

DOI: 10.32999/ksu2524-0838/2020-28-8

УДК 591.5:594.38

Стадниченко А.П.¹, Уваєва О.І.², Вискушенко А.П.¹

СПРЯЖЕНИЙ ВПЛИВ ЦИНКУ І ГЕЛЬМІНТНОЇ ІНВАЗІЇ НА ТРОФОЛОГІЧНІ ПОКАЗНИКИ *LYMNAEA PALUSTRIS* (MOLLUSCA, GASTROPODA, LYMNAEIDAE)

¹Житомирський державний університет імені Івана Франка, Житомир, Україна

²Державний університет «Житомирська політехніка», Житомир, Україна

stadnychenko2016@gmail.com; bio-2016@ukr.net

Дане дослідження присвячене з'ясуванню особливостей сумісного впливу середовища, забрудненого іонами цинку, у концентраціях (представлених у ГДК) 0,5; 2; 5; 10; 15; 20, і різних стадій життєвого циклу трематоди *Notocotylus attenuates* (Rudolphi, 1809) на значення середньодобового раціону (ВСР), тривалості проходження корму травним трактом (ТПК) і коефіцієнту засвоюваності корму (КЗК) *Lymnaea palustris* (O. F. Müller, 1774).

Отримані результати експерименту засвідчують, що у середовищах, які містять іони цинку у кількостях від 0,5 ГДК і до 10 ГДК, із зростанням у них концентрацій токсиканта відбувається підвищення рівня фізіологічної активності піддослідних тварин, одним із проявів якого є прогресуюче наростання від кожної нижчої концентрації токсиканта до кожної наступної вищої величини ВСР, ТПК і КЗК. За вмісту ж у середовищах перебування *L. palustris* іонів цинку у концентраціях 15ГДК і 20ГДК значення згаданих вище трофологічних показників зменшуються по наростаючій. Трематодна інвазія – чинник, обтяжуючий пристосування піддослідних молюсків до умов перебування їх у забрудненому іонами цинку середовищі. Шкідливість цих паразитів для їх хазяїв-молюсків зумовлена тим, що за рахунок останніх активно і безпосередньо тканинами гепатопанкреаса живляться редіоїдні покоління трематод. Окрім того материнські і дочірні редії цих гельмінтів здатні ще й до опосередкованого живлення – пристінного (контактного) травлення, полягаючого у гідролізі поживних субстратів організму хазяїна з подальшим всмоктуванням кінцевих продуктів цього процесу. Ушкодження, котрі молюскам-хазяям цих гельмінтів завдають паразитуючі у них церкарії, зводяться до споживання і відкладання про запас поживних речовин (здебільшого – глікогену і жиру), вкрай необхідних їм для забезпечення життєвої активності як до моменту завершення перебування їх в організмі проміжного хазяїна, так і у період подальшого «вільного» життя їх у водному середовищі аж до моменту проникнення в організм остаточного хазяїна. Слід зауважити, що «вільне» життя церкарій – це майже безупинне плавання їх, потребує значних енергетичних витрат, а вони протягом цього періоду не живляться.

Ключові слова: *Lymnaea palustris*, Zn^{2+} , Trematoda, ВСР, ТПК, КЗК.

Stadnychenko A.P., Uvayeva O.I., Vyskushenko A.P.

COMPOUND EFFECT OF ZINC AND HELMINTHIASIS ON TROPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF *LYMNAEA PALUSTRIS* (MOLLUSCA, GASTROPODA, LYMNAEIDAE)

The joint effect of zinc pollution (0,5, 2, 5, 10, 15 and 20 MPC (maximum permissible concentration)) and infection with various life stages of Notocotylus attenuates (Rudolphi, 1809) was studied on the average daily intake (ADI), gut transit time (GTT) and feed absorption rate (FAR) of Lymnaea palustris (O. F. Müller, 1774).

According to our results, the experimental mollusks showed increased physiological activity in environment with 0.5 to 10 Zn MPC pollution. The manifestations included direct dependence of increasing ADI, GTT and FAR values on the increasing levels of pollution. At 15 and 20 Zn MPC in environment, values of the aforementioned parameters steadily decreased. Trematode infection was limiting the adaptive capabilities of experimental mollusks to the environmental conditions of their polluted biotope. There is an immediate effect of trematode infection caused by redial generations feeding on the hepatopancreas tissues of hosts. The parental and filial rediae of these helminthes are also capable of mediated nutrition by contact digestion, hydrolyzing the nutrient substrates of the host organism with subsequent absorption of the end products. The damage caused by the helminthes to their mollusk hosts is reduced to the consumption and deposition of nutrients (mainly glycogen and fat), which the parasites require while living in the intermediate host, and later, "freely living" in the aquatic environment until infecting the body of the final owner. It should be noted that the "free living" cercariae are almost constantly swimming and using up significant energy reserves without any feeding.

Key words: *Lymnaea palustris, Zn²⁺, Trematoda, ADI, GTT, FAR.*

Нині однією з найважливіших проблем гідроекології стало антропогенне забруднення поверхневих вод гідросфери різними за своєю природою, походженням і концентраціями політантами. Одними із найпоширеніших серед них і вельми небезпечними для гідробіонтів є іони важких металів. Слід наголосити на тому, що ступінь швидкочинності їх для гідробіонтів напряду залежить як від хімічної природи цих речовин, так і від рівня вмісту їх у середовищі перебування біонтів цієї категорії. Адже високі концентрації цих елементів є згубними для них, тоді як у мікродозах (у тисячних долях відсотка) вони абсолютно необхідні для забезпечення життєздатності цих тварин [11, 17]. До категорії саме таких мікроелементів належить цинк. Абсолютна необхідність його для забезпечення життєздатності і нормального перебігу життєдіяльності гідробіонтів тваринного походження зумовлена тим, що цей хімічний елемент є неодмінною складовою частиною молекул карбоангідрази – фермента, каталізуючого як реакцію розщеплення вуглекислоти на воду та вугільний ангідрид, так і реакцію зворотну – утворення вугільної кислоти. Отже без карбоангідрази неможливим є звільнення організму гідробіонтів від утворюваного у ньому у процесі тканинного аеробного дихання вугільної кислоти. Саме цим і зумовлюється важливе значення для молюсків цього елемента, представленого у мікродозах. У високих же концентраціях цинк для них – отрута локальної дії, ушкоджуюча чи (залежно від діючої дози) руйнуюча їх респіраторний епітелій, що загрожує отруєним особинам знесиленням їх, а у найбільш важких випадках – загибеллю від асфіксії.

У гідромережі України цинк представлений двома формами – як іонною, так і мінеральними або органічними комплексами (гідроксид карбонату, гідроксид сульфату та

ін.). У природні води цей метал потрапляє у результаті перебігаючих у природі процесів руйнації і подальшого розчинення у них низки компонентів гірських порід і мінералів (сфалерит, цинкіт, госларит, смітсоніт, каламін), а також зі стічними водами рудозбагачувальних фабрик, гальванічних цехів, виробництв пергаментного паперу, мінеральних фарб, віскозного шовку та ін. [9].

За діючими наразі нормами ГДК Zn^{2+} для водойм господарсько-питного водопостачання становлять 1 мг/дм³ (лімітуючий показник шкідливості – санітарно-токсикологічний), а для водойм рибогосподарського призначення – 0,01 мг/дм³ (лімітуючий показник швидкочинності – токсикологічний) [9, 14].

У річковій мережі України вміст Zn^{2+} становить (мг/дм³): у Дніпрі – 9,4–228,8, а у системі його водосховищ – 7,5–176,8; у лиманах Дніпра, Дністра, Кілійської дельти Дунаю – 10,2–175,0 [12, 13, 25]. Для річок Житомирського Полісся, звідкіль було одержано матеріал для нашого дослідження (басейн Прип'яті), значення цього показника становить 0,02–0,11 мг/дм³ [19].

Мета даного дослідження – з'ясування характеру і ступеня впливу різних концентрацій іонів цинку на основні трофологічні показники ставковика болотяного *Lymnaea palustris* (O. F. Müller, 1774) у нормі і за інвазії одноприсосковою трематодою *Notocotylus attenuates* (Rudolphi, 1809) (Monostomata).

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

Матеріал – 291 екз. (загиблих у токсикологічному досліді особин тут не враховано) однорозмірних (висота черепашки – 28,4–31,6 мм) *L. palustris*, зібраних вручну одномоментно в останній декаді липня 2017 р. у періодичній чималій (близько 150 м²) заплавної водоймі р. Перга (с. Кривотин, Житомирської обл.). Видову належність молюсків встановлено за [15, 27]. Доставлених у лабораторію тварин одразу ж було піддано 15-добовій аклімації, передуючій постановці токсикологічного експерименту задля дотримання достатнього рівня чистоти його постановки [23]. Умови аклімації: ємність акваріумів – 100 л, щільність посадки молюсків – 3 екз./л, температура води – 19–22 °С, рН=8,2–8,5, оксигенація – 7,8–8,3 мг О₂/дм³. Оновлення середовища – через кожні 2 доби. Годування тварин – регулярне щодобове листям частухи (*Alisma plantago* L.) і рдесника плаваючого (*Potamogeton natans* L.) у кількісному співвідношенні 1:1.

У строго стандартизованому токсикологічному досліді, поставленому за методикою [1], як токсикант було використано цинк хлорид (ч.д.а) у концентраціях, представлених у ГДК, – 0,5; 2; 5; 10; 15; 20 (у перерахунку на Zn^{2+}). Експозиція – 2 доби. Визначення величин середньодобового раціону (ВСР), тривалості проходження корму травним трактом (ТПК), коефіцієнта засвоюваності корма (КЗК) здійснено згідно методичних рекомендацій [7, 22, 24]. По завершенні експозиції молюсків розтинали з метою виготовлення з тканин їх гепатопанкреаса і подальшого мікроскопіювання (МБР, зб. 7×8; 7×40) тимчасових гістологічних препаратів. Видову належність виявлених трематод здійснювали за [10, 26]. Результати дослідження опрацьовано методами базової варіаційної статистики [12].

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Результати впливу шести різних концентрацій Zn^{2+} на величини трьох з найголовніших трофологічних показників *L. palustris* інтактних і інвазованих різними стадіями життєвого циклу трематоди *N. attenuates* – редіями (материнськими і дочірніми) і розповсюджувальними личинками – церкаріями, марити якої є звичайними паразитами кішківника качиних птахів, представлені у таблиці.



Таблиця

Спряжений вплив Zn^{2+} і трематодної інвазії на трофологічні показники *L. palustris*

Інвазія	n	ВСП, %		ТПК, хв		КЗК, %	
		lim	M±m CV	lim	M±m CV	lim	M±m CV
1	2	3	4	5	6	7	8
Контроль							
Немає	12	4,3–5,0	4,6±0,31 19,0	221,1–341,5	321,21±19,1 16,6	64,3–73,3	68,8±7,6 20,2
Редії материнські	11	4,1–5,1	4,7±0,4 20,1	321,1–353,2	330,2±25,1 21,0	59,1–79,1	65,1±9,1 19,1
Редії дочірні	15	4,6–5,5	5,3±0,9 28,1	329,1–352,2	345,1±27,1 24,1	64,0–76,2	69,1±8,3 19,7
Церкарії	9	4,2–5,0	4,4±0,7 30,0	273,0–381,2	258,2±31,1 22,0	66,0–74,1	70,1±11,1 21,0
0,5ГДК							
Немає	9	5,1–7,3	6,1±0,4 20,1	331,1–420,1	379,7±20,1 18,1	78,1–116,0	93,0±10,1 21,9
Редії материнські	10	5,9–7,0	6,1±1,6 19,1	397,0–518,1	470,3±31,2 22,1	83,2–94,9	90,6±11,2 17,2
Редії дочірні	9	5,8–7,1	6,3±0,6 20,1	464,1–503,1	495,5±30,0 19,1	84,1–98,6	92,2±10,1 14,2
Церкарії	11	6,2–8,0	7,6±0,9 23,1	469,0–528,1	508,0±19,1 24,1	82,2–96,1	94,3±12,1 30,0
2ГДК							
Немає	10	5,3–7,2	6,2±0,6 24,1	380,8–431,1	409,7±25,1 27,0	80,2–115,1	95,8±19,1 26,1
Редії материнські	8	5,2–6,8	6,3±0,5 19,1	463,4–496,1	484,7±19,2 18,5	83,2–105,1	95,2±14,1 15,1
Редії дочірні	8	5,6–6,9	6,4±0,7 21,2	456,3–541,2	508,6±16,2 23,0	82,2–118,4	97,9±18,1 22,00
Церкарії	12	6,7–8,0	7,8±1,9 20,0	478,1–556,1	527,4±21,16 17,19	75,1–119,1	104,0±15,2 29,9
5ГДК							
Немає	13	6,0–8,0	6,8±0,8 16,2	386,1–523,1	414,9±20,3 22,2	87,0–100,1	99,3±11,2 19,2
Редії материнські	7	6,0–8,1	6,9±0,8 19,1	448,2–578,2	491,2±21,1 20,1	98,0–123,1	109,1±13,1 20,1
Редії дочірні	9	6,9–8,0	7,3±0,8 23,1	489,2–530,1	521,4±18,1 24,1	99,2–118,1	104,0±11,2 20,2
Церкарії	14	7,0–8,3	8,0±0,6 21,1	492,1–569,1	543,7±27,0 22,1	97,7–123,0	105,3±15,1 27,1
10ГДК							
Немає	9	6,3–8,0	7,0±0,9 19,6	401,1–432,1	426,6±9,1 19,1	92,0–114,1	101,6±15,2 20,5
Редії материнські	7	6,3–8,1	7,1±1,0 23,4	473,4–509,0	491,2±14,6 22,2	97,1–116,0	105,0±10,1 23,4
Редії дочірні	9	6,9–8,2	7,8±0,9 20,2	505,1–584,3	539,2±27,3 23,0	99,1–114,1	107,9±14,3 22,6
Церкарії	10	8,0–8,9	8,3±0,8 24,1	593,0–661,1	633,1±20,1 18,4	99,9–117,2	109,0±16,2 21,2
15ГДК							
Немає	9	3,8–5,3	4,13±1,1 19,15	167,1–313,0	269,1±19,2 21,2	32,2–69,3	58,1±10,0 20,2
Редії материнські	13	3,8–5,0	4,0±1,4 20,5	183,1–261,2	213,1±23,1 22,6	31,1–86,4	56,0±15,1 20,1

1	2	3	4	5	6	7	8
Редії дочірні	11	3,1–4,0	3,6±0,3 21,8	191,1–227,3	202,2±18,2 21,3	47,0–76,2	50,2±13,8 21,2
Церкарії	10	3,0–4,1	3,2±1,1 15,2	151,1–253,0	175,4±15,1 20,2	39,1–69,1	44,1±15,0 18,2
20ГДК							
Немає	7	2,7–3,4	3,0±1,7 20,0	102,5–221,6	159,1±28,6 21,1	30,2–49,4	36,1±19,0 22,1
Редії материнські	12	2,5–3,3	2,8±1,9 24,1	113,1–249,2	131,1±20,2 20,1	28,0–68,1	33,1±17,1 21,21
Редії дочірні	8	2,3–3,0	2,7±2,1 21,5	112,1–188,3	125,3±19,0 20,2	21,1–57,1	30,3±18,4 20,0
Церкарії	9	2,0–3,5	2,5±1,8 19,5	108,1–161,0	117,2±16,2 21,1	18,1–38,0	25,2±12,2 17,5

Відомо [8, 10], що ефект патогенного впливу трематод на їх хазяїв-моллюсків зумовлюється ступенем патогенності паразитів, яка залежить від морфо-фізіологічних особливостей як їх організму, так і організму їх хазяїв, а також від інтенсивності інвазії.

Материнські редії відзначаються наявністю довгого (967–998 мкм) мішкоподібного тіла, позбавленого будь-яких латеральних (локомоторних) виростів. Глотка коротка (78–90 мкм), м'язиста. Кишківник довгий (досягає майже заднього кінця їх тіла. Протягом усього життя редій цієї категорії від їх яєчника відділяються все нові і нові зародкові клітини. Вони ростуть і внаслідок дроблення дають початок зародковим кулям, які перетворюються на особин нового, наступного покоління – дочірніх редій [8, 10]. Морфологічно і біологічно вони дуже різко відрізняються від редій материнських. А саме: глотка у них у 2–3 рази менша за таку у материнських редій. Окрім того, дочірні редії здатні відроджувати не лише особин наступного дочірнього покоління, як це має місце у материнських редій, але й церкарій.

Живлення особин обох редіоїдних поколінь комбіноване. Адже їм притаманні як анімальне живлення («відкушування» і заковтування шматочків гепатопанкреаса моллюсків – звичайного гостального біотопа *N. attenuates*, як і багатьох інших видів трематод), так і пристінне (контактне) травлення [26], хоча йому належить у живленні цієї категорії трематод другорядна (підпорядкована) роль.

Церкарії формуються у дочірніх редіях, а остаточне дозрівання їх завершується поза їх межами – по виході (через родильну пору) у гепатопанкреасі їх проміжного хазяїна. Хоча церкарії і посідають більш-менш добре розвинені органи травлення, проте для живлення вони ними не користуються, застосовуючи для цього метаболічні процеси розщеплення потужних резервів глікогену і жиру, накопичені цими личинками за паразитування під час формування і розвитку в організмі своїх хазяїв – моллюсків.

У чистому щодо Zn^{2+} середовищі істотних зрушень за показниками ВСП, ТПК, КЗК у інтактних моллюсків не виявлено. Це зумовлено, швидше всього, відносно невисокою інтенсивністю трематодної інвазії: об'єм ураженої партеногенетичними поколіннями і церкаріями частини гепатопанкреаса тут і в усіх інших здійснених нами токсикологічних експериментах становив 10–20% (рідко – до 25%) від загального його об'єму. Усі піддослідні тварини охоче споживали пропонований їм корм, явно віддаючи перевагу шару мікроперіфітону (сапрофітні бактерії, одноклітинні водорості), вкриваючому листя частухи і рдесника, тканини яких у живленні *L. palustris* відігравали другорядну роль.

У діапазоні ж концентрацій цього токсиканта 0,5ГДК–10ГДК у *L. palustris* відбувається підвищення рівня усіх трофологічних процесів, зростаюче із збільшенням концентрацій Zn^{2+} у середовищі (P=94,5–99,9%). Зростання значень ВСП, ТПК, КЗК стосується усіх

трьох груп інвазованих тварин, але у особин партеногенетичних поколінь і у церкарій воно відбувається у різній мірі. Так, стимулюючий ефект дочірніх редій виявився результативнішим порівняно із таким, спричиненим редіями материнськими. Припускаємо, що однією із можливих причин цього є різне кількісне співвідношення материнських і дочірніх редій, локалізованих у межах гепатопанкреаса *L. palustris*. У всіх досліджених нами інвазованих трематодами моллюсків на одне поле зору мікроскопу (МБР, зб. 7×8) припадало не більше 1–2 екз. материнських редій і від 4–6 і до 10–12 екз. редій дочірніх. Попри у кілька разів менші загальні розміри тіла, а також коротший і менш потужний травний тракт, дочірніх редій порівняно з редіям материнськими через велику загальну чисельність дочірніх редій вплив їх на організм хазяїв не переважає протидії йому у формі стимулювання трофологічної функції, що і проявляється у зростанні значень ВСР, ТПК, КЗК із збільшенням концентрацій токсиканта у межах його 0,5ГДК–10ГДК.

Інвазія *L. palustris* личинками *N. attenuates* – церкаріями, незважаючи на їх мікроскопічні розміри ((мкм): довжина тіла – 200–350, його ширина – 100–130) за величезної інтенсивності інвазії (поле зору мікроскопу вщент заповнене цими паразитами), призводить до зростання рівня трофологічної активності дещо більш високого рівня, ніж того, що зумовлюється паразитуванням у них обох редіюваних поколінь.

Збільшення значень різних фізіологічних показників у гідробіотів за впливу на них низки зростаючих концентрацій токсикантів різні дослідники розцінюють неоднаково. Починаючи з 60-х років ХХ ст. і до сьогодення прибічники концепції, висунутої і докладно обґрунтованої Є. А. Веселовим [6], вважають, що за дії на гідробіотів низки рівномірно зростаючих концентрацій токсикантів у них виникає патологічний процес – отруєння, перебіг якого здійснюється у кілька змінюючих одна одну стадій (байдужість, стимуляція, депресія, сублетальна, летальна). Отже, зростання значень ВСР, ТПК, КЗК за концентрацій Zn^{2+} у середовищі у межах 0,5ГДК–10ГДК – це прояв захисної фізіологічної реакції *L. palustris*, скерованої на протидію токсичному впливові на нього іонів цинку.

Існує і інший погляд на причину зростання значень низки фізіологічних показників у гідробіотів за дії на них невисоких концентрацій отруйних речовин [2, 18]. Її прихильники вважають, що у подібних випадках мову слід вести не про розвиток отруйного процесу, тобто аж ніяк не про патологічний стрес, а навпаки – про стимулюючу дію невисоких концентрацій токсикантів на метаболізм тваринних об'єктів. Тобто, розглядаючи з цієї точки зору результати нашого експерименту, можна говорити про те, що у межах концентрацій 0,5ГДК–10ГДК Zn^{2+} зростання значень ВСР, ТПК, КЗК – це свідчення того, що вони діють на організм піддослідних особин *L. palustris* не як стресуючий, ушкоджуючий чинник, а як мікроелемент Zn^{2+} , підвищуючий рівень їх метаболізму, отже і їх життєздатність. Слід, однак, зазначити, що за 10ГДК токсиканта у піддослідних моллюсків спостерігається зростання ослизнення шкірних покривів їх тіла. Це – швидка захисна фізіологічна реакція, оберігаюча їх від можливої ушкоджуючої дії токсичного чинника. Її не спостерігали у *L. palustris* за перебування його у розчинах Zn^{2+} нижчих за 10ГДК концентрацій. Проте за 10ГДК Zn^{2+} на момент завершення дослідження ослизнення тіла піддослідних тварин ставало надмірним. Це свідчить про те, що на вказаний момент відбулася зміна сенсу цієї реакції, котра з реакції захисної перетворилася на реакцію патологічну. За 10ГДК Zn^{2+} у середовищі перебування *L. palustris* виявлено зрушення кормової поведінки моллюсків (у меншій мірі – інтактних, у вдвічі більшій – інвазованих), котрі полягали у категоричному відмовленні від споживання заданого їм корму (незаражені – 5%, інвазовані – 12%).

За найвищих застосованих у досліді концентрацій – 15ГДК і 20ГДК Zn^{2+} зареєстровано у напрямку їх зростання зниження величин усіх досліджуваних трофологічних показників. Ці факти є беззаперечним підтвердженням висновків, зроблених раніше Г.Є. Киричук [11] щодо системних адаптацій черевоногих легеневих молюсків за гострої і хронічної дії на них низки важких металів (у тому числі і Zn^{2+}). До переліку таких системних адаптацій нею включено пригнічення процесу травлення та зниження його ефективності. Нещодавно підтвердження цих положень з'явилося у докладному дослідженні впливу іонів важких металів на особливості трофіки *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) [16]. Результати нашого дослідження впливу 15ГДК і 20ГДК Zn^{2+} на ступінь ослизнення покривів тіла молюсків засвідчують дуже швидко його зростання, що, безперечно, має супроводжуватися погіршенням для них умов шкірного дихання аж до цілковитого унеможливлення останнього. Гальмується за цих умов і кормова поведінка *L. palustris*: від споживання корму відмовилися близько 40% інтактних і 65% інвазованих особин.

ВИСНОВКИ

З'ясовано особливості впливу 6 різних концентрацій Zn^{2+} (0,5ГДК–20ГДК) на значення найважливіших кількісних показників ступеня інтенсивності перебігу трофологічних процесів у інтактних *L. palustris* і інвазованих різними стадіями життєвого циклу трематодами *N. attenuates* – редіями (материнськими і дочірніми) і розповсюджувальними личинками – церкаріями. У нормі ВСР інтактних молюсків становить $4,6 \pm 0,3\%$, ТПК – $321,2 \pm 13,1$ хв, КЗК – $68,8 \pm 7,7\%$. У межах 0,5ГДК–10ГДК концентрації токсиканта відмічене поступове зростання значень усіх згаданих вище трофологічних показників, яке свідчить про підвищення рівня фізіологічної активності молюсків у відповідь на дію на них ушкоджуючого чинника згаданого вище рівня.

Вплив на піддослідних особин Zn^{2+} у концентраціях 15ГДК і 20ГДК призводить до пригнічення у них процесів травлення, свідченням чого є зменшення значень ВСР, ТПК, КЗК із зміною рівня концентрацій цього токсиканта у середовищі від його найнижчого значення до такого найвищого.

Трематодна інвазія *L. palustris* за умови перебування його у токсичному середовищі – вагоми обтяжуючий чинник, ступінь впливу якого на вираженість зрушень у значеннях ВСР, ТПК, КЗК у значній мірі зумовлюється стадією життєвого циклу паразита. Найбільш небезпечними для молюсків-хазяїв є редіоїдні покоління *N. attenuates*, оскільки і материнським, і дочірнім редіям притаманні два способи живлення. По-перше, це пристінне (контактне) травлення, яке полягає у гідролізі поживних речовин того ж таки гепатопанкреаса з подальшим всмоктуванням редіями утворених у процесі його продуктів. Отже, редіоїдні покоління *N. attenuates* завдають своїм проміжним хазяям подвійної шкоди: вони не лише живляться за їх рахунок, але й споводовують руйнацію тканин заселеного ними органа.

Шкідлива дія церкарій для їх хазяїв–молюсків є одноплановою. Вона полягає в інтенсивному накопиченні ними запасних поживних речовин, отримуваних із організму їх хазяїв (не завдаючи при цьому їм жодних механічних ушкоджень) у кількостях достатніх для забезпечення енергетичних потреб цих дуже активних паразитів як на стадії перебування їх в організмі проміжного хазяїна, так і на стадії їх вільного життя у водному середовищі у пошуках остаточного хазяїна).

ЛІТЕРАТУРА

1. Алексеев ВА. Основные принципы сравнительно-токсикологического эксперимента. Гидробиол. журн. 1981;17(3):92–100.

2. Аршавский ИА. Механизмы и особенности физиологического и патологического стресса в различные возрастные периоды. Актуальные проблемы стресса: сб. статей. Кишинев: Штиинца, 1976:5–23.
3. Василенко ОМ. Вплив трематодної інвазії на особливості трофіки *Lymnaea balthica* (Mollusca: Pulmonata). Вісник Львівського університету. Серія біологічна. 2003;33:147–152.
4. Василенко ОМ. Екологія живлення ставковиків (Mollusca, Pulmonata, Lymnaeidae) Центрального Полісся [автореферат]. Чернівці, 2008. 30 с.
5. Василенко ОМ. Вплив трематодної інвазії на величину середньодобового раціону ставковиків. Збірн. наук. праць «Біологічні дослідження – 2015». Житомир: Рута, 2015:63–66.
6. Веселов ЕА. Основные фазы действия токсических веществ на организмы. Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. по вопросам водной токсикологии. (30 января–2 февраля 1968 г.). М.: Наука, 1968:15–16.
7. Вискушенко ДА. Вплив сульфату міді та хлориду цинку на живлення *Lymnaea stagnalis*. Вісн. ДАУ 2002;2:196–200.
8. Гинецинская ТА. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. 411 с.
9. Гусева ТВ, Молчанова ЯП, Заика ЭА и др. Гидрохимические показатели состояния окружающей среды. М.: Эколайн, 2000. 127 с.
10. Здун ВІ. Личинки трематод в прісноводних моллюсках України. К. : Вид-во АН УРСР, 1961. 141 с.
11. Киричук ГЄ. Фізіолого-біохімічні механізми адаптацій прісноводних моллюсків до змін біотичних та абіотичних чинників водного середовища [автореферат]. Київ, 2011. 44 с.
12. Линник ПН. Тяжелые металлы в поверхностных водах Украины: содержание и формы миграции. Гидробиол. журн. 1999;35(1):22–42.
13. Линник ПН. Донные отложения водоемов как потенциальный источник загрязнения водной среды соединениями тяжелых металлов. Гидробиол. журн. 1999;35(2):97–109.
14. Новиков ЮВ, Ласточкина ЗН, Болдина ЗМ. Методы исследования качества воды водоемов. М.: Медицина, 1990. 400 с.
15. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Под ред. ЛА Кутиковой и ЯИ Старобогатова. Л.: Гидрометеиздат. 1977. 512 с.
16. Пінкіна ТВ, Пінкіна АА. Вплив іонів важких металів на харчову поведінку моллюсків (Gastropoda). Біологія та екологія. 2019;5(2):83–90.
17. Романенко ВД Основы гидроэкологии : підручник. Київ : Обереги, 2001. 728 с.
18. Сніжко СІ, Орлов ОО, Закревський ДВ та ін. Гідрохімія та радіохімія річок і боліт Житомирської області. Житомир: Волинь, 2002:40–65.
19. Стадниченко АП, Вискушенко ДА, Гирич ВК. Комплексний вплив десикації і гельмінтів на трофологічні показники *Planorbis corneus* (Mollusca, Gastropoda, Vulinidae). Природничий альманах. 2018;25:75-81. Доступно на: <http://na.kspu.edu/index.php/na/article/view/556>
20. Стадниченко АП, Гирич ВК. Влияние трематодной инвазии на величину среднесуточного рациона и элективность питания роговой катушки (Mollusca: Pulmonata: Vulinidae). Паразитология. 2005;39(6),569–573.
21. Сушкина АП Питание и рост некоторых брюхоногих моллюсков. Тр. ВГБО. 1949;1:118–131.

22. Хлебович ВВ. Акклимация животных организмов. Л.: Наука, 1981. 136 с.
23. Цихон-Луканина ЕА Трофология водных моллюсков. М.: Наука, 1987. 176 с.
24. Шевцова ЛВ, Алеев КА, Кузько ОА и др. Экологическое состояние реки Днестр. К.: Ред. «Гидробиол. журн.», 1998. 148 с.
25. Уголев АМ. Пристеночное (контактное) пищеварение. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 170 с.
26. Cichy A, Żbikowska A. Atlas of Digenea developmental stages. Themorphological characteristics and spread within the populations of freshwater snails from the Brodnickie Lakeland, Poland. Wydawnictwo Naukowe UMK, Toruń. 2016. 218 p.
27. Piechocki A, Wawrzyniak-Wydrowska B. Guide to the freshwater and marine mollusca of Poland. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań. 2016. 280 p.

REFERENCES

1. Alekseev VA. Osnovnye principy sravnitel'no-toksikologicheskogo jeksperimenta. *Gidrobiol. zhurn.* 1981;17(3):92–100. [in Russian]
2. Arshavskij IA. Mehanizmy i osobennosti fiziologicheskogo i patologicheskogo stressa v razlichnye vozrastnye periody. Aktual'nye problemy stressa: sb. statej. Kishinev: Shtiinca, 1976:5–23. [in Russian]
3. Vasylenko OM. Vplyv trematodnoi invazii na osoblyvosti trofiky *Lymnaea balthica* (Mollusca: Pulmonata). *Visnyk Lvivskoho universytetu. Serii biologichna.* 2003;33:147–152. [in Ukrainian]
4. Vasylenko OM. Ekolohiia zhyvlennia stavkovykyv (Mollusca, Pulmonata, Lymnaeidae) Tsentralnoho Polissia [avtoreferat]. Chernivtsi, 2008. 30. [in Ukrainian]
5. Vasylenko OM. Vplyv trematodnoi invazii na velychynu serednodobovoho ratsionu stavkovykyv. *Zbirn. nauk. prats «Biologichni doslidzhennia – 2015».* Zhytomyr: Ruta, 2015:63–66. [in Ukrainian]
6. Veselov EA. Osnovnye fazy dejstvija toksicheskikh veshhestv na organizmy. *Tez. dokl. Vsesojuz. nauch. konf. po voprosam vodnoj toksikologii.* (30 janvarja–2 fevralja 1968 g.). M.: Nauka, 1968:15–16. [in Russian]
7. Vyskushenko DA. Vplyv sulfatu midi ta khlorydu tsynku na zhyvlennia *Lymnaea stagnalis*. *Visn. DAU* 2002;2:196–200. [in Ukrainian]
8. Ginecinskaja TA. Trematody, ih zhiznennye cikly, biologija i jevoljucija. L.: Nauka, 1968. 411. [in Russian]
9. Guseva TV, Molchanova JaP, Zaika JeA i dr. *Gidrohimicheskie pokazateli sostojanija okruzhajushhej sredy.* M.: Jekolajn, 2000. 127. [in Russian]
10. Zdun VI. Lychynky trematod v prsnovodnykh moliuskakh Ukrainy. K.: Vyd-vo AN URSR, 1961. 141. [in Ukrainian]
11. Kyrychuk HE. Fizioloho-biokhimichni mekhanizmy adaptatsii prsnovodnykh moliuskiv do zmin biotychnykh ta abiotychnykh chynnykyv vodnoho seredovyscha [avtoreferat]. Kyiv, 2011. 44. [in Ukrainian]
12. Linnik PN. Tjzhelye metally v poverhnostnyh vodah Ukrainy: sodержание i formy migracii. *Gidrobiol. zhurn.* 1999;35(1):22–42. [in Russian]
13. Linnik PN. Donnye otlozhenija vodoemov kak potencial'nyj istochnik zagryaznenija vodnoj sredy soedinenijami tjzhelyh metallov. *Gidrobiol. zhurn.* 1999;35(2):97–109. [in Russian]
14. Novikov JuV, Lastochkina ZN, Boldina ZM. *Metody issledovanija kachestva vody vodoemov.* M.: Medicina, 1990. 400. [in Russian]

15. Opredelitel' presnovodnyh bespozvonochnykh Evropejskoj chasti SSSR. Pod red. LA Kutikovej i JaI Starobogatova. L.: Gidrometeoizdat. 1977. 512. [in Russian]
16. Pinkina TV, Pinkina AA. Vplyv ioniv vazhkykh metaliv na kharchovu povedinku moliuskiv (Gastropoda). *Biologhii ta ekolohiia*. 2019;5(2):83–90. [in Ukrainian]
17. Romanenko VD *Osnovy hidroekolohii* : pidruchnyk. K.: Oberehy, 2001. 728. [in Ukrainian]
18. Snizhko SI, Orlov OO, Zakrevskiy DV ta in. *Hidrokhimiia ta radiokhimiia richok i bolit Zhytomyrskoi oblasti*. Zhytomyr: Volyn, 2002:40–65. [in Ukrainian]
19. Stadnychenko AP, Vyskushenko DA, Hyryn VK. Kompleksnyi vplyv desykatsii i helmintiv na trofologichni pokaznyky *Planorbarius corneus* (Mollusca, Gastropoda, Bulinidae). *Pryrodnychy almanakh*. 2018;25:75-81. [in Ukrainian]
20. Stadnichenko AP, Girin VK. Vlihanie trematodnoj invazii na velichinu srednesutochnogo raciona i jelektivnost' pitaniya rogovoj katushki (Mollusca: Pulmonata: Bulinidae). *Parazitologija*. 2005;39(6),569–573. [in Russian]
21. Sushkina AP *Pitanie i rost nekotoryh brjuhonogih molljuskov*. Tr. VGBO. 1949;1:118–131. [in Russian]
22. Hlebovich VV. *Akklimacija zhyvotnyh organizmov*. L.: Nauka, 1981. 136 s. [in Russian].
23. Cihon-Lukanina EA *Trofologija vodnyh molljuskov*. M.: Nauka, 1987. 176 . [in Russian]
24. Shevcova LV, Aleev KA, Kuz'ko OA i dr. *Jekologicheskoe sostojanie reki Dnestr*. K.: Red. «Gidrobiol. zhurn.», 1998. 148. [in Russian]
25. Ugolev AM. *Pristenochnoe (kontaktnoe) pishhevarenie*. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1963. 170. [in Russian]
26. Cichy A, Żbikowska A. Atlas of Digenea developmental stages. Themorphological characteristics and spread within the populations of freshwater snails from the Brodnickie Lakeland, Poland. *Wydawnictwo Naukowe UMK, Toruń*. 2016. 218 p.
27. Piechocki A, Wawrzyniak-Wydrowska B. *Guide to the freshwater and marine mollusca of Poland*. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań. 2016. 280 p.

Стаття надійшла до редакції 09.04.2020.

The article was received 09 April 2020.