

11. Machino Y. Distribution of crayfish in Europe and adjoining countries: updates and comments / Y. Machino, D. M. Holdich // *Freshwater Crayfish*. – 2006. – Vol. 15. – P. 292–323.
12. Kostyuk V. S. Karyotypes and morphological variability of crayfish *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholts, 1823) and *P. angulosus* (Rathke, 1837) / V. S. Kostyuk, A. V. Garbar, S. V. Mezhzherin // *Вестник зоологии*. – 2013. – Вып. 47, № 3. – P. 205–210.
13. Peacock F. C. Serum protein electrophoresis in acrilamide gel: patterns from normal human subjects / F. C. Peacock, S. L. Bunting, K. G. Queen // *Science*. – 1965. – Vol. 147. – P. 1451–1455.
14. Souty-Grosset C. Atlas of Crayfish in Europe / C. Souty-Grosset, D. M. Holdich, P. Y. Noël, J. D. Reynolds, P. Hafner. – Paris : Muséum national d'Histoire naturelle, (Patrimoines naturels), 2006. – 64 p.
15. Starobogatov Y. I. Taxonomy and geographical distribution of crayfishes of Asia and East Europe (Crustacea, Decapoda, Astacoidei) / Y. I. Starobogatov // *Arthropoda Selecta*. – 1995. – Vol. 4 (3/4). – P. 3–25.

Костюк Віталій, Межжерин Сергей, Гарбар Александр. Генетическая дифференциация речных раков из водоемов бассейна р. Припять. На основе проведенных исследований аллозимной изменчивости доказано наличие в водоемах бассейна реки Припять трех видов речных раков: *A. astacus*, *A. angulosus* и *A. leptodactylus*. Установлено, что вид *A. astacus* генетически существенно более дифференцированный от длиннопалых раков, чем *A. angulosus* и *A. leptodactylus* между собой. Это может рассматриваться как доказательство подродовой, а возможно и родовой обособленности этих раков. Наличие четких аллозимных различий между симпатрическими видами длиннопалых раков *A. leptodactylus* и *A. angulosus* доводит их репродуктивную изоляцию и видовую самостоятельность.

Ключевые слова: речные раки, аллозимная изменчивость, генетическая дифференциация, бассейн Припяти.

Kostyuk Vitaliy, Mezhzherin Sergey, Garbar Alexander. Genetic Differentiation of River Crayfish From Reservoirs of the Pripyat River Basin. Based on the research of allozymes variability, the presence of three species of freshwater crayfish in the reservoirs of the Pripyat basin: *A. astacus*, *A. angulosus* and *A. leptodactylus* has been proved. It is established that the species *A. astacus* is genetically substantially more differentiated from narrow-clawed crayfish than *A. angulosus* and *A. leptodactylus* among themselves. This can be regard as evidence of the subfamily or possibly the generic level of differentiation of this crayfishes. The presence of clear allozymes differences between the sympatric species of narrow-clawed crayfish *A. leptodactylus* and *A. angulosus* proves their reproductive isolation and species autonomy. For the first time were analyzed the geographical distribution, abundance and biotopes dependence of species of crayfish in the Pripyat basin and neighboring territories of Ukraine. It has been established that angular crayfish more adapted to modern environmental conditions.

Key words: freshwater crayfish, allozymes variability, genetic differentiation, Pripyat basin.

Стаття надійшла до редколегії
22.10.2017 р.

УДК 594.32:576.89

Олена Уваєва

Вплив трематод на плодючість калюжниць

Уперше з'ясовано вплив трематоди *Neoacanthoparyphium echinatoides* (de Filippi, 1854) на плодючість двох видів молюсків родини Viviparidae. Виявилось, що ця трематода на партеногенетичній стадії розвитку достовірно знижує плодючість калюжниць. Паразитовання трематоди на стадії метацеркарій не впливає на відтворення популяції хазяїна.

Ключові слова: *Viviparidae*, плодючість, трематоди, партеніти, церкарії, метацеркарії.

Постановка наукової проблеми та її значення. Відносини між паразитом і хазяїном викликають великий загальнобіологічний інтерес. Молюски родини Viviparidae є obligатними проміжними й додатковими (другими проміжними) господарями личинкових форм трематод, марили яких паразитують у птахів [6]. Ця група прісноводних молюсків відіграє важливу роль в екосистемах, оскільки входить до складу різних трофічних ланцюгів і бере активну участь у колообігу речовини та енергії в біоценозах.

© Уваєва О., 2017

Паразитування трематод на як стадії партеніт, так і метацеркарій, здебільшого не спричиняє загибелі моллюска-господаря, оскільки це призвело б і до їх власної елімінації, а отже і неможливості продовжувати свій життєвий цикл [7]. Водночас відомо, що паразитування партеногенетичних поколінь багатьох видів трематод призводить до кастрації моллюсків.

Аналіз досліджень цієї проблеми. Паразитування трематод змінює репродуктивні властивості господаря, зокрема понижує плодючість, що доведено для деяких двостулкових і червоногих видів моллюсків [3–5, 8, 14,17], здійснюючи таким чином негативний вплив на відтворення їхніх популяцій.

Що ж стосується калюжниць, то така інформація відсутня. Водночас важливо з'ясувати, чи здатні самки *Viviparidae*, уражені партенітами та личинками трематод, розмножуватися.

Мета роботи – оцінити вплив партеніт і личинок трематод на плодючість двох видів калюжниць.

Матеріали й методи дослідження. Дослідження проведено на модельних поселеннях калюжниць річкової *Viviparus viviparus* (Linné, 1758) (р. Случ, м. Сарни Рівненської обл.) і калюжниці болотяної (*V. contectus* (Millet, 1813)) (заплави р. Тня, с. Несолонь Житомирської обл.). Збір матеріалу здійснювали за загальноприйнятою методикою [2, с. 127] протягом літнього періоду 2011–2013 рр. Видову належність моллюсків ідентифікували за [12, с. 60–68].

Стать калюжниць визначали завдяки наявності в них чіткого статевого диморфізму: у самців праве щупальце коротке, потовщене й тупе (воно перетворилося на копулятивний орган), тоді як у самок праве та ліве щупальці однакової форми й розміру. Індивідуальну плодючість (емб./самка) калюжниць визначали за кількістю ембріонів на всіх стадіях розвитку, виявлених у виводкових шляхах однієї самки.

Паразитологічні розтини калюжниць проводили за методикою М. І. Черногоренко [6, с. 6]. Зараження моллюсків партенітами (спороцисти, редії) і розповсюджувальними личинками (церкарії, метацеркарії) виявляли під мікроскопом ЛОМОМикмед-1 при збільшенні 7×10 , досліджуючи тимчасові гістологічні препарати гепатопанкреаса, шлунка, кишки, мантиї, простати, білкової залози та яйцепроводу. Для характеристики зараження моллюсків партенітами й личинками трематод обрано екстенсивність інвазії (EI, %) за формулою:

$$EI = n / N \cdot 100 \%,$$

де n – кількість моллюсків, заражених трематодами, екз.; N – загальна чисельність досліджених моллюсків (вибірка), екз.

Статистичний аналіз проведено із застосуванням програми Excel.

Виклад основного матеріалу й обґрунтування отриманих результатів дослідження. У досліджених поселеннях калюжниць виявлено партеніти (спороцисти, редії) і розповсюджувальні личинки (церкарії, метацеркарії) трематоди *Neocanthoparyphium echinatoides* (de Filippi, 1854). Інформацію про екстенсивність інвазії моллюсків наведено на рис. 1.

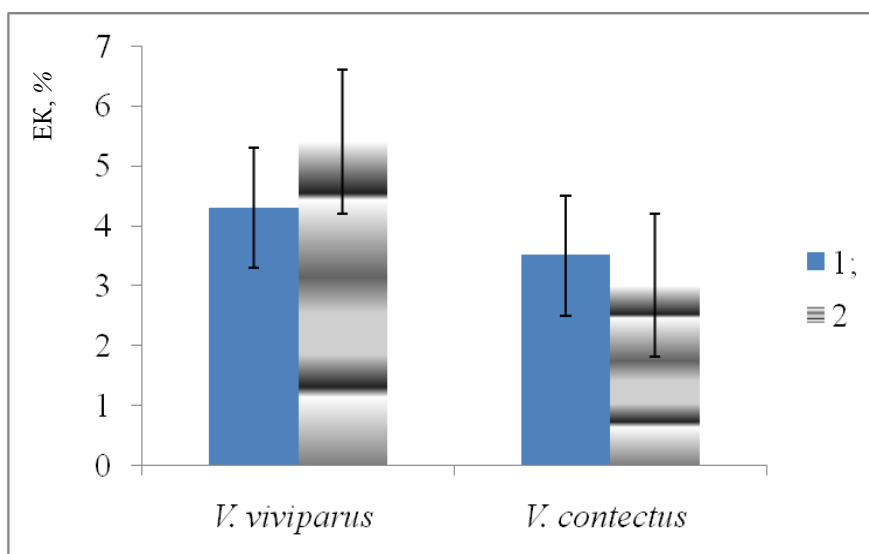


Рис. 1. Екстенсивність інвазії калюжниць метацеркаріями (1) та партенітами й церкаріями (2) *N. echinatoides*

Нами окремо, проаналізовано як впливає паразитування метацеркарій на плодючість калюжниць, коли вони є додатковими (другими проміжними) господарями трематод, а також те, як змінюється цей показник під впливом партеніт і церкарій, коли молюски є облігатними проміжними господарями.

Плодючість 3-річних самок *V. viviparus*, заражених метацеркаріями *N. echinatoides*, у середньому становить 16–26 емб./самок, у позбавлених інвазії – 14–27 емб./самок (табл. 1). Порівнюючи середні значення плодючості в позбавлених інвазії та заражених метацеркаріями калюжниць, ми не виявили відмінностей, а у 2012 р. в останніх аналізований показник навіть був дещо більший. Подібні результати отримано й для *V. contectus* (табл. 2)

Таблиця 1

Плодючість 3-річних *V. viviparus* (р. Случ) у позбавлених інвазії й заражених трематодою *N. echinatoides*

Рік	Плодючість, емб./самка					
	незаражені самки		заражені метацеркаріями самки		заражені партенітами й церкаріями самки	
	$x \pm m_x$	min–max	$x \pm m_x$	min–max	$x \pm m_x$	min–max
2011	23±3,8	19–27	22±2,7	18–25	15±2,7	10–19
2012	19±2,9	14–22	21±3,8	16–26	9±3,8	7–13
2013	21±3,2	18–26	20±2,1	17–23	10±3,1	6–13

Таблиця 2

Плодючість 3-річних *V. contectus* (заплави р. Тня) у позбавлених інвазії й заражених трематодою *N. echinatoides*

Рік	Плодючість, емб./самка					
	незаражені самки		заражені метацеркаріями самки		заражені партенітами й церкаріями самки	
	$x \pm m_x$	min–max	$x \pm m_x$	min–max	$x \pm m_x$	min–max
2011	12±3,0	8–17	11±2,0	6–14	8±1,9	4–10
2012	14±2,7	9–18	13±2,6	9–16	9±3,8	7–13
2013	11±2,2	7–15	12±2,8	8–17	6±2,1	5–9

Отримані дані дають змогу зробити висновок, що метацеркарії трематод не впливають на плодючість калюжниць.

Інвазовані партенітами й церкаріями *N. echinatoides* самки *V. viviparus* і *V. contectus* мають плодючість майже в 1,5–2 рази меншу, ніж позбавлені цих паразитів особини (табл. 1, 2). Самки, які містили партеніти та зрілі церкарії, іноді взагалі були без ембріонів, тобто безплідними. Отже паразитування в самок калюжниць партеніт і церкарій достовірно ($p < 0,05$) знижує їхню плодючість.

Паразитарна кастрація – це поширене явище, яке багато дослідників оцінюють як стратегію паразитів, спрямовану на забезпечення їм кращих умов для виживання в тілі господаря реалізації свого життєвого циклу [1, 9, 13]. Адже для трематод тіло хазяїна є енергонасиченою трофічною нішею, що забезпечує розвиток паразита. І, звичайно, чим менше молюск витратить енергії на розмноження, зокрема продукування самками ембріонів, тим більше можливостей у самого паразита, щоб отримати поживні речовини для власного розвитку.

Партеніти й личинки трематод у самок калюжниць здебільшого локалізовані у гепатопанкреасі, рідше – в білковій залозі, яйцепроводі, що з часом спричиняє редуцію статеві системи. Пригнічення функцій репродуктивних органів господаря здійснюється не лише за допомогою некрозу, зумовленого прямим механічним тиском ростучих паразитів на органи розмноження молюсків, але й гістіофагією, тобто поїданням тканин хазяїна редіями.

Окрім того, паразитарна кастрація в молюсків пояснюється порушенням фізіологічного й нейроендокринного процесів – нейтралізація імунної відповіді господаря на молекулярному рівні, пригнічення синтезу нейроендокринних речовин та дії гонадотропних гормонів [15, 16]. У наведених роботах детально розглянуто біохімічні механізми, у результаті яких понижається або й пригнічується репродуктивна функція молюска-хазяїна.

На прикладі легеневого молюска *Lymnaea stagnalis* (Linné, 1758) вивчено гормональну основу пониження репродуктивної функції господаря під час експериментального зараження шистосоматидами *Trichobilharzia ocellata* (La Valette, 1855) [10, 11]. Нейросекреторні клітини партеніт виділяють білок – шистосомазин, який блокує дію альбумінової залози молюска. Остання синтезує рідину, що заповнює яйцеві капсули. Також з'ясовано, що виділення шистосомазина й початок емісії перших церкарій збігаються в часі. Імовірно, виявлені механізми характерні не лише для легневих, але й для інших молюсків.

Отже, в організмі молюска-хазяїна, зараженого партенітами на ранніх стадіях, ще відбувається формування ембріонів. При подальшому розвитку партеніт зростає як механічний, так і біохімічний вплив на організм господаря, що, імовірно, і призводить до його безпліддя.

Висновки та перспективи подальшого дослідження. Відзначено різний вплив трематоди *N. echinatoides* на плодючість калюжниць залежно від стадії її розвитку (партеніти, церкарії, метацеркарії). Партеногенетичні стадії трематоди достовірно знижують плодючість Viviparidae, адже для партеніт калюжниць є проміжним господарем, який забезпечує не лише розповсюдження паразита, але і його розвиток, що потребує великих енергетичних затрат. Спричиняючи кастрацію хазяїна й отримуючи енергонасичену трофічну нішу, партеніти забезпечують свій подальший розвиток.

Паразитовання трематоди на стадії метацеркарії не впливає на відтворення популяції хазяїна, адже калюжниця для метацеркарії є додатковим господарем, який лише зберігає личинку в біоценозі, що не потребує додаткової енергії.

У подальшому перспективним убачаємо дослідження статевих особливостей інвазії калюжниць трематодами.

Джерела та література

1. Галактионов К. В. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод / К. В. Галактионов, А. А. Добровольский. – Санкт-Петербург : Наука, 1998. – 404 с.
2. Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР / В. И. Жадин // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. – Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1952. – Т. 46. – 376 с.
3. Жохов А. Е. Влияние трематодной инвазии на репродуктивную функцию моллюсков *Pisidium amnicum* (Bivalvia, Pisidiidae) (организменный и популяционный уровни) / А. Е. Жохов, М. Н. Пугачева // Экология. – 1995. – № 2. – С. 130–135.
4. Мереминский А. И. Влияние трематодной инвазии на репродуктивную способность моллюсков семейства Planorbidae / А. И. Мереминский // Паразиты водных беспозвоночных животных. – Львов, 1972. – С. 59.
5. Стадниченко А. П. О воздействии личиночных форм трематод на органы воспроизведения их промежуточных хозяев – брюхоногих моллюсков / А. П. Стадниченко // Паразитология. – 1969. – Т. 3. – Вып. 1. – С. 53–57.
6. Черногоренко М. И. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ / М. И. Черногоренко. – Київ : Наук. думка, 1983. – 210 с.
7. Шмальгаузен И. И. Избранные труды / И. И. Шмальгаузен // Пути и закономерности эволюционного процесса. – Москва : Наука, 1983. – 350 с.
8. Юрлова Н. И. Влияние зараженности партенитами трематод на воспроизводство популяции моллюска *Lymnaea stagnalis* / Н. И. Юрлова, С. Н. Водяницкая, А. В. Попов // Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири. I межрегиональная научно-практическая конференция. – Кемерово, 1997. – С. 106–107.
9. Baudoin M. Host castration as a parasitic strategy / M. Baudoin // Evolution. – 1975. – Vol. 29. – № 2. – P. 335–352.
10. De Jong-Brink M. The parasite *Trichobilharzia ocellata* interferes with the endocrine control of female reproduction of its host *Lymnaea stagnalis* / M. de Jong-Brink, M. M. Elsaadany, H. H. Boer // Experimental Parasitology. – 1988. – Vol. 65. – P. 91–100.
11. De Jong-Brink M. *Trichobilharzia ocellata*: Influence of infection in the interaction between the dorsal body hormone, female gonadotropic hormone, and the follicle cells in the gonad of the intermediate host *Lymnaea stagnalis* / M. de Jong-Brink, M. J. M. Bergamin-Sassen // Experimental Parasitology. – 1989. – Vol. 68. – P. 93–98.
12. Glöer P. Süßwassergastropoden. Mollusca I. Nord-und Mitteleuropas / P. Glöer. – Hackenheim : ConchBooks, 2002. – 327 s.

13. Kuris A. M. Trophic interaction: similarity of parasitic castrations to parasitoids / A. M. Kuris // Quart. Rev. Biol. – 1974. – Vol. 49. – P. 129–148.
14. Loker E. S. Effects of infection on the growth, survival, and reproduction of *Lymnaea catascopium* / E. S. Loker // J. Invertebr. Pathol. – 1979. – 34. – 2. – P. 138–144.
15. Schräg S. J. Effects of *Schistosoma haematobium* infection on reproductive success and male outcrossing ability in the simultaneous hermaphrodite, *Bulinus truncates* (Gastropoda: Planorbidae) / S. J. Schräg, D. Rollinson // Parasitology. – 1994. – 108. – 1. – P. 27–34.
16. Taskinen J. Exploitation of *Anadonta piscinalis* (Bivalvia) by trematodes: Parasite tactics and host longevity / J. Taskinen, T. Makela, T. E. Valtonen // Ann. zool. fenn, 1997. – 34. – № 1. – P. 37–46.
17. Wilson R. A. The parasitic castration and gigantism of *Lymnaea truncatula* infected with the larval of *Fasciola hepatica* / R. A. Wilson, J. Denison // Z. Parasitenk. – 1980. – 61. – 2. – P. 109–119.

Уваева Елена. Влияние трематод на плодовитость живородок. Впервые установлено влияние трематод на плодовитость двух видов живородок – *Viviparus viviparus* и *V. contectus*. Отмечается разное влияние трематоды *Neoacanthoparyphium echinatoides* на плодовитость Viviparidae в зависимости от стадии ее развития (партениты, церкарии, метацеркарии). Партеногенетические стадии трематоды достоверно снижают плодовитость Viviparidae. Для партенит живородки являются промежуточным хозяином, который должен обеспечить не только распространение паразита, но и его развитие, что требует больших энергетических затрат. Вызывая кастрацию хозяина и получая энергонасыщенную трофическую нишу, партениты обеспечивают свое дальнейшее развитие.

Паразитирование трематоды на стадии метацеркарии не влияет на воспроизводство популяции хозяина. Для метацеркарий живородки выступают в роли трансмиссивного хозяина, который только сохраняет личинку в биоценозе, что не требует дополнительной энергии.

Ключевые слова: Viviparidae, плодовитость, трематоды, партениты, церкарии, метацеркарии.

Uvaeva Olena. The Effect of Trematodes on Fecundity of Viviparidae. The effect of trematode infection on fecundity of two species of Viviparidae, *Viviparus viviparus* and *V. contectus* is studied for the first time. The effect of *Neoacanthoparyphium echinatoides* trematode on the snail fecundity depends on the fluke's life stage (parthenitae, cercariae, metacercariae). The parthenogenetic life stages of trematodes significantly reduce fecundity of Viviparidae, because the snail as an intermediate host provides both the distribution and development of the parasite at great energy cost to itself. The flukes castrate their host obtaining an energy-rich trophic niche ensuring their subsequent development.

Metacercariae, parasitizing in the snail, do not effect reproduction of the host population. To them, Viviparidae are only reservoirs which is not associated with energy costs.

Key words: Viviparidae, fecundity, trematodes, parthenitae, cercariae, metacercariae.

Стаття надійшла до редколегії
20.10.2017 р.