (висока інтенсивність інвазії трематодами *S. rugna* – до 165 тис. екз./особину) призводила зниження активності сукцинатдегідрогенази в 1,4 раза, порівняно з незараженими особинами.

8. У водоймах-охолоджувачах енергетичних станцій в умовах підвищеної температури водного середовища спостерігався бідніший видовий склад симбіоценозів молюсків порівняно з природними водними об'єктами. Показники інвазії різними групами симбіонтів, а також структура їхніх популяцій також істотно відрізнялися.

9. Підвищення температури водного середовища викликає зміну структури симбіоценозів молюсків за рахунок існування адаптаційних перебудов в організмі хазяїв та симбіонтів, що проявляється у зміні активності СДГ, швидкості споживання кисню, виникненні міжпопуляційної мінливості, елімінації симбіонтів та хазяїв.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Аванесян А. В. Влияние защитных реакций моллюсков на развитие партенит трематод: На примере семейства *Echinostomatidae* : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.08 "зоология" / Аванесян А. В., 2002. – 22 с.
2. Аванесян А. В. Экологическая роль паразитов в водной экосистеме / А. В. Аванесян. // тез. докл. II Междунар. конф. «Разнообразие беспозвоночных животных на Севере», (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 17–22 марта 2003 г.). – 2003. – С. 11–12.
3. Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков / А. Ф. Алимов. – Л.: Наука, 1981. – 248 с. – (Тр. Зоол. ин-та АН СССР).
4. Арсан О. М. Особенности функционирования основных механизмов энергообеспечения процессов акклиматизации рыб к абиотическим факторам водной среды : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня докт. біол. наук : спец. 03.00.18 "гідробіологія" / Арсан О. М. – М., 1987. – 37 с.
5. Атаев Г. Л. Влияние температуры на развитие и биологию редий и церкарий *Philophthalmus rhionica* (Trematoda) / Г. Л. Атаев. // Паразитология. – 1991. – Т. 25. – Вып. 4. – С. 349–359.
6. Атаев Г. Л. Динамика зараженности *Bithynia tentaculata* (Gastropoda: Prosobranchia) трематодами / Г. Л. Атаев, Е. В. Козминский, А. А. Добровольский // Паразитология. - 2002. – Т. 36. – Вып. 3. – С. 203–218.
7. Афанасьев С. А. Санитарно-гидробиологическое состояние озер и заливов жилого массива Оболонь г. Киева / [С. А. Афанасьев, М. П. Колесник, Т. В. Давиденко и др.] // Гидроэкологические проблемы внутренних водоемов Украины. – Киев: Наук. думка, 1991. – С. 98–109.

8. Афанасьев С. А. Характеристика гидробиологического состояния разнотипных водоемов города Киева / С. А. Афанасьев // Вестник экологии. – 1996. – №1, 2. – С. 112–118.
9. Беклемишев В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии / Беклемишев В.Н. – М.: Наука, 1970. – 502с.
10. Беэр С. А. Паразитизм и проблема биоразнообразия / С. А. Беэр. // Теоретические и прикладные проблемы паразитологии: Тр. Ин-та паразитологии. – 2002. – Т. 43. – С. 25–36.
11. Беэр С.А. 2004. Теоретическая паразитология, как её понимать, что входит в её задачи? / С. А. Беэр. // Современные проблемы зоологии, экологии и паразитологии. Мат. I и II международных чтений памяти и 85-летия С.С. Шульмана. – К.: КГТУ. – С. 45–66.
12. Бедова П. В. Состояние популяции живородки речной *Viiparus viviparus* L (Mollusca, Gastropoda) реки Малая Кокшата / В. П. Бедова // Journal of Siberian Federal University. Biology. – 2010. – 3. – С. 335–341.
13. Бергер В. Я. Влияние зараженности *Hydrobia ulvae* личинками трематод на устойчивость ее к обсыханию и опреснению / В. Я. Бергер, А. П. Кондратенков. // Паразитология. – 1974. – Т. 8. - Вып. 6. – С. 563–564.
14. Бергер В. Я. Воздействие паразитов на адаптации хозяина к абиотическим факторам среды: паразито-хозяинная система партениты трематод – моллюски / В. Я. Бергер, К. В. Галактионов, В. В. Прокофьев // Паразитология. – 2001. – Т. 35. - №3. – С. 192–199.
15. Биоиндикация экологического состояния водоемов в черте г. Киева / [В. Д. Романенко, А. В. Ляшенко, С.А. Афанасьев и др.] // Гидробиологический журнал. – 2010. – Том 46. – №2. – С. 3–25.
16. Биоразнообразие и качество среды антропогенно измененных гидроэкосистем Украины / [Харченко Т.А., Протасов А.А., Ляшенко А.В. и др.] – К.: Институт гидробиологии НАН Украины – 2005. – 314 с.

- 17.Брянцева Ю. В. Расчет объемов клеток микроводорослей и планктонных инфузорий Черного моря / Ю. В. Брянцева, А. В. Курилов. – Севастополь: ИнБЮМ. – 2003. – 20 с.
- 18.Веселов Е. А. Методы изучения газообмена рыб и водных беспозвоночных / Е. А. Веселов // Жизнь пресных вод СССР / Е. А. Веселов. – М., 1959. – (Л.). – С. 79–124.
- 19.Влияние паразитов на организм рыб / О. Н.Давыдов, С. И. Неборачек, Л. Я. Куровская, В. Н. Лысенко // Экология паразитов водоемов Украины / О. Н.Давыдов, С. И. Неборачек, Л. Я. Куровская, В. Н. Лысенко. – К.: Вестник зоологии, 2011. – С. 125–198.
20. Влияние дополнительного тепла. Рыбы / В. К. Голованов // Экологические проблемы Верхней Волги. Гл. 9. Биологические последствия антропогенного воздействия. Изменения структурно-функциональных характеристик биологических сообществ. – Ярославль: Изд-во ЯрГТУ, 2001. – С. 295–302.
- 21.Водоем-охладитель Ладыжинской ГРЭС – К.: Наук. думка, 1978. – 132 с.
- 22.Гаевская А. В. Проблемы морской паразитологии Азово-Черноморского бассейна. Концептуальный подход / А. В. Гаевская, В. К. Мачкевский // Экология моря. – 2001. – Вып. 57. – С. 36–43.
23. Галактионов К. В. Зараженность самцов и самок моллюсков рода *Littorina* (Gastropoda: Prosobranchia) партенитами трематод на побережье Баренцева моря / К. В. Галактионов // Паразитология. - 1985. – Т. 19. – Вып. 3. – С. 213–219.
24. Галактионов К. В. Гермафродитное поколение трематод / К. В. Галактионов, А. А. Добровольский. – Л.: Наука, 1987. – 192 с.
25. Галактионов К. В. Сезонная динамика возрастного состава гемипопуляций дочерних спороцист микрофаллид группы *Pugmaes* (Trematoda: Microphallidae) в литоральных моллюсках *Littorina saxatilis* Баренцева моря / К. В. Галактионов // Паразитология. – 1992. –Т. 26. - №6. – С. 462–468.

26. Галактионов К. В. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод [Электронный ресурс] / К. В. Галактионов, А. А. Добровольский // Наука. – 1998. – Режим доступа до ресурсу: ISBN: 5-02-026089-4.
27. Галактионов К. В. Сравнение устойчивости к факторам внешней среды моллюсков *Hydrobia ulvae*, зараженных партенитами трематод и свободных от инвазии / К. В. Галактионов, В. Я. Бергер, В. В. Прокофьев // Паразитология. – 2002. – Т. 36. - №3. – С. 195–202.
28. Гаузе Г. Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов / Г. Ф. Гаузе // Экология и эволюционная теория / Г. Ф. Гаузе. – Л.: Наука, 1984. – С. 5–108.
29. Гидроэкологический русско-украинско-английский словарь-справочник: около 2 тыс. терминов и понятий / М. И. Кузьменко, Л. П. Брагинский, Т. В. Ковальчук, А. В. Романенко. – К: Демидур, 1999. – 262 с.
30. Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция / Т. А. Гинецинская. – Л.: Наука, 1968. – 411 с.
31. Гинецинская Т. А. Жизненный цикл трематод как система адаптаций / Т. А. Гинецинская, А. А. Добровольский // Свободноживущие и паразитические беспозвоночные. – Л.: ЛГУ, 1983. – Тр. БИНИИ. – 34. – С. 112–157.
32. Горбушин А. М. Сравнительный морфофункциональный анализ взаимоотношений в системе моллюск-трематода / А. М. Горбушин // Паразитология, 2000. – Т. 34 – Вып. 6. – С. 502–514.
33. Гранович А. И. Различия зараженности самок и самцов литоральных моллюсков родов *Littorina* и *Hydrobia* Кандалакшского залива Белого моря партенитами трематод / А. И. Гранович, А. М. Горбушин // Паразитология, 1995. – Т. 29. – Вып. 3. – С. 167–178.
34. Грубинко В. В. Физиолого-биохимические критерии токсичности среды для рыб // Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології: матеріали VI Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції. – Тернопіль: Вектор, 2013. – С. 70–75.

35. Гуминский О. В. Влияние трематод на активность А-амилазы гемолимфы пресноводных брюхоногих моллюсков (Gastropoda, Pulmonata, Bulinidae) / О. В. Гуминский, Р. Д. Мищенко. // Паразитология. – 1988. – 22. – С. 439-442.
36. Давидов О. М. Гельмінти личинок гідробіонтів, патогенні для людини і тварин / О. М. Давидов, Л. Я. Куровська, М. С. Мандигра // Вет. мед. України. – 2004. – №3. С. 29–31.
37. Джефферс Дж. Введение в системный анализ: применение в экологии: Пер. с англ. / Дж. Джефферс. – М.: Мир, 1981. – 256 с.
38. Довгаль И.В. Распространение и изменчивость хонотрих (Ciliophora, Chonotrichia) фауны Украины. Сообщение 2. *Heliochona pontica* / И.В. Довгаль // Вестник зоологии. – 2001. – №2. – С.87–92.
39. Довгаль И. В. Микропространственная структура сообществ перифитонных простейших и ее связь с гидродинамическими факторами / И. В. Довгаль // Вестник ТюмГУ. – 2005. – №5. – С. 12–23.
40. Догель В. А. Курс общей паразитологии / В. А. Догель. – М.: Учпедгиз, 1947. – 372 с.
41. Екологічний стан київських водойм / [О. А. Афанасьєва, Т. С. Багацька, Л. Г. Оляницька та ін.]. – К.: Фітосоціоцентр, 2010. – 256 с.
42. Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР / В. И. Жадин. – М.; Л., 1952. – 374 с.
43. Житова О. П. Вплив температури середовища на емісію церкарій трематод / О. Житова // Вісник Львівського ун-ту. Серія: біол. – 2011. – Вип. 57. – С. 181–189.
44. Житова О. П. Паразито-хазяїнні відносини у системі трематоди – прісноводні гастроподи (на прикладі українського Полісся): : дис. докт. біол. наук : 03.00.25 / Житова О. П. – К., 2015. – 707 с.
45. Жохов А. Е. Возрастная структура и сезонная динамика зараженности популяции *Viviparus viviparus* партенитами трематод / А. Е. Жохов // Зоол. журн. – 1993. – 72. – С. 17–25.

46. Жохов А. Е. Демография популяций и стратегии жизненных циклов трематод : дис. докт. біол. наук : 03.00.19 / А. Е. Жохов. – Борок, 2002. – 495 с.
47. Загальна паразитологія [К. Т. Невядомська, Б. Пойманська, Б. Магніцка та ін.; пер. з польс.]; - К.: Наук. думка, 2006. - 500 с.
48. Заіченко Н. В. Симбіотичні угруповання риб-вселенців в різнотипних водоймах: дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук / Н. В. Заіченко. – Інститут гідробіології НАН України. – Київ, 2016. – 174 с.
49. Здун В. І. Малий ставковик *Galba truncatula* Mull – передавач фасціольозу в умовах Карпатських високогірних водойм / В. І. Здун // Наук. зап. природознавчого музею Львів. філ. АН УРСР. – Львів, 1955. – Т. IV. – С. 108–111.
50. Здун В. И. Обследование моллюсков на зараженность личинками дигенетических трематод / В. И. Здун // Методы изучения паразитологической ситуации и борьба с паразитами сельскохозяйственных животных. – К.: АН УССР, 1957. – С. 98–139.
51. Здун В.І. Джерела і шляхи інвазії тварин збудником фасціольозу та боротьба з ним / В.І. Здун. – УАСГН, 1960. – 126 с.
52. Здун В. І. Личинки трематод у прісноводних молюсків України / В. І. Здун. – К.: Вид-во АН УРСР, 1961. – 143 с.
53. Здун В. И. Обследование моллюсков на зараженность личинками дигенетических трематод / В. И. Здун // Методы изучения паразитологической ситуации и борьба с паразитами сельскохозяйственных животных. – Киев: Изд-во АН УССР, 1961. – С. 96–135.
54. Здун В. И. Пресноводные моллюски – промежуточные хозяева трематод / В. И. Здун // Вопросы теоретической и прикладной малакологии. – М., 1964. – С. 309–321.

- 55.Здун В. И. Трематоды – компоненты пресноводной фауны / В. И. Здун // Вопросы паразитологии водных беспозвоночных животных. – Вильнюс, 1980. – С. 42–43.
- 56.Здун В. И. Изучение паразитов и комменсалов / В. И. Здун, Е. Д. Вальтер // Тр. Зоол. ин-та. – 1990. – 219. – С. 153–172.
- 57.Иванов А.В. Большой практикум по зоологии беспозвоночных / А. В. Иванов, Ю. А. Полянский, А. А. Стрелков. – М.: Высшая школа, 1981. – 504 с.
- 58.Иванцов В. В. Эколого-паразитологическое изучение двустворчатых моллюсков семейства *Unionidae* Кременчугского водохранилища и низовья Днепра : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.08 "зоология" / Иванцов В. В. – К., 1979. – 27 с.
- 59.Иванцов В. В. Систематический анализ симбиофауны двустворчатых моллюсков сем. *Unionidae* некоторых водоемов Украины // Паразиты и другие симбионты водных беспозвоночных и рыб. – К.: Наук. думка, 1987. – С. 36–46.
- 60.Івасюк Ю. С. Прісноводні черевоногі молюски та їх трематоди як складові донних угруповань : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.17 "гідробіологія" / Івасюк Ю. С. – К., 2014. – 22 с.
61. Калибердина М. В. Зараженность партенитами трематод и воздействие паразитов на форму раковины брюхоногих моллюсков *Littorina saxatilis*: анализ популяций, обитающих на скалистой литорали белого моря / М. В. Калибердина, А. И. Гранович. // Паразитология. – 2003. – 37, 1. – С. 69–86.
- 62.Киричук Г. Вплив трематодної інвазії на активність лужної фосфатази у різних органах і тканинах витушки (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata: Bulinidae) за дії на неї іонів важких металів водного середовища / Г. Киричук, А. Стадниченко. // Вісник Львівського ун-ту. Серія: біол. – Львів: ЛНУ ім. І. Франка, 2009. – Вип. 49. – С. 151–156.

- 63.Киричук Г. Є. Фізіолого-біохімічні механізми адаптації прісноводних молюсків до змін біотичних та абіотичних чинників водного середовища : автореф. дис. на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук. Спец. "Гідробіологія" / Г. Є. Киричук. – Київ, 2011. – 45 с.
- 64.Кондрашова М. Н. Накопление и использование янтарной кислоты в митохондриях. Митохондрии. / М. Н. Кондрашова. – М.: Наука, 1972. – С. 151–169.
- 65.Константинов А. С. Общая гидробиология. 4-е изд. / А. С. Константинов. – М.: Высшая школа, 1986. – 472 с.
66. Король Э. Н. Наземные моллюски – промежуточные хозяева трематод надсемейства *Brachylaimoidea* (Allison, 1943) / Э. Н. Король. // Вісн. Житомир. держ. пед. ун-ту ім. І. Франка. – 2002. – Вип. 10. – С. 86–89.
- 67.Красуцька Н. О. Обґрунтування принципової схеми експериментів з виявленням структурно-функціональних перебудов симбіоценозів молюсків у відповідь на зміну факторів оточуючого середовища / Н. О. Красуцька. // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Серія: біол. Спец. випуск «Гідроекологія». – 2005. – № 3 (26). – С. 184–185.
- 68.Красуцька Н. О. Вплив температурного фактора на структурно-функціональні характеристики симбіоценозів молюсків *Viviparus viviparus* / Н. О. Красуцька // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы исследований: материалы Международной научной конференции. – Херсон, 2006. – С. 104–108.
- 69.Красуцька Н. О. Симбіотичні організми домінантних видів двостулкових та червононогих молюсків системи Конінських озер / Н. О. Красуцька. // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія. – 2008. – № 2 (36). – С. 77–83.
- 70.Красуцька Н.О. Швидкість споживання кисню молюсками *Viviparus viviparus* L. за впливу трематод та різного температурного режиму / Н. О. Красуцька, Ю. С. Івасюк // Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем: збірник матеріалів

- науково-практичної конференції, присвяченої 75-річному ювілею Інституту гідробіології НАН України. – Київ, 2015. – С. 42–43.
- 71.Красуцька Н. О. Сезонні та температурно-залежні зміни у системі «моллюск *Viviparus viviparus* – трематода *Cercaria pugnax*» / Н. О. Красуцька, І. С. Івасюк // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер.: Біол. – 2016. – №1 (65) – С. 39–47.
 - 72.Красуцька Н. О. Вплив температурного фактора на морфометричні показники партеніт та личинок трематоди *Cercaria pugnax* La Valette (Digenea: Lecithodendriidae) / Н. О. Красуцька // Наук. вісник Ужгор. ун-ту. Сер.: Біол. – 2016. – Вип. 41. – С. 34–38.
 - 73.Кудлай О. С. Прісноводні червононогі моллюски як джерело зараження гельмінтами прісноводної риби та інших хребетних / О. С. Кудлай, В. В. Кинебас. // Тези І Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції «Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології» – Канів, 2008. – С. 89–91.
 - 74.Куrowsкая Л. Я. Адаптационные изменения физиолого-биохимических параметров сеголеток карпа при эктопаразитарных инвазиях / Л. Я. Куrowsкая. // 2 Симпоз. по экол. биохимии рыб: Тез. докл. – Ярославль, 1990. – С. 144–146.
 - 75.Куперман Б. И. Паразиты рыб как биоиндикаторы загрязнения водоёмов / Б. И. Куперман. // Паразитология. – 1992. – Т. 26. - №6. – С. 479–482.
 - 76.Куперман Б. И. Паразиты моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas) бассейна Волги / Б. И. Куперман, А. Е. Жохов, Л. Б. Попова // Паразитология. – 1994. – Т. 28. - №5. – С. 396-404.
 - 77.Левакин И. А. Влияние инвазии трематодами *Bunocotyle progenetica* (Hemiuridae) и *Cryptocotyle cancanum* (Heterophyidae) на смертность морских литоральных моллюсков *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchia) при воздействии экстремально высокой температуры / И. А. Левакин. // Паразитология. – 2004. – Т. 4. - №38. – С. 352-358.

- 78.Левакин И. А. Реализация моноксенного жизненного цикла *Bunocotyle progenetica* (Trematoda: Hemiuroidea, Bunocotylineae) в условиях литорали белого моря : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.19 "паразитология" / Левакин И. А. – Санкт-Петербург, 2007. – 19 с.
- 79.Левина О. В. Моллюски семейства *Viviparidae* водохранилищ днепровского каскада / О. В. Левина. // Гидробиол. журн. – 1992. – Т. 28, №1. – С. 60–64.
- 80.Лосев А. А. Кровепаразитические жгутиконосцы (Euglenozoa, Kinetoplastidea) рыб водоемов Киевского полесья: дис. кандидата биологических наук: 03.00.25 / Лосев Александр Анатоліевич. – К.: 2009. – 160 с.
- 81.Ляшенко А. В. Макрозообентос и фитофильная фауна некоторых озер г. Киева / [А. В. Ляшенко, К. Е. Зорина-Сахарова, В. В. Маковський и др.] // Екологічний стан водойм м. Києва. – К.: Фітосоціоцентр, 2005. – С. 144–181.
- 82.Малафеев В. В. Гидрологические характеристики и морфометрические особенности некоторых пойменных водоемов р. Десны / В. В. Малафеев, И. В. Гриб. // Гидробиол. журн. – 1993. – Т. 29, №2. – С. 63–70.
- 83.Маркевич А. П. Основные итоги и перспективы изучения паразитов и других симбионтов пресноводных беспозвоночных в Институте гидробиологии АН Украины / [А. П. Маркевич, М. И. Черногоренко, Д. П. Курандина и др.] // Развитие гидробиологических исследований в Украине. – К.: Наук. думка, 1993. – С. 90–104.
- 84.Марциновський В. П. Біорізноманіття гідробіонтів водойми-охолоджувача ХАЕС м. Нетішин / В. П. Марциновський, О. Г. Рудь, Т. М. Гусаковська. // Екологія: наука, освіта, природоохоронна діяльність: Матеріали Міжнар. наук.-практ. конф., 2007 р., Умань. – К.: Наук. світ, 2007. – С. 46.
- 85.Мастицкий С. Э. Эндосимбионты двустворчатого моллюска *Dreissena*

- polymorpha* Pallas в водоемах Беларуси : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.18 "гидробиология" / Мостицкий С. Э. – Минск, 2004. – 22 с.
- 86.Мачкевский В. К. Роль паразитов в функционировании морских экосистем и их биоразнообразии / В. К. Мачкевский, А. В. Гаевская. // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 47–50.
- 87.Методы биохимических исследований (липидный и энергетический обмен). Учебное пособие / Под ред. М. И. Прохоровой. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. – 272 с.
- 88.Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / [О. М. Арсан, О. А. Давидов, Т. М. Дьяченко та ін.]; за ред. В. Д. Романенка. – НАН України. Ін-т гідробіології. – К.: ЛОГОС, 2006. – 408 с.
- 89.Методика встановлення та використання екологічних нормативів якості поверхневих вод суші та естуаріїв України / [В. Д. Романенко, В. М. Жукинський, О. П. Оксіюк та ін.]. – К.: Віпол, 2001. – 48 с.
- 90.Мина М. В. Рост животных / М. В. Мина, Г. А. Клевезаль. – М.: Наука, 1976. – 291 с.
91. Модельні групи безхребетних тварин як індикатори радіоактивного забруднення екосистем / [П. Г. Балан, Р. З. Вексларський, Ю. Г. Вєрвес та ін.]. – Київ: Фітосоціоцентр, 2002. – 204 с.
- 92.Музыка Л. В. Содержание каротиноидных пигментов в организме пресноводных моллюсков / Л. В. Музыка, Г. Е. Киричук // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол. – 2015. – № 2 (63). – С. 84-102.
- 93.Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М.: Мир, 1975. – 741 с.
- 94.Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос) / [ред. Л. А. Кутикова. Я. И. Старобогатов]. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 570 с.
- 95.Определение активности сукцинатдегидрогеназы // Современные методы в биохимии / Под ред. В. Н. Ореховича. – М.: Медицина, 1977. – С. 44.

96. О факторах, воздействующих на численность паразитов рыб / О. Н. Давыдов, С. И. Неборачек, Л. Я. Куровская, Л. Я. Лысенко // Экология паразитов рыб водоемов Украины / О. Н. Давыдов, С. И. Неборачек, Л. Я. Куровская, Л. Я. Лысенко. – К.: Вестник зоологии, 2011. – С. 90–124.
97. Панин Л. Е. Энергетические аспекты адаптации / Л. Е. Панин – Ленинград: Медицина, 1978. – 192 с.
98. Панин Л. Е. Биохимические механизмы стресса. / Л. Е. Панин, Д. Н. Маянский – Наука, Сибирское отделение, 1983. – 230 с.
99. Панова М. В. Изменение формы раковины литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* и *Littorina obtusata* при зараженности партенитами трематод / М. В. Панова, С. О. Сергиевский, А. И. Гранович. // Паразитология. – 1999. – Т. 1. – С. 13–25.
100. Паразиты, комменсалы и болезни черноморской мидии / Гаевская А. В., Губанов В. В., Мачкевский В. К. и др.; Под ред. Гаевской А. В.; АН УССР. Ин-т биологии юж. Морей им. А. О. Ковалевского. – К.: Наук. думка, 1990. – 132 с.
101. Полянский Ю. И. Температурные адаптации у инфузорий. Зависимость теплоустойчивости *P. caudatum* от температурных условий существования / Ю. И. Полянский // Зоол. журн. – 1957. – Т. 36. – Вып. 11. – С. 1630–1636.
102. Проссер Л. Кислород, дыхание и метаболизм / Л. Проссер // Сравнительная физиология животных / Л. Проссер. – М., 1977. – Т. 1. – С. 349–421.
103. Протасов А. А. Фенотипическое разнообразие популяции *Dreissena polymorpha* в озерной системе, используемой в качестве охладителя тепловых электростанций / А. А. Протасов. // Vestnik zoologii. – Т. 4. – С. 23–33. – 2002.

104. Протасов А. А. О вселении *Dreissena polymorpha* Pallas в водоем-охладитель Хмельницкой АЭС (Краткое сообщение) / А. А. Протасов, В. И. Юришинец. // Вестн. зоол. – 2005. – №5. – С.74.
105. Протасов А. А. Об изменении гидробиологического режима водоема-охладителя Хмельницкой АЭС под действием техногенных и биогенных факторов / А. А. Протасов, А. А. Силаева, Л. В. Гулейкова и др. // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы 3-й Междунар. науч. конф., 17–22 сент. 2007 г., Минск. – Нароч–Минск: Изд. центр Белорус. ун-та, 2007. – С. 110–111.
106. Прокофьев В. В., Галактионов К.В. Стратегии поискового поведения церкарий / В. В. Прокофьев, К. В. Галактионов. // Труды зоологического института РАН. – Т. 313. - №3. – 2009. – С. 308–318.
107. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск: Высшая школа, 1973. – 319 с.
108. Рябцева Ю. С. Черевонігi молюски родини *Viviparidae* Gray, 1847 Європи : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.08 «зоологія» / Рябцева Ю. С. – Київ, 2013. – 22 с.
109. Сербина Е. А. Влияния партенит трематод на морфометрические характеристики первых промежуточных хозяев моллюсков семейства *Bithyniidae* / Е.А. Сербина. // «Проблемы патологии, иммунологии и охраны здоровья рыб и других гидробионтов – 2». – Борок–Москва, 2007. – С. 244–248.
110. Сербина Е. А. Влияние партенит трематод на темпы роста моллюска-хозяина (Gastropoda, Pectinibranchia, Bithyniidae) / Е. А. Сербина // Материалы IV Всероссийского Съезда Паразитологического общества при Российской АН, (20–25 октября 2008 г.): «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения». – Т. 3. – Санкт-Петербург: Лема, 2008. – С. 142–146.

111. Сербина Е. А. Варианты триксенных жизненных циклов трематод, паразитирующих у моллюсков рода *Bithynia* (Gastropoda: Prosobranchia Bithyniidae) палеарктики / Е. А. Сербина // Российский паразитологический журнал. – № 2 – 2013. – С. 29–39.
112. Сеницына О. О. Размерно-возрастная структура и характеристики роста моллюсков *Dreissena polymorpha* Pall. и *Sinanodonta woodiana* (Lea) как показатели экологического состояния их популяций в условиях системы Конинских озер / О. О. Сеницына, А. Крашевский, Б. Здановский. // Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища: Збірник наукових праць. – 2-й вип. – Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка. – 2006. – С.172–176.
113. Сонин М. Д. Роль паразитов в биоценозах. Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов / М. Д. Сонин. – М.: Институт паразитологии РАН, 1997. – С. 145–157.
114. Соусь С. М. Влияние температуры воды на выделение церкарий *Diplostomum chromatophorum* и *Diplostomum volvens* / С. М. Соусь. // XI Конф. укр. об-ва паразитологов: Тез. докл. – К., 1993. – С. 151.
115. Справочник биохимика / Р. Досон, Д. Эллиот, У. Эллиот, К. Джонс, 1991. – 544 с.
116. Стадниченко А. П. К характеристике зараженности пресноводных брюхоногих моллюсков личиночными формами трематод / А. П. Стадниченко. // Вестник зоологии. - 1974. – №2. – С. 56–60.
117. Стадниченко А. П. Множественная инвазия пресноводных моллюсков партенитами и личинками трематод / А. П. Стадниченко // Вестник зоологии. - 1976. – №5. – С. 47–55.
118. Стадниченко А. П. Об изменениях в содержании сульфгидрильных групп в гемолимфе пресноводных брюхоногих моллюсков при инвазии их партенитами и личинками трематод / А. П. Стадниченко // Паразитология. – 1978. – Т. XII. - №1. – С. 79-82.

119. Стадниченко А. П. Влияние трематодной инвазии на накопление ионов тяжелых металлов пресноводными моллюсками (Gastropoda: Pulmonata: Pectinibranchia) / А. П. Стадниченко, Л. Д. Иваненко, Л. Н. Куркчи, О. В. Витковская, Н. Н. Калинина, Д. А. Выкушенко, А. В. Шевчук // Паразитология. – 1998. – Т. 32. – №4. – С. 357–362.
120. Стадниченко А. П. Особливості взаємодії популяцій трематод у симбіоценозах прісноводних молюсків / А. П. Стадниченко // Вісн. Житомир. держ. пед. ун-ту ім. І. Франка. – 2005. – Вип. 24. – С. 282–286.
121. Стадниченко А. П. Вплив трематодної інвазії та іонів міді водного середовища на гемоцити *Planorbarius purpura* (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata: Planorbidae) / А. П. Стадниченко, Г. Є. Киричук. // Вісник ДАУ (2). 2007. – С. 74-82.
122. Стадниченко А. Вплив трематодної інвазії та різних концентрацій сульфатів на вміст гемоглобіну в гемолімфі *Planorbarius corneus* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Planorbidae) / А. Стадниченко // Вісник Львівського університету. Серія: біологічна. – Львів: ЛНУ ім. І. Франка, 2012. – Вип. 60. – С. 222–226.
123. Стадниченко А. Вплив *Bilharziella polonica* (Plathelminthes, Trematoda) та іонів заліза водного середовища на деякі морфологічні показники *Lymnaea stagnalis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae) / А. Стадниченко // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. - 2012. - випуск 58. - С. 158–164.
124. Стадниченко А. Вплив трематодної інвазії (Plathelminthes, Trematoda) і розчинів нітроамфоски на вміст загального білка в гемолімфі калюжниці (Mollusca, Gastropoda, Pectinibranchia) / А. Стадниченко, В. Гирин, А. Зелінська. // Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки. – 2013. - №14. – С. 172-176.
125. Стадниченко А. Вплив біотичних чинників на ритм серцевих скорочень у перлівницевих (Bivalvia, Unioninae, Anodontinae). / А. Стадниченко, В.

- Гирин. // Вісник львівського університету. Серія: біол. – 2014. – Вип. 64. – С. 235–240.
126. Стражник Л. В. Влияние повышенных температур на сроки развития и продолжительность жизни некоторых лентецов рыб / Л. В. Стражник. // Паразиты и паразитозы человека и животных. – К.: Наук. думка, 1981. – С. 204–214.
127. Строганов Н. С. Практическое руководство по гидрохимии. / Н. С. Строганов, Н. С. Бузинова. – М. : Изд-во МГУ, 1980. – С.: 54-65.
128. Сытник Ю. М. Еколого-токсикологічний стан деяких водойм міської зони Києва / Ю. М. Сытник, О. М. Арсан // Риб. госп-тво. – 2005. – №64. – С. 154–160.
129. Техно-экосистема АЭС. Гидробиология, абиотические факторы, экологические оценки / [А. А. Протасов, В. П. Семенченко, А. А. Силаева и др.]; под ред. А. А. Протасов. – Киев: Ин-т гидробиологии НАНУ, 2011. – 234 с.
130. Титар В. М. Паразиты рыб / В. М. Титар. // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. – К.: Наук. думка, 1989. – С. 210–238 .
131. Уваєва О. І. Особливості росту моллюсків роду *Viviparus* у водоймах Центрального Полісся України / О. І. Уваєва. // Вісник Львівського ун-ту. Серія: біологічна. – 2011. – Вип. 56. – С. 105–110.
132. Уваєва О. І. Просторово-часова мінливість вікової структури популяцій *Viviparus viviparus* (Mollusca: Opisthobranchia: Viviparidae) у водоймах України / О. І. Уваєва, Н. М. Шурова. // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Серія: Біол. – 2012. – №2 (51). – С. 283–286.
133. Уваєва О. І. Порушення очищувальної роботи *Viviparus contectus* (Mollusca: Opisthobranchia: Viviparidae) за сумісної дії детергентів та трематодної інвазії / О. І. Уваєва // Зоологія. Розділ II. – 2012. - №2. - С. 45-49.
134. Уваєва О. І. Фільтраційна здатність живородки болотяної (Mollusca: Opisthobranchia: Viviparidae) за дії різних абіотичних чинників водного

- середовища / О. І. Уваєва // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. - 2012. – Вип. 58. - С. 144–149.
135. Уваєва О. І. Особливості зараження тематодами популяцій живородок (Mollusca: Opisthobranchia: Viviparidae) різного віку // Питання біоіндикації та екології. – 2014. – № 1. - Вип. 19. – С. 211–220.
 136. Францевич Л. И. Моллюски – индикаторы загрязнения среды радионуклидами / Л. И. Францевич, И. В. Паньков, А. А. Ермаков и др. // Экология. – 1995. – №1. – С. 57–62.
 137. Хильчевский В. К. Гідролого-гідрохімічна характеристика озер і ставків території м. Києва / В. К. Хильчевский, О. В. Бойко. // Водне господарство України. – 1999. – № 5, 6. – С. 17–22.
 138. Хлебович В. В. Акклимация животных организмов / В. В. Хлебович. – Л.: Наука, 1981. – 135 с.
 139. Хочачка П. Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации / П. Хочачка, Дж. Сомеро. – М.: Мир, 1977. – 398 с.
 140. Хундерякова Н. В. Приближение к исследованию сигнального действия янтарной кислоты на митохондрии в условиях цитобиохимического метода / Н. В. Хундерякова, М. В. Захарченко, А. В. Захарченко. // Биологические мембраны. – М.: 2012. – 29(6). – С. 442–453.
 141. Цихон-Луканина Е. А. Питание и рост пресноводных молюсков / Е. А. Цихон-Луканина. // Труды института биологии внутренних вод. – 1965. – Вип. 9. – С. 191–209.
 142. Черногоренко-Бидуліна М. І. Фауна личинок форм трематод / М. І. Черногоренко-Бидуліна. – Київ: АН УРСР, 1958. – 108 с.
 143. Черногоренко-Бидулина М. И. Сезонные изменения фауны личиночных форм трематод некоторых моллюсков р. Днепр / М. И. Черногоренко-Бидулина. // Вопросы экологии. – 1959. – Т. 3. – С. 154–160.
 144. Черногоренко М. І. Вікові зміни фауни личинок форм трематод молюсків р. Дніпра / М. І. Черногоренко. // Доповіді АН УРСР, 1960. – №3. – С. 376–379.

145. Черногоренко М. И. Сезонные изменения фауны личиночных форм трематод некоторых моллюсков Десны в связи с загрязнением ее промышленными стоками / М. И. Черногоренко. // Проблемы паразитологии. – К.: Наук. думка, 1964. – С. 73–76.
146. Черногоренко М. И. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ / М. И. Черногоренко. – Киев: Наук. думка, 1983. – 410 с.
147. Черногоренко М. И. Паразиты моллюсков / М. И. Черногоренко. // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. – К.: Наук. думка, 1989. – С. 174–189.
148. Шигин А. А. О месте и роли трематод в биосфере / А. А. Шигин // Тр. ИНПА РАН. – 1997. – 41. – С. 192–208.
149. Шилов И. А. Экология / И. А. Шилов. – Москва: Юрайт, 2011. – 512 с.
150. Шульман С. С. Паразитизм и смежные с ним явления / С. С. Шульман, А. А. Добровольский. // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. – 1977. – 27. – С. 230–249.
151. Щербак В. И. Типизация водоемов урбанизированных территорий по разнообразию фитопланктона / В. И. Щербак, Н. Е. Семенюк // Гидробиологический журнал. – 2006а. – Том 42. - №5. – С. 3-19.
152. Юнчис О. Н. Паразиты рыб как индикаторы состояния водной среды / О. Н. Юнчис, Ю. А. Стрелков. // Сб. науч. тр. Государственного научно-исследовательского ин-та озерного и речного рыбного хозяйства. – 1997. – Вып. 321. – С. 111–152.
153. Юнчис О. Н. Возможные изменения паразитофауны рыб при глобальном потеплении / О. Н. Юнчис. // Проблемы ихтиопатологии в начале XXI века. Тр. ФГНУ Гос-НИОРХ, 2009. – Вып. 338. – С. 240–246.
154. Юришинець В. І. Двостулкові молюски та їх ендобіоти, компонент гідро паразитарних систем: автореф. дис. на здобуття наук. ступ. канд. біол. наук: спец. 03.00.17 «Гідробиологія» / Юришинець В. І. – К., 1998. – 24 с.

- 155.Юришинец В.И., Корнюшин А. В. Новый для фауны Украины вид двустворчатых моллюсков — *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia, Unionidae), его диагностика и возможные пути интродукции / В.И. Юришинец, А.В. Корнюшин. // Вестн. зоол. – 2001. – 35, №1. – С. 79–84.
- 156.Юришинець В. І. Симбіофауна моллюсків роду *Dreissena* у водоймах України / В. І. Юришинець, М. О. Овчаренко, Д. П. Курандіна, Л. В. Низовська. // Таврійський науковий вісник: Збірник наукових праць. – 2003. – Вип. 29 (спеціальний). – С. 255–258.
- 157.Юришинец В. И. Симбиозы брюхоногих и двустворчатых моллюсков / В. И. Юришинец, Ю. С. Ивасюк, К. А. Красуцкая. // Биоразнообразие и качество среды антропогенно измененных гидроэкосистем Украины. – Киев. ИГБ НАН Украины, 2005. – С. 245–254.
- 158.Юришинець В. І. Угрупування мезобіонтних інфузорій перлівницевих за умов впливу температурного фактора / В. І. Юришинець, Н. О. Красуцька. // Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження моллюсків, їх роль в біоіндикації стану навколишнього середовища: Збірник наукових праць. – 2-й вип. – Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка. 2006. – С. 364–368.
- 159.Юришинець В. І. Симбіоценоз моллюска *Viviparus viviparus* (L.) (GASTROPODA, VIVIPARIDAE) у водних об'єктах урбанізованих територій / В. І. Юришинець, Ю. С. Івасюк, Н. О. Красуцька. // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Серія: біол. – 2012. – №2 (51). – С. 311–314.
- 160.Юришинець В. І. Оцінка екологічного стану водних об'єктів із застосуванням паразитологічних показників / В. І. Юришинець, Н. В. Заїченко, Т. С. Рибка. // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біол. – 2012. – Т. 51. - №2. – С. 315–318.
- 161.Юришинец В. И. Симбиотические сообщества моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas) в водоемах охладителях / В. И. Юришинец, Н. А. Красуцкая. // Материалы II Международной школы-конференции

- «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология» (Россия, Борок, 11–14 ноября 2013 г.). – Борок, 2013. – С. 125–127.
162. Юришинець В. І. Симбіоценози гідробіонтів як компоненти прісноводних екосистем / В. І. Юришинець. – К.: Наук. думка, 2013 – 120 с.
163. Яворский И. П. О фасциолезной ситуации на пастбищах Предкарпатья и смежных территорий / И. П. Яворский. // IX Конф. Украинск. паразитол. общества: Тезисы докл. – К.: Наук. думка, 1980. – Ч. IV. – С. 203–205.
164. Яковлева Г. А. Эколого-фаунистические особенности видового состава трематод водно-болотных птиц Карелии / Г. А. Яковлева, Д. И. Лебедева, Е. П. Иешко. // Труды Карельского научного центра РАН. – 2013. – №2. – С. 108–110.
165. Янковский А. В. Новые данные по морфологии инфузорий, обитающих в *Anodonta* / А. В. Янковский. // Зоологический журнал – 1968. – Т. XLVII. – Вып. 10. – С. 1462–1469.
166. Янковский А. В. *Ciliophora* – комменсалы и паразиты пресноводных моллюсков / А. В. Янковский. // Паразиты и болезни водных беспозвоночных: Тезисы докладов IV Всесоюзного Симпозиума. Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова. – Москва, 1986. – С.163–165.
167. Abrous M. *Paramphistomum daubneyi* and *Fasciola hepatica*: influence of temperature changes on the shedding of cercariae from dually infected *Lymnaea truncatula* / M. Abrous, D. Rondelaud, G. Dreyfuss. // Parasitol Res. – 1999. – 85. – С. 765–769.
168. Afanasjev S. A. Some aspects of thermal tolerance of *Anodonta* from heated Konińskie lake / S. A. Afanasjev, A. V. Szatochina, B. Zdanowski. // Arch. Pol. Fish. – 1997. – 5. – С. 5–11.
169. Allison L. N. *Leucochloridiomorpha constantiae* (Mueller) (Brachylaemidae), Its life cycle and taxonomic relationships among digenetic

- trematodes / L. N. Allison // Trans. Am. microsc. Soc. - Apr., 1943. - Vol. 62. - No. 2. - C. 127-168.
170. Antipa G. A. Use of commensal protozoa as biological indicators of water quality and pollution / G. A. Antipa. // Trans. Amer. Micros. Soc., 1977. – 96. – C. 482–489.
171. Atkinson D. Protists decrease in size linearly with temperature: ca. 2.5% °C⁻¹ // The Royal Society – 2003. – 270. – C. 2605–2611.
172. Bernd S. Environmental parasitology: relevancy of parasites in monitoring environmental pollution / S. Bernd. // Trends in Parasitology. - 2004. – 20, №4. – P. 170–177.
173. Bourns T. R. K. Larval trematodes parasitizing *Lymnaea stagnalis* appressa Say in Ontario with emphasis on multiple infections / T. R. K. Bourns. // Can. Journ. zool., 1963. – Vol. 41. – C. 937–941.
174. Buckingham M. J. Oxygen consumption in the prosobranch snail *Viviparus contectoides* (Mollusca: Gastropoda) – II. Effects of temperature and pH / M. J. Buckingham, D. E. Freed. // Comp. biochem. Physiol. – 1976. – Vol. 53A. – C. 249–252.
175. Burlakova L.E. Field and laboratory studies of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) infection by the ciliate *Conchophthirus acuminatus* in the Republic of Belarus / L.E. Burlakova, A.Y. Karatayev, D.P. Molloy. // J. Invertebr. Pathol. – 1998. – 71. – C. 251–257.
176. Cakic P. *Metagonimus yokogawai*, a new parasitic trematoda species in ichthyoparasitofauna of the Serbia / P. Cakic, M. Paunovic, B. Stojanovic, V. Dikanovic, Z. Kulisic. // Acta Veterinaria (Beograd). – 2007. – Vol. 57, No. 5–6. – c. 537–543.
177. Changes in the structure and functions of mollusc organs under the effect of *Orientobilharzia turkestanica* larvae / [U. A. Shakarbaev, A. S. Mingbaev, F. D. Akramova та ил.]. // Vestnik zoologii. – 2013. – №47. – C. 57–61.
178. Cichy A. Cercariae (trematoda, digenea) in european freshwater snails – a checklist of records from over one hundred years / A. Cichy, A. Faltýnková,

- E. Zbikowska. // *Folia Malacologica*. – Poznan, 2011. – Vol. 19(3). – C. 165–189.
179. Combes C. Behaviours in trematode cercariae that enhance parasite transmission: patterns and processes / C. Combes, A. Fournier, H. Moné, A. Théron. // *Parasitology*, 1994. – 109 (Suppl.). – P. 3–13.
 180. Combes C. Parasites, biodiversity and ecosystem stability / C. Combes. // *Biodiversity and Conservation*. – 1996. – 5. – P. 953–962.
 181. Combes C. Trematode transmission strategies / C. Combes, P. Bartoli, A. Théron. // E. E. Lewis, J. F. Campbell and M. V. K. Sukhdeo (Eds). *The behavioural ecology of parasites*. CABI Publ., Wallingford, New York, 2002. – P. 1–12.
 182. Dobson A. The role of parasites in ecological system / A. Dobson – London–N-Y, 1999. – P. 51–64. – (perspectives in ecology (a.farina ed.)).
 183. Effect of temperature on the development of *Schistosoma japonicum* within *Oncomelania hupensis*, and hibernation of *O. hupensis* / [G. Yang, J. Utzinger, L. Sun та ін.]. // *Parasitol. Res.* – 2007. – №100. – C. 695–700.
 184. Fenchel T. Ciliates from Scandinavian molluscs / T. Fenchel. // *Ophelia*. – 1965. – 2. – P. 71–174.
 185. Fishbein J. M. Histopathology of chick extra-embryonic membranes experimentally infected by *Leucochloridiomorpha constantiae* (trematoda) / J.M. Fishbein, B. Fried, L.T. Stableford. // *Trans. Am. Microsc. Soc.* – 1985. – Vol. 104, N 3. – C. 267–271.
 186. Frankel J. The effects of supraoptimal temperatures on population growth and cortical patterning in *Tetrahymena pyriformis* and *Tetrahymena thermophila*: a comparison / J. Frankel, E. M. Nelsen. // *J. Eukaryot. Microbiol.* – 2001. – 48(2). – C. 135–146.
 187. Freshwater snails. Intermediate hosts of schistosomiasis and foodborne trematode infections / Vector control. Methods for use by individuals and communities. – World Health Organization. – Geneva. – 1997. – P. 337–356.
 188. Fried B. Scanning electron microscopy of *Leucochloridiomorpha*

- constantiae* (Trematoda) from the chick chorioallantois and bursa of fabricius / B. Fried, S. H. Mishkind. // Trans. Am. Microsc. Soc. – 1985. – Vol. 104, N 1. – P. 100–103.
189. Fried B. The biology of *Echinostomes*. From the molecule to the community [Электронный ресурс] / B. Fried, R. Toledo. // Springer. – 2009. – Режим доступа до ресурсу: DOI: 10.1007/978-0-387-09577-6.
190. Galaktionov K. V. The biology and evolution of trematodes. An essay on the biology, morphology, life cycles, transmission, and evolution of digenetic trematodes / K. V. Galaktionov, A. A. Dobrovolskij. // Kluwer Academic Publishers, Boston, Dordrecht, London. –2003. – 620 p.
191. Haas W. Snail-host-finding by miracidia and cercariae chemical host cues / W. Haas, B. Haberl, M. Kalbe. // Parasitology Today. – 1995. - Vol. 11. - No. 12. - C. 468–472.
192. Hechinger R. F. Host diversity begets parasite diversity: bird final hosts and trematodes in snail intermediate hosts / R. F. Hechinger, K. D. Lafferty. // doi: 10.1098/rspb.2005.3070/
193. Hudson P. J. Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? / P. J. Hudson, A.P. Dobson, K. D. Lafferty. // Trends in ecology and evolution. – 2006. –Vol. 21. – Issue 7. – C. 381-385.
194. Huxham M. The effect of larval trematodes on the growth and burrowing behaviour of *Hydrobia ulvae* (gastropoda:prosobranchiata) in the Ythan estuary, north-east Scotland / M. Huxham, D. Raffaelli, A. W. Pike. // Journal of experimental marine biology and ecology. – 1995 – Vol. 185. – Issue 1. – P. 1 –17.
195. Jakubik B. Reproduction as a variable life history trait in freshwater snail *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda: Architaenioglossa: Viviparidae)/ B. Jakubik. // Ekológia (Bratislava). – 2011. – Vol. 30, No. 1. – P. 79–90.

196. Jeżewski W. Occurrence of *Digehea* (Trematoda) in two *Viviparus* species from lakes, rivers and a dam reservoir / W. Jeżewski. // *Helminthologia*, 2004. – 41, 3. – P. 147–150.
197. Jeziora konińskie – 40 lat badań. Stan aktualny oraz wnioski dla ochrony / B. Zdanowski.– Biblioteka monitoringu środowiska. – Konin, 1998. – 124 s.
198. Johnson S. G. Parasite-induced parthenogenesis in freshwater snail: stable, persistent patterns of parasitism / S.G. Johnson. // *Oecologia*. – 1992. – N 89. – P. 533–541.
199. Kawashima K. The cercarial emergence of *Schistosoma japonicum* from *Oncomelania quadrasi* under outdoor conditions in the Philippines / K. Kawashima, B. L. Blas, A. T. Santos. // *J. Helminthol.* – 1985. – Vol. 59. – №3. – P. 225–231.
200. Knudsen R. Parasite-induced Host Mortality: Indirect Evidence From a Long-term Study / R. Knudsen, P. A. Amundsen & A. Klemetsen // *Environmental Biology of Fishes* – 2002. – Vol. 64. – Issue 1. – P. 257–265.
201. Krasutskaya N. A. Effect of trematoda infestation on total protein content and succinate dehydrogenase activity in hepatopancreas of the snail *Viviparus viviparus* L. under different temperature / N. A. Krasutskaya, V. I. Yuryshinets. // *Hydrobiological Journal*. – 2015. – 51, №2. – P. 60-66.
202. Kraszewski A. The distribution and abundance of the chinese mussel *Anodonta woodiana* (lea, 1834) in the heated konin lakes / A. Kraszewski, B. Zdanowski // *Arch. Pol. Fish.* – Vol. 9, Fasc. 2. – 2001. – P. 253–265.
203. Kraszewski A. Unionids of the Konin heated lake system // the 21st polish malacological seminar. – Vol. 13(3). – Poznan, 2005. – 126 p.
204. Kraszewski A., Zdanowski B. Rodzima i obca malakofauna w podgrzanyim ekosystemie konińskim / A. Kraszewski, B. Zdanowski. // XXII krajowe seminarium malakologiczne. – Kielce, 2006. – 28 st.
205. Kudlai O. The taxonomic identity and phylogenetic relationships of *Cercaria pugnax* and *Cercaria helvetica* XII (Digenea: Lecithodendriidae)

- based on morphological and molecular data. / O. Kudlai, V. Stunžėnas, V. Tkach. // *Folia Parasitologica* – 2015. – № 62: 003. – P. 1–8.
206. Lafferty K. D. Environmental parasitology: what can parasites tell us about human impacts on the environment? / K. D. Lafferty // *Parasitology today*. – 1997. – Vol. 13. – No. 7. – P. 251–255.
207. Lama J. L. Glucose-6-phosphate dehydrogenase regulation in the hepatopancreas of the anoxia-tolerant marine mollusc, *Littorina littorea* / J. L. Lama, R. A. V. Bell, K. B. Storey // *PeerJ*. – 2013. – 10.7717/peerj.21.
208. Laruelle F. Histological analysis of trematodes in *Dreissena polymorpha*: their location, pathogenicity, and distinguishing morphological characteristics / F. Laruelle, D. P. Molloy, V. A. Roitman // *J. Parasitol.* – 2002. – 88(5). – P. 856–863.
209. Lee C. G. Metacercarial production of *Lymnaea viridis* experimentally infected with *Fasciola hepatica* / C. G. Lee, S. H. Cho, C. Y. Lee // *Veterinary Parasitology*. – 1995. – 58. – P. 313–318.
210. LeFlore W. B. Histochemical localization of hydrolytic enzymes in metacercariae and young adults of *Leucochloridiomorpha constantiae* (Trematoda) / W. B. LeFlore, B. Fried & H. S. Bass // *Trans. Am. Microsc. Soc.* – 1987. – Vol. 106, N. 1. – P. 74–79.
211. Leicht K. Infection success of *Echinoparyphium aconiatum* (Trematoda) in its snail host under high temperature: role of host resistance / K. Leicht, & O. Seppälä // *Parasites & Vectors*, 7 (192). doi:10.1186/1756-3305-7-192.
212. Levri E. P. The effects of size, reproductive condition, and parasitism on foraging behavior in a freshwater snail, *Potamopyrgus antipodarum* / E. P. Levri, C. M. Lively // *Anim. Behav.* – 1996. – №51. – C. 891–901.
213. Lo C.-T. Pattern of emergence and the effects of temperature and light on the emergence and survival of Heterophyid cercariae (*Centrocestus formosanus* and *Haplorchis pumilio*) / C.-T. Lo, K.-M. Lee // *J. Parasitol.* – 1996. – Vol. 82. – №2. – P. 347–350.
214. MacKenzie K. Parasites as pollution indicators in marine ecosystems: a

- proposed early warning system / K. MacKenzie. // Marine Pollution Bulletin. – 1999. – Vol. 38. – No. 11. – P. 955–959.
215. Marcogliese D. J. Parasites of the superorganism: Are they indicators of ecosystem health? / David J Marcogliese // International Journal for Parasitology. – 2005. – 35. – P. 705–716.
216. Martens W. J. M. Climate change and vector-borne diseases: A global modelling perspective / W. J. M. Martens, T. H. Jetten, J. Rotmans, L. W. Niessen // Global Environmental Change. – 1995. – Vol. 5, Num. 3. – P. 195–209.
217. McCarthy A. M. The influence of temperature on the survival and infectivity of the cercariae of *Echinoparyphium recurvatum* (Digenea: Echinostomatidae) / A. M. Carthy // Parasitology. - 1999. - Vol. 118. - Issue. 4. - C. 383-388.
218. Miura O. Effects of double infection on the shell size and distribution of snail hosts / O. Miura, S. Chiba // Parasitology International, 2007. – Vol. 56. – C. 19–22.
219. Molloy D. P. Natural enemies of zebra mussels: predators, parasites, and ecological competitors / D. P. Molloy, A. Y. Karatayev, L. E. Burlakova, D. P. Kurandina, F. Laruelle. // Reviews of fisheries science, 1997. – 5 (1). – P. 27–97.
220. Mouritsen K. N. A parasite indirectly impacts both abundance of primary producers and biomass of secondary producers in an intertidal benthic community / K. N. Mouritsen, R. Poulin. // J. Mar. Biol. Assoc. UK, 2006. – 86. – P. 221–226.
221. Mouritsen K. N. Parasitism as a determinant of community structure on intertidal flats / K. N. Mouritsen, R. Poulin. // Mar Biol. – 2010. – 157. – P. 201–213.
222. Paull S. H. High temperature enhances host pathology in a snail–trematode system: possible consequences of climate change for the emergence of disease / S. H. Paull, P. T. J. Johnson. // Freshwater Biology. – 2011. – 56. – P. 767–

778.

223. Patz J. A. Effects of environmental change on emerging parasitic diseases / J. A. Patz, T. K. Graczyk, N. Gellera, A. Y. Vittor. // Patz J. A. et al., 2000. – P. 1. - A. 11.
224. Pietroock M. Free-living endohelminth stages: at the mercy of environmental conditions / M. Pietroock, D. J. Marcogliese. // Trends in Parasitology. – 2003. – Vol. 19, No. 7. – P. 293. A. 299.
225. Pinheiro J. Morphology of the rediae of *Echinostoma paraensei* (Trematoda: Echinostomatidae) from its intermediate host *Lymnaea columella* (Mollusca, Gastropoda) / J. Pinheiro, A. J. Maldonado, M. Attias, R. M. Lanfredi. // Parasitol Res. – 2004 Jun. – Vol. 93, N 3. – P. 171–177.
226. Pinheiro J. Physiological changes in *Lymnaea columella* (Say, 1817) (Mollusca, Gastropoda) in response to *Echinostoma paraensei* Lie and Basch, 1967 (Trematoda: Echinostomatidae) infection / J. Pinheiro, A. J. Maldonado, R. M. Lanfredi. // Parasitology Research. – 2009. – C. 55–59.
227. Pleše B. Anaerobic pathways in the Porifera: Strombine dehydrogenase, an opine dehydrogenase, from the sponge: Dissertation zur Erlangung des Grades Doktor der Naturwissenschaften *Suberites domuncula*. – Mainz, 2007. – 127 c.
228. Portner H. O. Anaerobiosis and acid-base status in marine invertebrates: effect of environmental hypoxia on extracellular and intracellular pH in *Sipunculus nudus* L. / Portner H.O., Grieshaber M.K. & Heisler N. // J. Comp. Physiol. B. – 1984. – Vol. 155. – P. 13. A. 20.
229. Poulin R. Effects of initial (larval) size and host body temperature on growth in trematodes / R. Poulin. // Can. J. Zool. – 2003. – № 8. – P. 574–581.
230. Poulin R. Global warming and temperature-mediated increases in cercarial emergence in trematode parasites / R. Poulin. // Parasitology. – 2006. – 132. – P. 143–151.
231. Raabe Z. Ordo Thigmotricha (Ciliata – Holotricha) IV. Familia Thigmophriidae / Z. Raabe. // Acta Protozool. – 1971. – 9. – P. 121–170.

232. Repak A. J. Photomicrography / A. J. Repak. // Protocols in protozoology / edited by J. J. Lee, A. T. Soldo., 1992. – C. C–2.1.– C.–2.6.
233. Smyth J. D. The physiology of trematodes / J. D. Smyth, D. W. Halton // Cambridge: Cambridge University Press, 1983. – 446 p.
234. Socha D. Zmiany jakości wody I trofii podgrzanych jezior konińskich. – Biblioteka monitoringu środowiska. – Konin, 1997. – 71 s.
235. Socha D. Strukturai funkcjonowanie Konin jezior konińskich / D. Socha, B. Zdanowski. – Poznań: Biblioteka Monitoringu Środowiska, 2001. – 75 p.
236. Sohn W. M. *Echinostoma revolutum* infection in children, Pursat province, Cambodia / W. M. Sohn, J. Y. Chai, T. S. Yong, K. S. Eom, C. H. Yoon, M. Sinuon et al. // Emerging Infectious Diseases, January 2011. – Vol. 17, No. 1. – P. 117–119.
237. Sorensen R. E. Snail-trematode life history interactions: past trends and future directions / R. E. Sorensen, D. J. Minchella // Parasitology, 2001. – Vol. 123. – P. 230–257.
238. Sousa W. P. Host life history and the effect of parasitic castration on growth a field study of *Cerithidea californica* Haldeman (Gastropoda: Prosobranchia) and its trematode parasites / W. P. Sousa. // Journ. Exp. Mar. Biol. Ecol, 1983. – Vol. 101. – P. 273–296.
239. Stańczykowska A. Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) in lakes. / A. Stańczykowska. // Pol. Arch. Hydrobiol. –1977. – 24. – P. 461–530.
240. Staweski K. The thermal and oxygen relationship and water dynamics the surface water layer in the Konin heated lakes ecosystem / K. Staweski, J. P. Pyka, B. Zdanowski // Arch. Pol. Fish. – Vol. 15, Fasc. 4. – 2007. – P. 247–258.
241. The effect of temperature on the population size of *Tetrahymena thermophila* [Електронний ресурс] / [J. K. Duhra, L. Fan, V. S. Gill та ін.] // The Expedition. – 2013. – Режим доступу до ресурсу: <http://ojs.library.ubc.ca/index.php/expedition/article/view/184817/184496>.

242. Weisse T. Effect of temperature on inter- and intraspecific isolates of *Urotricha* (Prostomatida, Ciliophora) // Aquatic Microbial Ecology – 1999. – Vol. 15. – P. 285–291.
243. Weisse T. Niche separation in common prostome freshwater ciliates: the effect of food and temperature / T. Weisse // Aquatic Microbial Ecology – 2001. – V. 26. – P. 167–179.
244. Williams C. L. Comparison of the rhythmic emergence of *Schistosoma mansoni* cercariae from *Biomphalaria glabrata* in different lighting regimens / C. L. Williams, W. S. Wessels, D. E. Gilbertson // J. Parasitol. – 1984. – Vol. 70. – №3. – P. 450–452.
245. Yuryshynets V. I. Bivalve mollusks of Sasyk-Reservoir and their parasites / V. I. Yuryshynets // Limnological reports. – Vol. 34. – Tulcea, Romania, 2002. – P. 395–399.
246. Yurishinets V. I. Experimental infestation of the mollusk *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) by the ciliate *Conchophthirus acuminatus* (Ciliophora: Oligohymenophorea) / V. I. Yurishinets, Yu. S. Ivasyuk, N. A. Krasutskaya // Hydrobiological Journal. – 2008. – V. 44, № 1 – P. 104–112.
247. Yuryshynets V. Records of the parasitic worm *Aspidogaster conchicola* (Baer 1827) in the Chinese pond mussel *Sinanodonta woodiana* (Lea 1834) in Poland and Ukraine / V. Yuryshynets, N. Krasutskaya // Aquatic Invasions. – 2009. – Volume 4, Issue 3. – P. 491–494.
248. Zbikowska E. Does behavioural fever occur in snails parasitized with trematode larvae? / E. Zbikowska // Journal of Thermal Biology. – 2004. – 29. – P. 675–679.
249. Zbikowska E. Do larvae of *Trichobilharzia szidati* and *Echinostoma revolutum* generate behavioral fever in *Lymnaea stagnalis* individuals? // Parasitol Res. – 2005. – 97. – P. 68–72.