

Декальцинация раковины моллюска трематодами: побочный эффект или манипулирование фенотипом хозяина?

А. Е. ЖОХОВ^{1*}, М. Н. ПУГАЧЕВА¹, В. Н. МИХЕЕВ²

¹Институт биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина РАН
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, 109

²Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: zhokhov@ibiw.ru

Статья поступила 24.04.2023

После доработки 14.06.2023

Принята к печати 15.06.2023

АННОТАЦИЯ

Исследовали изменения массы тела живых двустворчатых моллюсков *Pisidium amnicum* и массу их раковины, сравнивая моллюсков, зараженных трематодами *Allocreadium crassum*, *Phyllodistomum folium* и *Bunodera* spp., с незараженными особями. Средняя масса моллюска и раковины у особей, зараженных *A. crassum*, была достоверно меньше, чем у незараженных. Показатели моллюсков, зараженных *P. folium* и *Bunodera* spp., не отличались от контроля, за исключением массы живых моллюсков, зараженных *Bunodera* spp. Моллюски, зараженные зрелыми метацеркариями *A. crassum*, имели легкую и хрупкую раковину, масса которой (25,6 мг) была в среднем в 3 раза меньше, чем у незараженных моллюсков (74,1 мг). У моллюсков с незрелыми метацеркариями средняя масса раковины не отличалась от таковой у незараженных моллюсков. Полученные результаты рассматриваются с точки зрения гипотезы об адаптивном манипулировании фенотипом хозяина.

Ключевые слова: манипулирование фенотипом, моллюск *Pisidium*, трематоды, *Allocreadium crassum*.

ВВЕДЕНИЕ

У моллюсков, первых промежуточных хозяев трематод, иногда наблюдается истончение и уменьшение массы раковины [Davies, Erasmus, 1984; Shaw, Erasmus, 1987; White et al., 2005; Mostafa, 2007]. Эти изменения происходят вследствие нарушения обмена веществ, в частности кальциевого обмена, что приводит к снижению содержания кальция в раковинах и делает их более хрупкими. При этом содержание кальция в мягких тканях у зара-

женных моллюсков может быть больше, чем у незараженных [Layman et al., 1996a; Kauffer et al., 2002; Ong et al., 2004]. Моллюски часто поедаются рыбами. Ухудшение защитных свойств раковины существенно повышает доступность моллюсков [Ивлев, 1955] и, следовательно, снижает их приспособленность.

Передача инвазионных, т. е. готовых к заражению метацеркарий трематод, к окончательному хозяину происходит чаще всего через поедание предыдущего хозяина. Много-

численные примеры манипулирования фенотипом хозяина (host manipulation hypothesis) [Bethel, Holmes, 1973; Dawkins, 1989; Parker et al., 2009; Thomas et al., 2010; Hafer, 2016; Neil, 2016; Гопко, Михеев, 2017; Hernandez-Caballero, 2022] обычно связаны с этим этапом трансмиссии (trophically transmitted parasites). Суть гипотезы о манипулировании заключается в том, что инвазионный паразит меняет поведение, внешний облик или биотопическое предпочтение промежуточного хозяина таким образом, что делает его более доступным и привлекательным для следующего хозяина, чем незараженный организм того же вида. Больше всего исследований по манипулированию фенотипом хозяина трематодами выполнено на рыбах (обычный второй промежуточный хозяин), в которых развиваются метацеркарии, попадающие в окончательных хозяев-птиц при поедании рыбы.

Примеров модификаций паразитами фенотипа моллюска, который служит первым и единственным промежуточным хозяином трематод (диксенные паразиты), известно немного [Swennen, Ching, 1974; Михайлова и др., 1988; Lim, Green, 1991; Huxham et al., 1995]. Как показали Р. Пуле и П. Эделар с соавторами, попытки интерпретировать модификации фенотипа зараженного моллюска как манипулирование редко были убедительными [Poulin, 2000; Edelaar et al., 2003]. Среди трематод с диксенным циклом есть виды, выделяющие в воду церкарий, а также виды, у которых церкарии уже в моллюске развиваются в метацеркарий, способных заражать окончательного хозяина. Паразит попадает в него при поедании зараженного моллюска. Примерами служат трематоды рода *Microphallus*, метацеркарии которых паразитируют у брюхоногих моллюсков рода *Littorina* [Михайлова и др., 1988], а также трематоды *Parvatrema affinis* (Jameson et Nicoll, 1913), личинки которой заражают двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L., 1758) [Swennen, Ching, 1974]. Окончательным хозяином этих трематод служат птицы, поедающие моллюсков. Для метацеркарий *Allocreadium crassum*, паразитирующих у двустворчатого моллюска *Pisidium amnicum*, окончательным хозяином служат рыбы.

Для проверки гипотезы о манипулировании трематодами фенотипом моллюска-хозяина мы выбрали широко распространен-

ную в пресных водах двустворку *Pisidium amnicum* и паразитирующих в ней трематод: *Phyllodistomum folium* Braun, 1899, *Bunodera* spp., имеющих стадию свободно плавающих церкарий, и *Allocreadium crassum*. У последнего вида такой стадии нет. Мы обратили внимание на то, что зараженные *A. crassum* моллюски нередко имели очень хрупкую раковину. Эту особенность отметили и другие авторы [Niewiadomska, Valtonen, 2007]. Мы полагаем, что *A. crassum* может уменьшать прочность раковины моллюска-хозяина, повышая тем самым его доступность для окончательного хозяина. Для двух других паразитов снижение защищенности моллюска невыгодно, так как его преждевременная гибель привела бы к сокращению периода бесполого размножения. Кроме того, мы проверяли возможность разного влияния на прочность раковины хозяина незрелыми и зрелыми личинками. Такая проверка возможна только для системы *A. crassum* – *P. amnicum*, в которой метацеркарии формируются внутри моллюска.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Двустворчатый моллюск *Pisidium amnicum* Müller, 1774 (речная горошинка) служит первым промежуточным хозяином для нескольких видов трематод: *Bunodera lucio-percae lucio-percae* Müller, 1776, *B. l. acerina* Roitman et Sokolov, 1999 [Соколов и др., 2006; Petkevičiūtė et al., 2012], *Phyllodistomum folium* [Petkevičiūtė et al., 2015], *Allocreadium crassum* (Wesenberg-Lund, 1934) [Petkevičiūtė et al., 2023]. Систематическое положение последнего вида долгое время оставалось неясным, его личинка в моллюске была известна под названием *Cercariaeum crassum* (Wesenberg-Lund, 1934). Часть жизненного цикла этой трематоды, протекающая в моллюске, уникальна для представителей семейства Allocreadiidae. Типичные для аллокреадиид церкарии, не выходя из реди, превращаются в неинцистированных метацеркарий. Число зрелых личинок в редии может быть более 40 [Niewiadomska, Valtonen, 2007]. Зараженность моллюсков паразитами *A. crassum* в естественных популяциях невысокая, от 1,7 до 9 % [Жохов, 1990, 1991; Rantanen et al., 1998].

Моллюски были собраны в различных реках Ярославской области. Для сравнительного

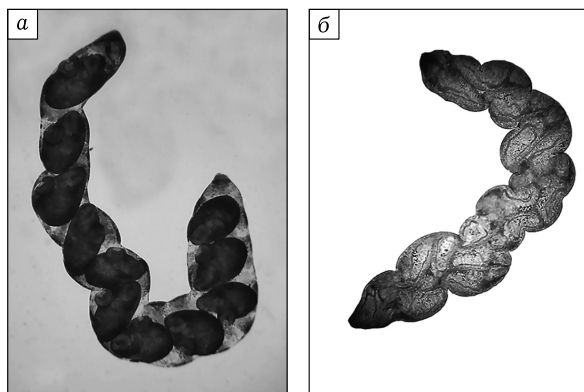


Рис. 1. Редии с инвазионными метацеркариями *Allocreadium crassum* из моллюска *Pisidium amnicum* (а – окраска квасцовым кармином; б – прижизненная окраска нейтральным красным)

изучения выбраны особи с длиной раковины 8–9 мм (возраст 1–2+), собранные в августе – сентябре. Именно в этот период найдено большинство зрелых микрогемипопуляций партенит *A. crassum*, содержащих крупные редии, заполненные большим количеством метацеркарий (рис. 1). Незрелые микрогемипопуляции содержали редии с метацеркариями, хвостатыми церкариями и молодые редии с зародышевыми шарами. Перед взвешиванием на аналитических весах каждого моллюска тщательно промокали фильтровальной бумагой, подсушивали в течение 30 мин и снова промокали. После взвешивания моллюсков вскрывали, определяли зараженность партенитами и церкариями, тщательно выскребали все мягкие ткани, особенно остатки мышц-замыкателей. Раковины моллюсков высушивали в сушильном шкафу при 100 °С в течение одного часа и снова взвешивали на весах. Все моллюски были разделены на пять групп: незараженные моллюски (54 экз.), зараженные зрелыми *A. crassum* (16), зараженные незрелыми *A. crassum* (14), зараженные *Phyllodistomum folium* (23), зараженные *Bunodera* spp. (40). Определяли массу живого моллюска и массу раковины (мг), а также массу раковины как процент от массы живого моллюска. Моллюски, зараженные *P. folium* и *Bunodera* spp., активно выделяли церкарий. Контрольной группой служили незараженные моллюски, с которыми сравнивали остальные группы. Все выборки удовлетворяли критерию нормальности Шапиро – Уилка. Сравнение выборок проводили

с помощью дисперсионного анализа и двухвыборочного критерия Стьюдента с различными дисперсиями.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средняя масса (мг) моллюска и раковины у особей, зараженных *Allocreadium crassum*, была достоверно меньше, чем у незараженных особей (таблица). Все показатели моллюсков, зараженных *Phyllodistomum folium* и *Bunodera* spp., не отличались от контроля, за исключением живой массы зараженных *Bunodera* spp. моллюсков. Последние весили несколько меньше незараженных особей ($P = 0,038$) (см. таблицу).

Мы разделили всех зараженных *A. crassum* моллюсков на две группы: зараженные зрелыми и незрелыми личинками. У моллюсков со зрелыми метацеркариями масса раковины не превышала 29 % массы живого моллюска, с незрелыми – достигала 51 % (см. таблицу). Разделение зараженных *A. crassum* моллюсков на группы показало, что особи со зрелыми метацеркариями имели легкую и хрупкую раковину, масса которой (25,6 мг) была в среднем в 3 раза меньше, чем у незараженных моллюсков (74,1 мг) ($P = 0,0002$). У моллюсков с незрелыми метацеркариями средняя масса раковины (69,1 мг) достоверно не отличалась от таковой у незараженных моллюсков ($P = 0,44$) (см. таблицу).

ОБСУЖДЕНИЕ

Успех передачи личинок окончательно хозяину у диксенных трематод зависит от морфологических, поведенческих и экологических адаптаций, затрагивающих как паразита, так и первого промежуточного хозяина моллюска [Combes et al., 1994]. Вклад в адаптации у трематод, выделяющих свободно плавающих церкарий, направлен в основном на повышение их численности, привлекательности и доступности окончательному хозяину или способности проникать в хозяина нетрофическим путем. Трематоды, достигающие стадии метацеркарий в моллюске – первом промежуточном хозяине, и способные заражать окончательного хозяина при поедании этого моллюска, “заинтересованы” в повышении его доступности для окончательного

Сравнение общей массы (мг) и массы раковины незараженных (контроль) моллюсков *Pisidium amnicum* с моллюсками, зараженными *Allocreadium crassum*, *Phyllodistomum folium* и *Bunodera* spp.

	Среднее \pm SE	Пределы	N	df	P
Незараженные моллюски					
Масса моллюска	165 \pm 5,4	100–260	54	–	–
Масса раковины	73,4 \pm 3,7	38–134		–	–
Масса раковины, % от массы моллюска	43,8 \pm 1,39	30–61		–	–
Зараженные <i>Allocreadium crassum</i>					
Масса моллюска	139,6 \pm 6,47	77–210	30	67	0,004
Масса раковины	46,6 \pm 4,69	16–103		65	0,0002
Масса раковины, % от массы моллюска	30,9 \pm 1,94	16,5–51		58	0,0003
Зараженные <i>Allocreadium crassum</i> (зрелые)					
Масса моллюска	112,9 \pm 5,7	77–170	16	44	0,0004
Масса раковины	25,6 \pm 2,1	16–48		68	0,0002
Масса раковины, % от массы моллюска	22,2 \pm 0,99	16,5–28,2		64	0,0005
Зараженные <i>Allocreadium crassum</i> (незрелые)					
Масса моллюска	168,1 \pm 6,4	128–210	14	34	0,7
Масса раковины	69,1 \pm 5,1	42–103		28	0,44
Масса раковины, % от массы моллюска	40,6 \pm 1,8	32–51		30	0,086
Зараженные <i>Phyllodistomum folium</i>					
Масса моллюска	154,1 \pm 7,1	100–225	23	48	0,24
Масса раковины	74,4 \pm 4	43–114		58	0,99
Масса раковины, % от массы моллюска	47,9 \pm 0,9	40,6–57		75	0,051
Зараженные <i>Bunodera</i> spp.					
Масса моллюска	150 \pm 4,6	100–220	40	92	0,038
Масса раковины	69,8 \pm 2,59	43–109		88	0,34
Масса раковины, % от массы моллюска	46,5 \pm 1,02	33–64		90	0,28

П р и м е ч а н и е. N – размер выборки; df и P – параметры сравнения с контролем.

хозяина. Одна из распространенных модификаций поведения и экологии зараженных моллюсков связана с изменениями их биотопических предпочтений и поведения (например, [Михайлова, 1988; Lim, Green, 1991; Nuxham et al., 1995]). Для окончательного хозяина диксенной трематоды, в которого паразит попадает при поедании зараженного моллюска, важно не только обнаружить и схватить моллюска, но и разрушить его раковину.

Рассматривая декальцинацию и уменьшение прочности раковины у первых промежуточных хозяев, моллюсков, как адаптивное манипулирование фенотипом хозяина, мы

считаем, что этот механизм наиболее вероятен в паре *Allocreadium crassum* – *Pisidium amnicum*. В пользу этого предположения говорят следующие факты. Окончательный хозяин, карповая рыба, не всегда может разрушить раковину этого моллюска (*P. amnicum* имеет очень прочную раковину). Метацеркарии *A. crassum* могут попасть в рыбу только при поедании моллюска, что требует разрушения раковины. Рыбе гораздо легче справиться с моллюском с декальцинированной хрупкой раковинной. Зараженные моллюски могут содержать несколько сотен зрелых метацеркарий *A. crassum*, что приводит

к декальцинации раковины. Мы обнаружили трехкратное снижение массы раковины у подобных *P. amnicum*. У близкого по размеру морского двустворчатого моллюска *Macoma baltica*, хозяина трематоды *Microphallus pygmaeus* (Levinsen, 1881), имеющей сходный жизненный цикл, раковина остается столь же прочной, как и у незараженного моллюска, что не мешает птицам (дефинитивным хозяевам) поедать моллюсков и заражаться трематодой. Птицы заглатывают мелких моллюсков целиком, а разрушение раковин происходит уже в перемалывающем желудке под воздействием мощных пищеварительных соков [Simonová et al., 2016]. Хрупкость и прочность раковины здесь не имеют принципиального значения. В пользу манипулирования в случае с *A. crassum* – *P. amnicum* говорит также обнаруженное нами нарушение прочности раковины только у моллюсков со зрелыми паразитами; у моллюсков с незрелыми личинками она остается столь же прочной, что и у незараженных. От повышения доступности промежуточного хозяина выгоду получает лишь зрелый паразит, незрелый заинтересован в сохранении хозяина. Подобное “дифференцированное манипулирование” наблюдалось у других паразитов и нашло как эмпирическое [Dianne et al., 2011; Гопко, Михеев, 2017], так и теоретическое подтверждение – гипотеза о защите хозяина [predation suppression, Parker et al., 2009].

Представления о механизмах кальциевого обмена и декальцинации раковин у заражен-

ных моллюсков крайне противоречивы. У моллюска *Ilyanassa obsoleta* (Say, 1822), зараженного трематодой *Zoogonus lasius* (Leidy, 1891), содержание кальция в раковине по сравнению с незараженными моллюсками повышалось, но заражение другими видами трематод подобного эффекта не вызывало [Cheng et al., 1983]. У моллюска *Biomphalaria alexandrina* (Ehrenberg, 1831), зараженного трематодами *Echinostoma liei* (Jeyarassasingam, Heyneman, Lim & Mansour, 1972) и *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907, содержание кальция в раковинах у зараженных и незараженных особей не различалось в одном водоеме и различалось в другом [Osama et al., 2013]. В системе “*Biomphalaria glabrata* (Say, 1818) – *Echinostoma caproni* Richard, 1964” содержание кальция в мягких тканях у зараженных и незараженных моллюсков не различалось [Layman et al., 1996b]. В нескольких других системах “трематоды – моллюск” у зараженных моллюсков содержание кальция в мягких тканях (раковины не исследовались) было значительно выше, чем у незараженных моллюсков [Layman et al., 1996a; Kaufer et al., 2002; Ong et al., 2004]. У моллюска *Biomphalaria glabrata* кальций содержится в специализированных кальциевых клетках трех типов, разбросанных по всему телу [Davies, Erasmus, 1984]. При заражении *Schistosoma mansoni* кальций вымывался из клеток типа А и из раковины моллюска. Церкарии *S. mansoni* связывали большое количество кальция в своих прецетабулярных железах, что происходит, веро-

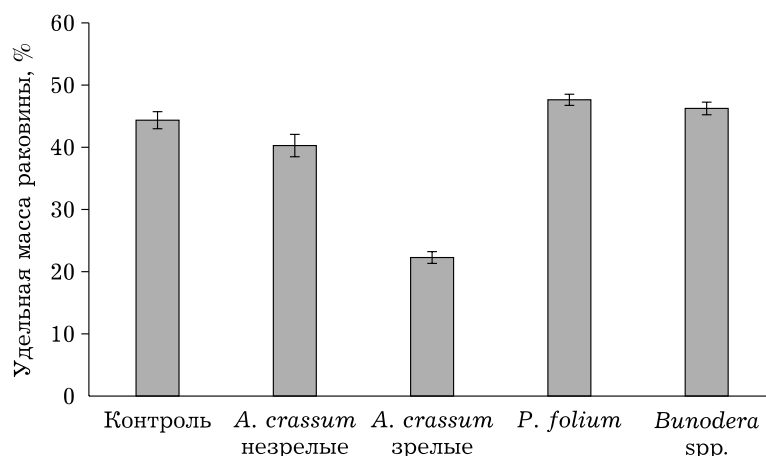


Рис. 2. Масса раковины (% от общей массы моллюска) *Pisidium amnicum*, зараженного трематодами *Allocreadium crassum*, *Phyllodistomum folium* и *Bunodera* spp. Контроль – незараженные моллюски. Приведены средние значения и SE

ятно, за счет кальция в раковине и гемолимфе моллюска [Davies, Erasmus, 1984; Mostafa, 2007]. В результате у моллюсков, продуцирующих церкарий, снижалось содержание кальция в раковинах, что приводило к их утончению и хрупкости [Davies, Erasmus, 1984; White et al., 2005; Osama et al., 2013]. Вынос кальция свободноживущими церкариями как механизм декальцинации раковины пока установлен только для церкарий *S. mansoni*, паразитирующих у *Biomphalaria* [Davies, Erasmus, 1984; Mostafa, 2007]. У *Allocreadium crassum* нет свободноживущих церкарий, которые могли бы выносить кальций из моллюска. В данной системе “*A. crassum* – *P. amnicum*”, очевидно, существует иной механизм декальцинации раковины.

Среди модификаций фенотипа у зараженных диксенными трематодами моллюсков чаще всего наблюдались изменения их биотопических предпочтений и поведения. Церкарии *Microphallus pygmaeus* развиваются в спороцистах до стадии метацеркарии в брюхономом моллюске рода *Littorina*. Все моллюски, остающиеся во время отлива на поверхности макрофитов и доступные окончательным хозяевам (птицы), заражены зрелыми метацеркариями *M. pygmaeus*, в отличие от моллюсков, укрывшихся в зарослях. Распределение моллюсков, зараженных незрелыми личинками, не отличалось от незараженных [Михайлова и др., 1988]. Моллюски *Hydrobia ulvae* (Pennant, 1777), промежуточные хозяева ряда видов трематод, образующих метацеркарии в спороцистах, обитают на илистом грунте. Во время отлива моллюски зарываются в грунт. Моллюски, зараженные метацеркариями, с меньшей вероятностью зарываются в ил, чем незараженные особи. Зараженность моллюсков на поверхности грунта (76 %) была намного выше, чем зарывшихся в ил (25 %) [Nuxham et al., 1995], что облегчало птицам обнаружение и поедание моллюсков. Сходные изменения поведения можно ожидать и у зараженных зрелыми метацеркариями *A. crassum* двустворок *P. amnicum*, но это предположение нуждается в проверке в естественных условиях или в лабораторных экспериментах.

Декальцинация раковины зараженных трематодами моллюсков, судя по имеющимся данным, – не слишком частое явление. Механизмы и адаптивное значение этого явления

могут быть разными. Потеря массы раковины моллюсками *Biomphalaria*, зараженными *Schistosoma mansoni*, вероятно, связана с конкуренцией за кальций между паразитом и моллюском. Уменьшение прочности раковины, из-за чего моллюски становятся более легкой добычей хищников, не дает никаких адаптивных преимуществ паразиту. Стратегия этого паразита направлена на максимальное повышение продукции церкарий, что повышает вероятность их встречи с окончательным хозяином. Уменьшение прочности раковины в данном случае, по-видимому, является побочным эффектом очень активного использования кальция при бесполом размножении паразитов в моллюске [Davies, Erasmus, 1984; Mostafa, 2007]. Другая картина наблюдается в системе “*Allocreadium crassum* – *Pisidium amnicum*”. Трехкратное снижение массы раковины у моллюсков со зрелыми метацеркариями дает очевидное адаптивное преимущество паразиту, повышая эффективность его передачи окончательному хозяину (карповые рыбы). Заражение того же моллюска другими трематодами (*Phyllodistomum folium* и *Bunoderma*), передающимися следующему хозяину через стадию свободноживущей церкарии, судя по нашим данным, никак не влияет на массу и прочность раковины.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разнообразие и механизмы адаптаций, повышающих успех трансмиссии паразитов, необходимо оценивать, принимая во внимание не только свойства паразитов и их хозяев, но и экологическую ситуацию (обеспеченность ресурсами, продуктивность, пресс хищников), в которой реализуются взаимодействия в системах “паразит – хозяин”. Например, при высоком прессе хищников и низкой экстенсивности заражения моллюсков трематодами гибель зараженного моллюска – большая потеря для паразита. В такой ситуации потеря кальция и уменьшение прочности раковины моллюска-хозяина невыгодны паразиту.

Для диксенных трематод, лишенных стадии свободноживущих церкарий и попадающих в следующего хозяина через поедание моллюска, важно, кто служит окончательным хозяином. При поедании моллюска

птицами не так важно, сколь прочной будет раковина. Если окончательный хозяин – рыба, то манипулирование фенотипом хозяина должно включать уменьшение прочности раковины зараженного моллюска. Однако, как в том, так и другом случае наиболее существенным элементом манипулирования служит, вероятно, изменение поведения зараженного хозяина и его пространственного распределения, что делает его более заметным для окончательных хозяев. Один из наиболее ярких примеров манипулирования фенотипом моллюска-хозяина (*Succinea*) показывают диоксенные трематоды *Leucochloridium* spp., спороцисты которых меняют окраску и поведение моллюсков [Wesolowska, Wesolowski, 2013].

Учет более широкого экологического контекста, в котором происходят взаимодействия “паразит – хозяин”, в некотором смысле возвращают нас в середину прошлого века, когда подходы отечественных паразитологов опирались на прочный экологический фундамент, а прогрессирующая специализация не разделяла слишком сильно паразитологию и экологию свободноживущих организмов [Павловский, 1948; Беклемишев, 1970].

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки (№ 121051100100-8 и № FFER-2021-0004).

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 502 с.
- Гопко М. В., Михеев В. Н. Паразитические манипуляции фенотипом хозяина: эффекты во внутренней и внешней среде // Журн. общ. биологии. 2017. Т. 78, № 6. С. 43–75.
- Жохов А. Е. Сезонно-возрастная характеристика зараженности популяции двусторчатого моллюска *Pisidium amnicum* паренитами трематод // Бюл. МОИП. 1990. Т. 95, № 6. С. 43–52.
- Жохов А. Е. Структура сообществ трематод в популяциях моллюска *Pisidium amnicum* // Паразитология. 1991. Т. 25, № 5. С. 426–434.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 242 с.
- Михайлова Н. А., Гранович А. И., Сергиевский С. О. Влияние трематод на микробиотопическое распределение моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* // Паразитология. 1988. Т. 22, № 5. С. 398–407.
- Павловский Е. Н. Биоценология и паразитология // Зоол. журн. 1948. Т. 27, № 2. С. 97–112.
- Соколов С. Г., Цейтлин Д. Г., Афанасьев К. И., Малинина Т. В., Рубцова Г. А. Сравнительное изучение двух симпатрических подвидов трематод *Bunodera luciopercae luciopercae* (Müller, 1776) и *B. l. acerinae* Roitman et Sokolov, 1999 (Trematoda: Bunoderidae) // Зоология беспозвоночных. 2006. Т. 3, № 2. С. 209–223.
- Bethel W. M., Holmes J. C. Altered evasive behavior and responses to light in amphipods harboring acanthocephalan cystacanths // J. Parasit. 1973. Vol. 59, N 6. P. 945–956.
- Cheng T. C., Sullivan J. T., Howland K. H., Jones T. F., Moran H. J. Studies on parasitic castration: soft tissue and shell weights of *Ilyanassa obsoleta* (Mollusca) parasitized by larval trematodes // J. Invertebrate Pathol. 1983. Vol. 42. P. 143–150.
- Combes C., Fournier A., Mone H., Theron A. Behaviours in trematode cercariae that enhance parasite transmission: patterns and processes // Parasitology. 1994. Vol. 109. P. S3–S13.
- Davies T. W., Erasmus D. A. An ultrastructural study of the effect of parasitism by larval *Schistosoma mansoni* on the calcium reserves of the host, *Biomphalaria glabrata* // Cell Tissue Res. 1984. Vol. 236. P. 643–649.
- Dawkins R. The extended phenotype. Oxford, UK: Oxford University Press, 1989. 307 p.
- Dianne L., Perrot-Minnot M. J., Bauer A., Gaillard M., Leger E., Rigaud T. Protection first then facilitation: a manipulative parasite modulates the vulnerability to predation of its intermediate host according to its own developmental stage // Evolution. 2011. Vol. 65, N 9. P. 2692–2698.
- Edelaar P., Drent J., de Goeij P. A double test of the parasite manipulation hypothesis in a burrowing bivalve // Oecologia. 2003. Vol. 134. P. 66–71.
- Heil M. Host manipulation by parasites: cases, patterns, and remaining doubts // Front. Ecol. Evol. 2016. Vol. 4. P. 80.
- Hafer N. Conflicts over host manipulation between different parasites and pathogens: Investigating the ecological and medical consequences // Bioessays. 2016. Vol. 38. P. 1027–1037.
- Hernandez-Caballero I., Garcia-Longoria L., Gomez-Mestre I., Marzal A. The Adaptive host manipulation hypothesis: parasites modify the behaviour, morphology, and physiology of amphibians // Diversity. 2022. Vol. 14. P. 739.
- Huxham M., Raffaelli D., Pike A. W. The effect of larval trematodes on the growth and burrowing behaviour of *Hydrobia ulvae* (gastropoda: prosobranchiata) in the Ythan estuary, north-east Scotland // J. Experim. Mar. Biol. and Ecol. 1995. Vol. 185. P. 1–17.
- Kauser S. W., Chejlava M., Fried B., Sherma J. Effects of *Euhaplorchis californiensis* (Trematoda) infection on metallic ions in the host snail *Cerithidea californica* (Gastropoda) // Parasitol. Res. 2002. Vol. 88. P. 1080–1082.
- Layman L. R., Dory A. C., Koehnlein K. M., Fried B., Sherma J. Effects of *Echinostoma trivolvis* (Trematoda) infection on metallic ions in the host snail *Helisoma trivolvis* (Gastropoda) // Parasitol. Res. 1996a. Vol. 82. P. 19–21.
- Layman L. R., Dory A. C., Koehnlein K. M., Fried B., Sherma J. Measurement of metallic ions in *Biomphalaria glabrata* (Gastropoda) infected with *Echinostoma caproni* (Trematoda) and in uninfected snails // J. Helminthol. Society of Washington. 1996b. Vol. 63. P. 256–258.
- Lim S. S. L., Green R. H. The relationship between parasite load, crawling behaviour, and growth rate of *Macoma balthica* (L.) (Mollusca, Pelecypoda) from Hudson Bay, Canada // Can. J. Zoology. 1991. Vol. 69. P. 2202–2208.

- Mostafa O. M. S. Effects of *Schistosoma mansoni* and *Schistosoma haematobium* infections on calcium content in their intermediate hosts // *Parasitol. Res.* 2007. Vol. 101. P. 963–966.
- Niewiadomska K., Valtonen E. T. Morphology, development and probable systematic position of *Cercariaeum crassum* Wesenberg-Lund, 1934 (Digenea), a parasite of *Pisidium amnicum* in eastern Finland // *Syst. Parasitol.* 2007. Vol. 68. P. 147–154.
- Ong J. H., Chejlava M., Fried B., Koehnlein K. M., Bosavage G. L., Sherma J. Effects of *Schistosoma mansoni* infection on inorganic elements in the snail *Biomphalaria glabrata* // *J. Helminthol.* 2004. Vol. 78, N 4. P. 343–346.
- Osama M. S. M., Hanaa M. Abu El Einin, Abdel-Tawab H. M. Inorganic elements alteration in *Biomphalaria alexandrina* snails naturally parasitized with *Echinostoma liei* or *Schistosoma mansoni* // *Sci. International.* 2013. Vol. 1, N 5. P. 139–143.
- Parker G. A., Ball M. A., Chubb J. C., Hammerschmidt K., Milinski M. When should a trophically transmitted parasite manipulate its host? // *Evolution.* 2009. Vol. 63, N 2. P. 448–458.
- Petkevičiūtė R., Stunžėnas V., Stanevičiūtė G. Clarification of the systematic position of *Cercariaeum crassum* Wesenberg-Lund, 1934 (Digenea), based on karyological analysis and DNA sequences // *J. Helminthol.* 2012. Vol. 86. P. 293–301.
- Petkevičiūtė R., Stunžėnas V., Stanevičiūtė G. Hidden diversity in European *Allocreadium* spp. (Trematoda, Allocreadiidae) and the discovery of the adult stage of *Cercariaeum crassum* Wesenberg-Lund, 1934 // *Diversity.* 2023. Vol. 15, P. 645. <https://doi.org/10.3390/d15050645>
- Petkevičiūtė R., Stunžėnas V., Stanevičiūtė G., Zhokhov A. E. European *Phyllodistomum* (Digenea, Gorgoderidae) and phylogenetic affinities of *Cercaria duplicata* based on rDNA and karyotypes // *Zoologica Scripta.* 2015. Vol. 44, N 2. P. 191–202.
- Poulin R. Manipulation of host behaviour by parasites: a weakening paradigm? // *Proc. of the Royal Society of London. Biol. Sci.* 2000. Vol. 267. P. 787–792.
- Rantanen J. T., Valtonen E. T., Holopainen I. J. Digenean parasites of the bivalve mollusc *Pisidium amnicum* Müll. in a small river in Eastern Finland // *Diseases Aquatic Organisms.* 1998. Vol. 33 P. 201–208.
- Shaw M. K., Erasmus D. A. *Biomphalaria glabrata*: changes in calcium reserves following parasitism by larval *Schistosoma mansoni* // *Parasitology.* 1987. Vol. 95. P. 267–276.
- Simonová J., Simon O. P., Kapic Š., Nehasil L., Horsák M. Medium-sized forest snails survive passage through birds' digestive tract and adhere strongly to birds' legs: more evidence for passive dispersal mechanisms // *J. Molluscan Stud.* 2016. Vol. 82. P. 422–426.
- Swennen C., Ching H. L. Observations on the trematode *Parvatrema affinis*, causative agent of crawling tracks of *Macoma balthica* // *Netherlands J. of Sea Res.* 1974. Vol. 8. P. 108–115.
- Thomas F., Poulin R., Brodeur J. Host manipulation by parasites: a multidimensional phenomenon // *Oikos.* 2010. Vol. 119. P. 1217–1223.
- Wesolowska W., Wesolowski T. Do *Leucochloridium* sporocysts manipulate the behaviour of their snail hosts? // *J. Zool.* 2013. Vol. 292, N 3. P. 151–155.
- White M. M., Chejlava M., Fried B., Sherma J. Effects of various larval digeneans on the calcium carbonate content of the shells of *Helisoma trivolvis*, *Biomphalaria glabrata*, and *Physa* sp. // *Parasitol. Res.* 2005. Vol. 95, N 4. P. 252–255.

Decalcification of a clam shell caused by trematodes: side effect or manipulation of the host phenotype?

A. E. ZHOKHOV^{1*}, M. N. PUGACHEVA¹, V. N. MIKHEEV²

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS
152742, Yaroslavskaia oblast', Borok, 109

²A. N. Severtsov Institute of Ecology & Evolution RAS
119071, Moscow, Leninskiy av., 33

*E-mail: zhokhov@ibiw.ru

Changes in the total weight of live clams *Pisidium amnicum* and weight of their shells were studied by comparing uninfected clams with clams infected with trematodes *Allocreadium crassum*, *Phyllodistomum folium* and *Bunodera* spp. Mean total and shell weights of clams infected with *A. crassum* were significantly lower than those of uninfected clams. Characteristics of clams infected with *P. folium* and *Bunodera* spp. were not different from the control with the exception of the weight of clams infected with *Bunodera* spp. Clams infected with mature metacercariae of *A. crassum* possessed light and fragile shells that weighed on average 3 times less than those of uninfected clams (25.6 vs 74.1 g.). The weight of shells of clams with immature metacercariae was not different from that of uninfected clams. The obtained results were analyzed from the viewpoint of the hypothesis of adaptive manipulation of the host phenotype.

Key words: manipulation of phenotype, clam *Pisidium*, trematodes, *Allocreadium crassum*.