

ecological groups of students. One of the interesting aspects of the morphology of the cerebellum is the degree of separation of the worm on leaves, their relative size and physiological significance of this. In our study we analyzed the relative total area of the cerebellum and some leaves 19 species of birds to identify factors (type of locomotion, means of obtaining food, allometry body proportions, the type of development) that affect the size and number of secondary and tertiary layers of particles. The results indicate a correlation between the size of leaves and some behavioral responses: a fast, maneuverable flight, travel, preferably upright on a solid substrate, aquatic life and foraging through tsidylnoho system.

Key words: birds, cerebellum, cerebellar lobe, cerebellum leaf, environmental group.

Стаття надійшла до редколегії
15.02.2017 р.

УДК 591.5: 594.38

Агнеса Стадниченко,
Володимир Гирин,
Дмитро Вискушенко

Сумісний вплив десикації й гельмінтів на стабільність гомеостазу гемолімфи *Planorbarius corneus* (Mollusca, Gastropoda, Bulinidae)

Оцінено особливості сумісного впливу різної тривалості умов десикації (10, 20, 30, 40, 50, 60 діб) й інвазії материнськими та дочірніми редіями *Notocotylus thienemanni* й спороцистами *Cercaria pseudogracilis* на вміст гемоглобіну (Hb) у гемолімфі *Planorbarius corneus* та активну реакцію (рН) останньої. З'ясовано, що на умови десикації ці молюски відповідають зростанням концентрації Hb у їх гемолімфі. Цей дихальний пігмент відзначається потужними буферними властивостями, що дає змогу незараженим гельмінтами особинам постійно підтримувати активну реакцію їх гемолімфи на слабколужному рівні. Трематодна ж інвазія для *P. corneus* є обтяжувальним чинником, який значно вповільнює процес зростання вмісту Hb їх у гемолімфі, що супроводжується її підкисленням.

Ключові слова: *Planorbarius corneus*, Trematoda, гемолімфа, Hb, активна реакція (рН).

Постановка наукової проблеми та її значення. До найвагоміших екологічних проблем антропогенного походження, котрі вийшли на перше місце на початок XXI ст., безперечно, належить глобальне потепління [1]. Уперше питання про його загрозу для біосфери Землі було підняте на початку 60-х років минулого століття, а вже в 1980 р. її поставлено на порядок денний розгляду в ООН. В Україні ж ця проблема гостро постала лише 20–25 років тому, тобто тоді, коли реальними стали для неї негативні наслідки глобального потепління. Останнє не оминуло й одну з найбільш прохолодних і найвологіших її природно-географічних зон – Українське Полісся. Екстремально високі середньорічні та сезонні температури спричинили тут суттєві негативні зміни гідромережі. Наразі в межах цієї природно-географічної зони простежено відчутне скорочення як загальної кількості водоймищ і водотоків, так і їх площ, що становить серйозну загрозу їх існуванню в майбутньому [2]. Стейке підвищення температури повітря супроводжується зменшенням режиму зволоження територій. У результаті цього високопродуктивні й самовідновлювальні річкові та заплавні екосистеми трансформувались у нестабільні малопродуктивні ценози, які підпадають регресивним сукцесіям [3]. За таких обставин важливе з'ясування як патологічних, так і пристосовних змін, що спостерігаються в найбільш розповсюджених і найчисельніших видів гідробіонтів, які домінують у природних поліських екосистемах. Без таких відомостей не вдасться спрогнозувати найближчі (хоча би на 10–15 років) можливі наслідки і їх масштаби в зрушеннях сталості популяцій домінуючих типів гідроекосистем.

Формулювання мети й завдання статті. **Мета роботи** – з'ясування впливу умов десикації на показники гомеостазу витушки рогової в нормі та за інвазії її партеногенетичними поколіннями (материнські й дочірні редії, а також спороцисти) трематод. **Завдання дослідження** – виявлення характеру зрушень, спричинених умовами десикації, у вмісті Hb і значеннях водневого показника (рН) внутрішнього середовища *P. corneus* як інтактних, так і інвазованих трематодами.

Матеріал і методи досліджень. Матеріалом дослідження є 491 екз. витушок рогових *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758), зібраних у серпні 2015 р. у дрібних пересихаючих водоймах у заплаві р. Пєрга, правої притоки Уборті (с. Кривотин Житомирської обл.). До лабораторії матеріал транспортували загорнутим у 5–6 шарів добре зволоженої мішкочини й одразу по тому розміщали його (устям черепашки донизу) у кюветах (24×36 см), заповнених шаром (8–12 см) зволоженого крупнозернистого річкового піску. Тривалість десикації становила 10, 20, 30, 40, 50, 60 діб. У міру підсихання субстрату його зволожували.

По завершенню експозиції електронним штангенциркулем визначали величину максимального діаметра черепашки *P. corneus*, а на вагах WPS 1200 С – загальну масу тіла моллюсків. Опісля тварин піддавали повному знекровленню. Отриману при цьому гемолімфу використовували задля визначення в ній умісту Нб за методом Салі в модифікації І. О. Алякринської [4] і величини активної реакції середовища (рН) стрічковим експрес-методом (виробник – Czech Kerubic, Neratovice). Результати цих досліджень опрацьовано методами базової варіаційної статистики за [5]. Оскільки вміст Нб у гемолімфі моллюсків належить до групи пластичних ознак, застосовано, такі критерії змін її величин: CV – до 50 % (P = 95 %) [6].

Насамкінець із гепатопанкреасу моллюсків виготовляли тимчасові гістологічні препарати й досліджували їх мікроскопіюванням (МБР; зб. 7×8 і 7×40) на предмет можливого виявлення в моллюсків трематодної інвазії. Видову належність гельмінтів установлювали за [7].

Виклад основного матеріалу й обґрунтування отриманих результатів дослідження. Здавна відомо, що всі прояви життя (ріст, розмноження, локомоція, подразливість та ін.) забезпечуються енергією завдяки обміну речовин, перебіг якого найоптимальніший за умови сталості гомеостазу внутрішнього середовища організмів. У *P. corneus*, як і у всіх інших моллюсків, таким є вміст їх гемоцелю – гемолімфа. Циркуляція її судинами незамкненої кровоносної системи цих тварин здійснюється завдяки роботі серця, а по лакунах і синусах – скороченням соматичних м'язів. Фізико-хімічні властивості гемолімфи – надійний показник стабільності гомеостазу внутрішнього середовища цих тварин. У нашому дослідженні йдеться лише про два з них, найбільш важливі, а саме: про рівень умісту в гемолімфі *P. corneus* їх дихального пігменту (Нб) і про активну її реакцію, оцінювану за величиною водневого показника (рН). Вибір саме цих двох ознак гемолімфи був не випадковим. Адже за вмістом Нб у їх гемолімфі *P. corneus* можна впевнено судити про рівень забезпеченості їхнього організму киснем, без певного мінімуму якого неможлива життєздатність цих аеробних тварин. Не меншою є й значимість показника активної реакції гемолімфи, поскільки всі реакції процесу обміну речовин відбуваються виключно в певних межах значень показника рН. Зміни значень обох цих показників, залежні від тривалості умов десикації, представлені в наведеній нижче табл. 1. Із неї видно, що в контрольній групі тварин за наявності в них трематодної інвазії вміст Нб у гемолімфі статистично вірогідно (P>99,9 %) нижчий, порівняно з вільними від паразитів тваринами. Виявилось, що ступінь зрушення значення цього показника залежить від стадії життєвого циклу партеногенетичних поколінь трематод. Так, спричинення шкоди материнським («старим») редіям значно перевершує таку дочірнім («молодим») редіям *N. thienemanni*. Це зумовлене тим, що «старі» редії посідають набагато потужнішу мускулатуру глотки, довший і ширший кишковий тракт [8]. Це забезпечує їм можливість інтенсивного анімального живлення тканинами їх гостального біотопу – гепатопанкреаса *P. corneus*. І «старим», і «молодим» редіям притаманний ще й другий спосіб живлення – пристінне травлення [9], яке здійснюється завдяки наявності на вкриваючому поверхню їхнього тіла тегументі численних, але не дуже густо розміщених мікрворсинок. Останніх у «старих» редій значно більше у зв'язку з більшою загальною поверхнею їхнього тіла, порівняно з такою в редій «молодих». Сказане підтверджується даними, стосовно зменшення під дією інвазії рівня вмісту Нб у гемолімфі: у перших із них воно становить 18,37 %, у других – 13,27 % (P>99,9 %). Значно відчутніший негативний вплив на моллюсків-хазяїв, порівняно з редіями, за обговорюваним показником справляють спороцисти.

Їх живлення здійснюється єдиним можливим для них способом – пристінним травленням. Але відбувається воно в спороцист значно інтенсивніше, порівняно з редіями. Справа в тому, що вся поверхня тегументу спороцист укрита щільною щіточною каймою, утвореною дуже густо розміщеними мікрворсинками [9]. Про вкрай високу ефективність такого способу живлення цих партеніт трематод свідчить такий факт: вміст Нб у гемолімфі *P. corneus* за інвазії його спороцистами *C. pseudogracilis* знижується на 25,5 % (P>99,9 %).

Таблиця 1

Сумісний вплив десикації й трематодної інвазії на показники гомеостазу гемолімфи *P. corneus*

Інвазія	n	Уміст Hb, г/ %		рН	
		lim	M±m CV	lim	M±m CV
1	2	3	4	5	6
Контроль					
Немає	15	0,90–1,12	0,98±0,07 14,11	7,0–8,0	7,62±0,15 16,12
Материнські редії	13	0,73–1,11	0,80±0,09 13,13	6,0–8,0	7,50±0,19 11,16
Дочірні редії	14	0,73–0,99	0,90±0,02 21,01	6,0–8,0	7,48±0,12 13,14
Спороцисти	11	0,70–1,01	0,73±0,05 19,08	7,0–8,0	7,40±0,29 13,11
10 діб					
Немає	17	1,20–1,53	1,40±0,06 16,43	7,0–8,0	7,64±0,19 16,15
Материнські редії	10	1,11–1,32	1,18±0,03 19,99	7,0–8,0	7,54±0,21 12,11
Дочірні редії	9	1,04–1,25	1,22±0,06 18,37	7,0–8,0	7,42±0,16 19,17
Спороцисти	17	0,97–1,28	1,11±0,05 10,05	7,0–8,0	7,32±0,21 12,32
20 діб					
Немає	10	1,29–1,68	1,56±0,08 13,15	7,0–8,0	7,40±0,13 15,15
Материнські редії	9	1,06–1,24	1,17±0,03 12,16	6,0–7,0	6,81±0,19 14,08
Дочірні редії	13	1,19–1,39	1,32±0,02 19,16	6,0–7,0	6,77±0,21 10,10
Спороцисти	16	0,92–1,21	1,02±0,07 19,95	6,0–7,0	6,60±0,15 15,13
30 діб					
Немає	11	1,51–1,89	1,68±0,09 18,91	7,0–8,0	7,50±0,38 15,15
Материнські редії	14	0,63–0,97	0,79±0,03 21,11	6,0–7,0	6,63±0,27 17,28
Дочірні редії	18	0,88–1,19	0,95±0,06 14,05	6,0–7,0	6,56±0,21 14,03
Спороцисти	19	0,79–1,20	0,88±0,04 17,16	6,0–7,0	6,52±0,18 13,12
40 діб					
Немає	10	1,72–1,99	1,81±0,09 15,43	7,0–8,0	7,58±0,16 18,15
Материнські редії	9	0,66–0,98	0,74±0,02 20,02	6,0–7,0	6,12±0,20 17,18
Дочірні редії	9	0,81–1,05	0,89±0,01 11,23	6,0–7,0	6,10±0,11 13,10
Спороцисти	19	0,69–1,03	0,78±0,05 13,12	6,0–7,0	6,12±0,31 14,16
50 діб					
Немає	12	1,89–2,21	1,96±0,08 22,08	7,0–8,0	6,98±0,24 20,00
Материнські редії	15	0,67–0,96	0,72±0,04 19,22	6,0–7,0	6,20±0,30 14,06

1	2	3	4	5	6
Дочірні редії	18	0,80–0,97	0,86±0,03 13,07	6,0–7,0	6,33±0,34 19,43
Спороцисти	21	0,71–0,98	0,74±0,05 18,06	6,0–7,0	6,17±0,16 18,18
60 діб					
Немає	9	2,20–2,61	2,44±0,09 10,93	7,0–8,0	7,00±0,11 19,18
Материнські редії	14	0,65–0,92	0,70±0,06 16,17	6,0–7,0	6,19±0,31 18,14
Дочірні редії	13	0,69–0,93	0,81±0,04 15,19	6,0–7,0	6,11±0,25 19,01
Спороцисти	14	0,56–0,94	0,66±0,03 13,15	6,0–7,0	6,00±0,18 13,14

Відомо [4], що в незаражених партенітами трематод *P. corneus*, які перебувають поза водним середовищем, із подовженням тривалості умов обсихання вміст Нв у їхній гемолімфі прогресуюче зростає. Це важливе еколого-фізіологічне пристосування, котре дає змогу цим тваринам протягом тривалого перебування в умовах десикації зберігати життєздатність. Як реагують на такі умови заражені гельмінтами молюски, до останнього часу не досліджували. Нами з'ясовано, що в інтактних *P. corneus* на 60-ту добу експозиції в умовах десикації вміст Нв у їхній гемолімфі зростає у 2,5 раза (на фоні втрати вихідної загальної маси тіла на 46 %). В інвазованих трематодами особин до 30–40-ї діб експерименту відбувається повільне незначне зростання значення цього показника, а в подальшому простежуємо його поступове падіння. На момент завершення досліду в *P. corneus*, заражених «старими» редіями *N. thienemanni*, падіння його рівня досягає 12,5 %, «молодими» редіями – 10, а спороцистами *C. pseudogracilis* – 9,59 % ($P > 99,9$ %). Утрати вихідної загальної маси їхнього тіла становлять у перших із них 49,6 %, у других – 50,4, у третіх – 57,1 %.

До несприятливих умов існування *P. corneus* пристосовуються «перемиканням» аеробного метаболізму на метаболізм анаеробний [10; 11], у ході якого утворюються й постійно надходять у гемоцель молюсків продукти кислої природи, що за певної концентрації останніх може спричинити зрушення буферної ємкості їхньої гемолімфи. Результати нашого дослідження свідчать (табл. 1), що в інтактних особин протягом 60 діб експерименту зберігається слабколужна реакція їхнього внутрішнього середовища. Це можливо завдяки тому, що протягом цього часу відбувається підвищення в останньому рівня вмісту Нв, який і здійснює в ній забуферювання кислих продуктів. У незаражених *P. corneus* подібне ще півстоліття назад установлено дослідженнями І. О. Алякринської [12]. Нами ж з'ясовано, що в уражених гельмінтною інвазією особин, починаючи з 20-ї доби досліду й до його завершення, рівень умісту Нв у гемолімфі *P. corneus* виявляється недостатнім для підтримання її активної реакції на певному слабколужному рівні. У цих тварин відбувається підкислення гемолімфи, котре найбільш виражене в особин інвазованих спороцистами *C. pseudogracilis*, а за редіюїдної інвазії трематодою *N. thienemanni* – у разі зараження молюсків «старими» редіями.

Висновки та перспективи подальших досліджень. Досліджено спряжений вплив десикації неоднакової тривалості й різних форм трематодної інвазії (материнські та дочірні редії, спороцисти) на показники стабільності гомеостазу гемолімфи *P. corneus*. У незаражених гельмінтами молюсків за 60 діб десикації рівень умісту Нв у їхній гемолімфі зростає у 2,5 раза, тоді як в особин інвазованих материнськими редіями *N. thienemanni* рівень його знижується на 12,5 %, дочірніми редіями – на 10,4, а спороцистами *C. pseudogracilis* – на 8,3 %.

Оскільки Нв має буферні властивості, від рівня його вмісту в гемолімфі *P. corneus* залежать значення показників активної реакції (рН) останньої. У вільних від інвазії особин упродовж 60 діб експерименту активна реакція їхнього внутрішнього середовища зберігається на слабколужному рівні. Що ж стосується заражених трематодами особин, то рівень умісту Нв у їхній гемолімфі виявляється недостатнім для забуферювання кислих продуктів, які надходять у гемоцель цих тварин унаслідок їх переходу від аеробіозу до анаеробіозу. Тому в таких *P. corneus*, починаючи з 2-ї доби десикації й до моменту завершення експерименту, відбувається підкислення гемолімфи.

Предметом подальших досліджень може бути з'ясування впливу десикації на інші фізико-хімічні показники гемолимфи *P. corneus* як вільних від інвазії, так і заражених іншими видами трематод.

Джерела та література

1. Межжерин С. В. Животные ресурсы Украины / С. В. Межжерин. – Киев : Логос, 2008. – 281 с.
2. Михалюк І. Зміни клімату як загроза для флори водних макрофітів Північного Поділля / І. Михалюк, В. Чопик // Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки. – 2015. – Вип. 12 (313). – С. 25–32.
3. Янович Л. М. Перлівниці Unionidae Rafinesque, 1820 (Bivalvia) в сучасних екологічних умовах України (стан популяцій, особливості статевої структури і розмноження, біоценологічні зв'язки та фауна) : дис.... д-ра біол. наук : 03.00.08 / Л. М. Янович. – Київ, 2013. – 388 с.
4. Алякринская И. О. Количественная характеристика гемолимфы и гемоглобина роговой катушки *Planorbis corneus* (Gastropoda, Pulmonata) / И. О. Алякринская // Зоологический журн. – 1970. – Т. 49, вып. 3. – С. 349–354.
5. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – Москва : Высш. шк., 1973. – 343 с.
6. Шефтель В. О. Критерий надежности как функция биологической значимости и вариабельности признака / В. О. Шефтель, Р. Е. Сова // Применение математических методов оценки и прогнозирования реальной опасности накопления пестицидов во внешней среде и организме. – Киев : АСХН УРСР, 1976. – С. 37–39.
7. Здун В. І. Личинки трематод в прісноводних молюсках України / В. І. Здун. – Київ : Вид-во АН УРСР, 1961. – 141 с.
8. Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. / Т. А. Гинецинская. – Ленинград : Наука, 1986. – 411 с.
9. Гинецинская Т. А. Ультраструктура покровов и способ питания редий и спороцист (Trematodes) / Т. А. Гинецинская, В. Ф. Машанский, А. А. Добровольский // ДАН СССР. – Т. 166, № 4. – С. 249–250.
10. Бранд Т. Анаэробизм у беспозвоночных / Т. Бранд. – Москва : ИЛ, 1951. – 335 с.
11. Маляревская А. Я. Биохимические механизмы адаптации гидробионтов к токсическим веществам / А. Я. Маляревская // Гидробиологический журнал. – 1985. – Т. 21, № 3. – С. 70–82.
12. Алякринская И. О. О буферных свойствах гемолимфы моллюсков / И. О. Алякринская // Зоологический журн. – 1972. – Т. 51, вып. 2. – С. 189–196.

Стадниченко Агнеса, Гирин Владимир, Вискушенко Дмитрий. Совместное влияние десикации и гельминтов на стабильность гомеостаза *Planorbarius corneus* (Mollusca, Gastropoda, Bulinidae). Оценены особенности совместного влияния условий десикации разной продолжительности (10, 20, 30, 40, 50, 60 сут.) и инвазии материнскими и дочерними редиями *Notocotylus thienemanni* и спороцистами *Cercaria pseudogracilis* на содержание Hb в гемолимфе *P. corneus* и активную реакцию (pH) последней. Установлено, что на условия десикации эти моллюски отвечают возрастанием концентрации Hb в их гемолимфе. Этот дыхательный пигмент отличается мощными буферными свойствами, что позволяет незараженным гельминтами особям в этих неблагоприятных условиях среды поддерживать активную реакцию их гемолимфы на стабильном слабощелочном уровне. Трематодная же инвазия для *P. corneus* является отягчающим фактором, который существенно замедляет процесс роста содержания Hb в гемолимфе этих животных, что сопровождается ее подкислением.

Ключевые слова: *Planorbarius corneus*, Trematoda, гемолимфа, Hb, активная реакция (pH).

Stadnychenko Agnessa, Gyrin Volodimir, Vyskushenko Dmytro. Complex Influence of Desiccation and Helminths on the Homeostasis of Haemolymph of *Planorbarius corneus* (Mollusca, Gastropoda, Bulinidae). This article deals with the complex influence of the desiccation in various duration (10, 20, 30, 40, 50, 60 days) and the impact of the maternal and daughter rediae *Notocotylus thienemanni* and sporocysts *Cercaria pseudogracilis* on the concentration of Hb in the haemolymph of *Planorbarius corneus* and on the value of its activity reaction (pH). In the desiccation these molluscs respond by the growth of the concentration of Hb in their haemolymph. This reaction is less in case of trematoda invasion. This important respiratory albumen possesses powerful buffer possibilities because the non-infected by the helminths molluscs support activity reaction (pH) of their haemolymph on the weak alkaline level. In case of trematoda invasion the level of Hb in the haemolymph rises less and the active reaction (pH) of them becomes most sour.

Key words: *Planorbarius corneus*, Trematoda, haemolymph, Hb, active reaction (pH).

Стаття надійшла до редколегії
26.02.2017 р.