УДК 594.38:57.017.7+574.64

Г.Є. Киричук

ОСОБЛИВОСТІ ВУГЛЕВОДНОГО ОБМІНУ В ОРГАНІЗМІ *LYMNAEA STAGNALIS* ЗА ДІЇ ТРЕМАТОДНОЇ ІНВАЗІЇ

Вивчено особливості протікання вуглеводного обміну в різних тканинах (гемолімфа) та органах (гепатопанкреас, мантія) неінвазованих та інвазованих партенітами та церкаріями Echinoparyphium aconiatum прісноводних молюсків Lymnaea stagnalis. Встановлено вміст в їх організмі окремих метаболітів (глюкоза, лактат, піруват, співвідношення [НАД$^+$]/[НАДН]) та активність деяких ферментів (α-амілаза, лактатдегідрогеназа). З'ясовано, що трематодна інвазія призводить до зростання активності α-амілази та ЛДГ та зниження вмісту глюкози в усіх досліджених тканинах та органах.

Ключові слова: *прісноводні молюски, трематодна інвазія, детритофаги, вуглеводний обмін, глюкоза, лактат, піруват, співвідношення [НАД$^+$]/[НАДН], α-амілаза, лактатдегідрогеназа*

Постановка проблеми. Молюски є облігатними проміжними хазяями трематод. Екстенсивність та інтенсивність інвазії їх нерідко досить висока, що в свою чергу не може не відображатися на процесах життєдіяльності цих тварин. Відомо, що трематодна інвазія призводить у молюсків до різних змін [1], в тому числі впливає на розмірні характеристики тварин, спричиняє збільшення розмірів заражених органів, що, в свою чергу, не може не відбиватися на їх метаболізмі. В першу чергу, такі перебудови зачіпають енергетичний статус організму з наступним перерозподілом ресурсів у гідробіонтів [2], що є загальновідомим механізмом адаптацій до дії біотичних і абіотичних чинників більшості прісноводних безхребетних [3, 4]. Разом з тим особливості функціонування різних систем органів та гомеостатичність складу і функцій гемолімфи молюсків визначають, насамперед енергетичний статус цих тварин. Останній окреслює спрямованість енергетичного обміну у біологічних системах, в тому числі у гідроценозах [5]. Саме тому важливо вивчити особливості перебігу різних ланок обміну речовин в організмі молюсків, які складають значну частину прісноводних гідроекосистем, виступаючи найбільш поширеними тест-об'єктами навколишнього середовища [5].

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Встановлено [6, 7], що за різних стресових ситуацій молюски мобілізують запаси глікогену, що призводить до збільшення вмісту глюкози в тканинах.

Основна кількість публікацій, присвячених даній проблемі, базується на дослідженні морських молюсків, прісноводна ж малакофауна у цьому плані залишається менш дослідженою. Присвячені даній проблематиці публікації відображають вплив партеніт та личинок трематод на вміст «загального цукру», глюкози та ά-амілази лише в гемолімфі черевоногих молюсків [8, 9]. Комплексне дослідження інвазованих та неінвазованих трематодами прісноводних молюсків щодо вмісту окремих метаболітів (глікоген, олігосахариди, глюкоза, лактат, піруват, співвідношення [НАД$^+$]/[НАДН], активності ферментів (α-амілаза, АлАТ, АсАТ) та коефіцієнту де Рітіса у гемолімфі, гепатопанкреасі та мантії проведено лише для однієї екологічної групи молюсків (фітофагів) на прикладі *Planorbarius purpura* [10]. Зазначимо, що прісноводні молюски досить різнотипова за типом живлення група. Вони поділяються на поліфаги (фільтратори) (*Colletopterum ponderosum, Unio rostratus*), детритофаги (*Lymnaea stagnalis*) та фітофаги (*Planorbarius purpura*). Таким чином інші екологічні групи цих тварин лишилися не охопленні такими дослідженнями, що і спонукало нас зупинитися на з'ясуванні згаданих аспектів для детритофагів, які

опанували однотипові біотопи з фітофагами і розмежувалися з ними лише за харчовими ланцюгами.

Встановлено [11], що рівень впливу біотичного чинника (трематодна інвазія) на величину основних трофологічних показників (тривалості проходження корму, коефіцієнт засвоюваності корму, швидкість добової продукції екскрементів, швидкість добової асиміляції, величину середньодобового раціону) ставковиків зумовлений її інтенсивністю. Слабкий рівень зараження ставковиків партенітами та личинками трематоди не позначається на значеннях цих показників. За помірного рівня інвазії відбувається інтенсифікація процесів живлення і травлення у цих тварин, через що основні трофологічні індекси зменшуються. Генералізована інвазія супроводжується пригніченням усіх життєвих функцій цієї групи молюсків, що супроводжується зменшенням величини усіх, без винятку, трофологічних показників [11]. Детальне вивчення метаболізму вуглеводів в організмі молюсків дає можливість глибше дослідити роль цих сполук у процесах життєдіяльності гідробіонтів і, виходячи з цього, застосовувати їх у практиці біоіндикації. Враховуючи вищезазначене ми намагалися з'ясувати яку роль в організмі *Lymnaea stagnalis* відіграють процеси вуглеводного обміну у адаптивній перебудові метаболізму за умов біотичної норми та на фоні трематодної інвазії (*Echinoparyphium aconiatum* Dietz)

Методика

Об'єкт дослідження *Lymnaea stagnalis (*Linné, 1758) (247 екз.), зібрані в червні–серпні 2006–2009 рр. в басейні р. Тетерів поблизу м. Житомир. Неінвазованих тварин (маса – 4,32±0,17 г, висота черепашки – 3,93±0,11 см) та інвазованих особин (маса – 3,77±0,38 г, висота черепашки – 3,52±0,26 см) по 10 екз. утримували в акваріумах (5 л) у дехлорованій водопровідній воді (вміст Na^+ – 18 мг·л$^{-1}$; K^+ – 1 мг·л$^{-1}$; Cl^- – 10 мг·л$^{-1}$; Ca^{2+} – 50 мг·л$^{-1}$; Mg^{2+} – 9 мг·л$^{-1}$; HCO_3^- – 115 мг·л$^{-1}$; SO_4^{2-} – 10 мг·л$^{-1}$; pH 7,3– 7,7; температура води – 18–20^{o}C). pH визначали потенціометрично (pH-1500M). Вміст кисню в воді підтримували на рівні 7,0–8,2 мг/дм^3. Час аклімації до лабораторних умов – 14 діб, що вважається достатнім для формування у гідробіонтів адаптивних механізмів [12]. Щоб запобігти хронічному впливові на піддослідних тварин їх власних екзометаболітів, в акваріумах щодоби змінювали воду.

Для дослідження відбирали гемолімфу та тканини гепатопанкреасу і мантії. Гемолімфу отримували за методикою Г.А.Таргетта в модифікації А.П.Стадниченко [8] безпосередньо перед дослідженням. Масу досліджуваних об'єктів вимірювали на електронних вагах WPS 1200/C з точністю до 0,01 г.

Зараженість молюсків партенітами і личинками трематод виявляли шляхом мікроскопіювання (7*8) тимчасових гістологічних препаратів, виготовлених із тканин гепатопанкреасу. Видову приналежність трематод встановлювали тільки на живому матеріалі. В дослідах використовували тварин які були інвазовані партенітами і церкаріями родини Echinostomatidae (*Echinoparyphium aconiatum*).

Для визначення вмісту метаболітів готували тканинні екстракти. Як екстрагуюче середовище використовували трис–HCl (0.1 М, pH 7,6). Для визначення кількості глюкози, молочної кислоти (МК) та піровиноградної кислоти (ПВК) тканини поміщали в 30%-ий розчин КОН (1:2). Для осадження білкових фракцій використовували 8%-ий розчин ТХОК (1:1). Вміст глюкози визначали глюкозооксидантним методом; ПВК – методом Умбрайта; МК – за реакцією з параоксидифенілом [13]. Активність α-амілази (КФ 3.2.1.2) визначали за Каравеєм, активність лактатдегідрогенази (ЛДГ; КФ 1.1.1.27) визначали за [14]. Вміст білків при оцінці активності ферментів визначали за Лоурі зі співавторами [15]. Значення показника співвідношення [НАД$^+$]/[НАДН] розраховували за модифікованою методикою [16]. Інтенсивність забарвлення кінцевих продуктів в

усіх випадках визначали фотометрично на КФК-3. Всього виконано 321 біохімічний аналіз (у триразовій повторності). Отримані результати піддавали. статистичній обробці за загальноприйнятою методикою з використанням комп'ютерних програм STATISTICA 5.0.

Результати та їх обговорення

Як відомо, найдоступнішими джерелами окисної енергії у гідробіонтів є вуглеводи і ліпіди [17, 18]. За швидкої (миттєвої) реакції на дію чинника навколишнього середовища в першу чергу у молюсків окиснюються вуглеводи. Саме тому для факультативних анаеробів, як правило, характерним є їх накопичення [2]. Розщеплення глікогену у холоднокровних тварин відбувається двома шляхами: гідролітичним (за участю *α*-амілази) та фосфолітичним [18]. У черевоногих та двостулкових молюсків *α*-амілаза представлена у досить великій кількості в усіх органах травлення [18]. Нами встановлено, що у неінвазованих *L.stagnalis* показники активності *α*-амілази у досліджених тканинах та органах утворюючи такий ряд: гепатопанкреас<мантія<гемолімфа. Для інвазованих тварин ряд активності досліджуваного ферменту має дещо інший характер: мантія<гепатопанкреас<гемолімфа (табл.1).

Таблиця 1

Особливості вуглеводного обміну в гемолімфі *Lymnaea stagnalis* за дії трематодної інвазії

Показники	неінвазовані		інвазовані	
	n	$\bar{x} \pm m_x$	n	$\bar{x} \pm m_x$
α-амілаза, ммоль/(год* мг білка)	14	209,93±2,14	6	202,67±4,92
Глюкоза, ммоль/л	9	0,545±0,061	8	0,3588±0,0324
ПВК, ммоль/л	10	0,0153±0,0014	6	0,0184±0,0018
МК, ммоль/л	10	1,8223±0,1675	6	1,7682±0,2746
$НАД^+$ /НАДН	10	102,48±16,43	6	124,79±16,96
ЛДГ мкмоль/(хв.*мг білка)	16	0,0893±0,0119	6	0,3000±0,0140

Трематодна інвазія призводить до зростання активності *α*-амілази в 3,6 рази в гепатопанкреасі (табл.2) та в 1,6 рази в мантії (табл.3). Однак, для гемолімфи статистично достовірних відмінностей між інтактними та інвазованими тваринами щодо показників активності обговорюваного ферменту не встановлено. Зазначимо, що партеніти і церкарії трематоди у досліджених тварин локалізовані в гепатопанкреасі. Відомо [9], що для них характерний пристінковий тип травлення. Саме тому *α*-амілаза паразитів, здійснюючи розщеплення на зовнішніх стінках тіла партеніт, локалізується в гепатопанкреасі не потрапляючи в гемолімфу, що і пояснює збільшення показників її активності в гепатопанкреасі. Водночас показники активності *α*-амілази в гемолімфі інвазованих тварин знаходяться в межах значень контрольної групи.

Про функціональний стан гліколізу в організмі *L.stagnalis* судили на підставі значень піровиноградної (ПВК), молочної (МК) кислот, співвідношення вільних форм нікотинамідних коферментів – $[НАД^+]$/[НАДН] та активності ЛДГ (табл.1-3). З'ясовано, що мінімальними значеннями вмісту ПВК характеризуються мантія та гепатопанкреас, що обумовлено високою інтенсивністю в цих тканинах глюконеогенезу. У гемолімфі неінвазованих ставковиків концентрація ПВК вища в 25–30 раз, ніж в інших досліджуваних органах. Трематодна інвазія призвела до зниження вмісту ПВК (в 1,67 рази) в гепатопанкреасі інвазованих тварин.

Таблиця 2

Особливості вуглеводного обміну в гепатопанкреасі *Lymnaea stagnalis* за дії трематодної інвазії

Показники				
	неінвазовані		інвазовані	
	n	$\bar{x} \pm m_x$	n	$\bar{x} \pm m_x$
α-амілаза, ммоль/(год* мг білка)	14	9,65±0,93	6	34,42±1,02
Глюкоза, ммоль/г	9	0,0224±0,0029	8	0,0112±0,0016
ПВК, ммоль/г	10	0,0005±0,0001	6	0,0003±0,00004
МК, ммоль/г	10	0,1369±0,0197	6	0,1816±0,0242
$НАД^+$ /НАДН	10	50,10±4,56	6	30,56±1,36
ЛДГ мкмоль/(хв.*мг білка)	16	0,2410±0,0368	6	0,4400±0,0160

Таблиця 3

Особливості вуглеводного обміну в мантії *Lymnaea stagnalis* за дії трематодної інвазії

Показники				
	неінвазовані		інвазовані	
	n	$\bar{x} \pm m_x$	n	$\bar{x} \pm m_x$
α-амілаза, ммоль/(год* мг білка)	14	9,93±0,60	6	16,24±1,93
Глюкоза, ммоль/г	9	0,0162±0,0016	8	0,0089±0,0009
ПВК, ммоль/г	10	0,0006±0,0001	6	0,0006±0,0001
МК, ммоль/г	10	0,0211±0,0025	6	0,0215±0,0027
$НАД^+$ /НАДН	10	403,23±10,27	6	387,63±17,09
ЛДГ мкмоль/(хв.*мг білка)	16	0,0502±0,0060	6	0,2700±0,0100

Важливим компонентом адаптаційної системи молюсків є еволюційно сформований ферментний апарат, завдяки якому анаеробна дисиміляція глюкози не призводить до утворення молочної кислоти як основного кінцевого продукту обміну [19]. Останні дослідження свідчать, що МК є активним метаболітом, який може використовуватися в якості джерела енергії, повторно перетворюватися в ПВК чи глюкозу, регулювати окисно-відновні процеси в клітині та $НАД^+$/НАДН баланс, що в свою чергу призводить до збереження енергетичного балансу організму [20]. В організмі неінвазованих *L.stagnalis* за зростанням вмісту МК досліджені нами тканини та органи можна розмістити в такий ряд: мантія<гепатопанкреас<гемолімфа. За дії трематодній інвазії в гепатопанкреасі відмічено збільшення вмісту МК на 32,65% (P>99,99%). У решти досліджених тканинах та органах статистично достовірних відмінностей між інвазованими та неінвазованими тваринами не встановлено.

Адаптивні перетворення в тканинах і клітинах ПВК та МК здійснюються за рахунок ферментативної активності ЛДГ, котра регулює аеробно-анаеробний метаболізм в організмі молюсків. Нами відмічено зростання активності ЛДГ в усіх досліджених тканинах і органах інвазованих *L.stagnalis.* Так, в в мантії вона зростає в 5,4 рази, в гемолімфі – в 3,4 рази, в гепатопанкреасі – в 1,8 рази.

Щодо співвідношення вільних форм нікотинамідних коферментів, то у неінвазованих тварин для гепатопанкреасу це значення становить 11:1, для мантії – 39:1, для гемолімфи – 6:1. Зазначимо, що для інвазованих тварин відмічено зростання обговорюваного співвідношення для гепатопанкреасу – 22:1 та гемолімфи – 7:1. Це пов'язано з функціональними особливостями тканин та органів, які зумовлюють різну

спрямованість обміну речовин. Разом з тим, переважання окисненої форми нікотинаміднуклеотиду у всіх тканинах, свідчить як про пригнічення аеробного окиснення вуглеводів, так і спрямування обміну речовин по окисному шляху – активне окиснення енергетичних субстратів, наслідком чого є пригнічення синтезу відновних еквівалентів. Останнє знижує адаптивні можливості організму у зв'язку зі зниженням синтезу, насамперед, жирних кислот та ліпідів, яким належить провідна роль у адаптивній перебудові мембран [3, 17].

Висновки

Адаптивний рівень енергозабезпечення організму *L.stagnalis* забезпечується балансом утворення, перерозподілу і утилізації основних енергетичних компонентів клітин – вуглеводів. Ефективність цього процесу досягається узгодженістю функцій гепатопанкреасу (характерна висока метаболічна активність), мантії (утворення «легеневої» порожнини та депо енергетичних ресурсів), гемолімфи (підтримання гомеостазу метаболітів). За інвазії активується об'єднана системи енергообміну: гліколіз – глюконеогенез – глюкозоаланіновий цикл, функціональне значення якої полягає у підтриманні рівноважної концентрації глюкози та інших інтермедіатів вуглеводного обміну, забезпеченні енергетичного та кислотно-основного гомеостазу, що підтверджуються збільшенням показника відношення [НАД$^+$]/[НАДН].

Перспективами подальших досліджень є вивчення дії біотичних чинників на різнотипові за типом живлення групи молюсків та з'ясування особливостей протікання в їх організмі всіх ланок метаболізму.

Література

1. *Стадниченко А. П.* Lymnaeidae и Acroloxidae Украины : методы сбора и изучения, биология, экология, полезное и вредное значение : моногр. / *Стадниченко А. П.* – Житомир : Рута, 2006. – 168 с.
2. *Биргер Т. И.* Метаболизмы водных беспозвоночных в водной среде / *Т. И. Биргер.* – К. : Наук. думка, 1979. – 189 с.
3. *Шульман Г. Е.* Использование белка в энергетическом обмене гидробионтов / *Г. Е. Шульман, Г. И. Аболмасова, А. Я. Столбов* // Успехи соврем. биол. – 1993. – Т. 113, № 5. – С. 576–586.
4. *Гандзюра В. П.* Концепція шкодочинності в екології / *В. П. Гандзюра, В. В. Грубінко.* - Київ-Тернопіль : Вид-во ТНПУ ім. В. Гнатюка, 2008. – 144 .
5. *Никаноров А. М.* Биомониторинг тяжелых металлов в пресноводных экосистемах / *А. М. Никаноров, А. В. Жулидов, А. Д. Покаржевский.* – Л. : Гидрометеоиздат, 1985. – 143 с.
6. *Storey K. B.* Mechanisms of glycolytic control during facultative anaerobiosis in a marine mollusc : Tissue-specific analysis of glycogen phosphorylase and fructose-2,6-bisphosphate / *K.B. Storey* // J. Car.Zool. – 1988. – Vol. 66, № 8. – P. 1767–1771.
7. *Subramanyam O. V.* Neuroendocrine control of carbohydrate metabolism in the freshwater bivalve mollusc Lamellidens marginalis / *O. V. Subramanyam* // Experientia. – 1984. – Vol. 40, № 12. – P. 1423.
8. *Стадниченко А. П.* Изменение некоторых показателей углеводного обмена в гемолимфе пресноводных моллюсков при инвазии их партенитами и личинками трематод / *А. П. Стадниченко* // Паразитология. – 1978. – Т. 12, Вып. 6. – С. 472–478.
9. *Гуминский О.В.* Влияние трематоди на активность а-Амилазы гемолимфы пресноводных брюхоногих моллюсков (GASTROPODA, PULMONATA, BULINIDAE) /*О.В. Гуминский, Р.Д. Мищенко*// Паразитология. – 1988. – Т.17, вып.5. – С.439-442.
10. Киричук Г. Є. Особливості вуглеводного та енергетичного обміну в організмі витушки пурпурної (Planorbarius purpura) за дії біотичних чинників / Г. Є. Киричук // Гідробіологічний журнал. — 2009. — Т. 45, № 1. — С. 74-83.
11. *Василенко О. М.* Екологія живлення ставковиків (Mollusca, Pulmonata, Lymnaeidae) Центрального Полісся : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.16 «Екологія» / *О. М. Василенко.* – Чернівці, 2008. – 20 с.
12. *Хлебович В. В.* Акклимация животных организмов / *В. В. Хлебович.* – Л. : Наука, 1981. – 135 с.
13. *Горячковский А. М.* Справочное пособие по клинической биохимии / *А. М. Горячковский.* – Одесса : ОКФА, 1994. – 415 с.
14. *Методы* изучения двустворчатых моллюсков/ Под ред. Г.Л. Шкорбатова, Я.И.Старобогатова. – Л., 1990. – С.63–86.

15. *Lowry O. H.* Protein measurement with the Folin phenol reagent / *O. H. Lowry, N. Z. Rosebrough, A. L. Tarr, R. C. Randall* // J. Biol. Chem. – 1951. – Vol. 193, № 1. – P. 265–275.
16. *Великий Н. Н.* Роль окислительно-восстановительного состояния никотинамидных коферментов в регуляции клеточного метаболизма / *Н. Н. Великий, П. К. Пархомец* // Витамины. – 1976. – № 9. – С. 3–15.
17. *Хочачка П.* Биохимическая адаптация./ *П. Хочачка, Дж. Сомеро* – М. : Мир, 1988. – 568 с.
18. *Горомосова С. А.* Основне черты биохимии энергетического обмена мидий / *С. А. Горомосова, А. З. Шапиро.* – М. : Легкая и пищевая пром-ть, 1984. – 120 с.
19. *Проссер Л.* Сравнительная физиология животных / *Л. Проссер.* – М. : Мир, 1977. – Т. 1. – С. 440–443.
20. *Павличенко В.В.* Накопление лактата и белков теплого шока (БТШ) при остром температурном стрессе у Байкальских термочуствительных *Eulimnogammarus vittatus* и Eulimnogammarus marituji (CRUSTACEA, AMPHIPODA)/ *В.В.Павличенко, Ж.М.Шатилина, Д.С.Бедулина, М.В. Протопопова и др.*//Амурский зоол. журнал. – 2009. – №3. – С.190-196.

References

1. Stadnichenko, A. P. (2006). *Lymnaeidae* and *Acroloxidae* Ukraine: the methods of collecting and studying the biology, ecology, useful and harmful value: monograph. Zhitomir: Ruta (in Rus)
2. Birher, T. I. (1979). The metabolism of aquatic invertebrates in the aquatic environment. K.: Science Thought (in Rus)
3. Shulman, G. E., Abolmasova, G. I., Stolbov A. Ya. (1993). The use of protein in the energy metabolism of aquatic organisms. Uspehi sovremennoy biologii (The successes of modern biology), Vol. 113, № 5, 576–586 (in Rus)
4. Handziura, V. P., Hrubinko, V. V. (2008). Harmfulness concept in ecology. Kyiv, Ternopil: Publisher TNPU them V. Hnatiuk (in Ukr.)
5. Nikanorov, A. M., Zhulidov, A. V., Pokarzhevskiy, A. D. (1985). Biomonitoring of heavy metals in freshwater ecosystems. L.: Gidrometeoizdat (in Rus)
6. Storey, K. B. (1988). Mechanisms of glycolytic control during facultative anaerobiosis in a marine mollusc: Tissue-specific analysis of glycogen phosphorylase and fructose-2,6-bisphosphate. J. Car.Zool. Vol. 66, № 8, 1767–1771.
7. Subramanyam, O. V. (1984). Neuroendocrine control of carbohydrate metabolism in the freshwater bivalve mollusc Lamellidens marginalis. Experientia, Vol. 40, № 12.
8. Stadnichenko, A. P. (1978). Changing some parameters of carbohydrate metabolism in the hemolymph of freshwater mussels in the invasion of their parthenitae and trematode larvae. Parazitologiya (Parasitology), Vol. 12, 6, 472–478 (in Rus)
9. Huminskiy, O.V., Mischenko R.D. (1988). Effect of trematodes on the activity of a-amylase haemolymph of freshwater gastropods (GASTROPODA, PULMONATA, BULINIDAE). Parazitologiya (Parasitology), Vol. 17, 5, 439-442 (in Rus)
10. Kyrychuk, H. Ye. (2009). Features carbohydrate and energy metabolism in the body Vitushka purple (Planorbarius purpura) for actions biotic factors. Hidrobiolohichnyi zhurnal (Hydrobiological journal), Vol. 45, 1, 74-83 (in Ukr.)
11. Vasulenko, O. M. (2008). Ecology Power Lymnaea (Mollusca, Pulmonata, Lymnaeidae) Central Polissya: Thesis for the Degree of kandat biological sciences 03.00.16 specialty "Ecology". Chernivtsi (in Ukr.)
12. Hlebovich, V. V. (1981). Acclimation of animal organisms. L.: Science (in Rus)
13. Horyachkovskiy, A. M. (1994). Handbook of Clinical Biochemistry. Odessa: OKFA (in Rus)
14. Shkorbatov, H.L., Starobohatov, Ya. I. (1990). Methods of studying. L.: 63–86 (in Rus)
15. Lowry, O. H., Rosebrough, N. Z., Lowry, O. H., Tarr, A. L., Randall, R. C. (1951). Protein measurement with the Folin phenol reagent. J. Biol. Chem. Vol. 193, 1, 265–275.
16. Velikiy, N. N., Parhomets, P. K. (1976). The role of the redox state of nicotinamide coenzymes in the regulation of cellular metabolism. Vitaminu (Vitamins), 9, 3–15 (in Rus)
17. Khochachka, P., Somero, Dzh. (1988). Biochemical adaptation. M.: Peace (in Rus)
18. Horomosova, S. A., Shapiro, A. Z. (1984). The main features of the biochemistry of energy metabolism mussels. M.: Light and food industry (in Rus)
19. Prosser, L. (1977). Comparative physiology of animals. M.: Peace, Vol. 1, 440–443 (in Rus)
20. Pavlichenko, V.V., Shatilina, Zh.M., Bedulina, D.S., Protopopova, M.V. (2009). The accumulation of lactate and warm shock proteins (HSP) in acute heat stress in the Baikal termochustvitelnyh Eulimnogammarus vittatus and Eulimnogammarus marituji (CRUSTACEA, AMPHIPODA). Amurskiy zoologicheskiy zhurnal (Amur Zoological *Journal),* 3, 190-196 (in Rus)

***Summary. Kyrychuk G.Ye. P*eculiarities of hydrocarbons exchange in the organism of *Lymnaea stagnalis* under trematode invasion.**

Purpose. *Peculiarities of hydrocarbons exchange in different tissues (haemolymph) and organs (hepatopancreas, mantle) of uninvaded and invaded with Echinoparyphium aconiatum parthenitae and cercariae freshwater mollusks Lymnaea stagnalis are researched.*

Methods. *Lymnaea stagnalis (Linne, 1758) (247 sp) collected in June-August of 2006 – 2009 in the river Teteriv basin (Zhytomyr city). The content of glucose was established with glucotoxicity method; pyruvate (PVC) – with Umbright method, lactate (LA) – after reaction with paraoxidephenyl [13] The activity of α-amylase (EC 3.2.1.2) was established after Karavey,* lactate dehydrogenase *(*LDH *or* LD*) (EC 1.1.1.27) was established after [14]. Evaluating enzymes activity, the protein content was measured after Lowry [15]. The meaning of [NAD^+]/[NADH] ratio index was calculated using modified methods [16]. The intensivity of final products colouring in all cases was established with photometry (КФК-3). All in all 321 biochemical experiences were done in three-time repetition.*

Results. *It is established that trematode invasion causes the increase of α-amylase activity by 3,6 times in the hepatopancreas and by 1,6 times in the mantle. But in the haemolymph of the invaded animals statistically reliable differences in α-amylase activity were not established. The glucose concentration in the researched mollusks varies within 0,1852-0,7407 mmole/l. Unlike in phytophages [10], in detritophages trematode invasion causes the decrease of glucose content in all researched organs and tissues (in the haemolymph – by 51,89%, in the hepatopancreas – by 2 times, in the mantle – by 1,8 times) and the development of hypoglycemia. Uninvaded animals have minimum PVC content in the mantle and the hepatopancreas which can be explained by high intensity of gluconeogenesis in these tissues. In the haemolymph the PVC concentration is by 25-30 times higher in comparison with other researched organs. The hepatopancreas of invaded animals, in comparison with uninvaded ones, is characterized with PVC concentration decrease by 1,67 times. Under trematode invasion the increase of LA by 32,65% (P> 99,99%) is registered in the hepatopancreas. In the rest of researched tissues and organs statistically reliable differences in LA content in invaded and uninvaded animals were not established. The activity of LDH in all researched tissues and organs of invaded L. stagnalis increases (in the mantle by 5,4 times, in the haemolymph by 3,4 times, in the hepatopancreas by 1,8 times). As for the nicotinamide coenzymes free forms ratio, its meaning in uninvaded species is 11:1 in the hepatopancreas; 39:1 – in the mantle; 6:1 – in the haemolymph. In invaded animals the discussed ratio increases in hepatopancreas to 22:1 and in the haemolymph to 7:1. Adaptive energy level of L. stagnalis organism is provided by the balance of the creation, the redistribution and the disposal of the main cell energetic components – the hydrocarbons. The efficiency of this process is reached by the concordance in functioning of the hepatopancreas (metabolic activity), the mantle (main energy resource depot), the haemolymph (the support of metabolites homeostasis). The invasion activates the systems of energy exchange: glycolysis – gluconeogenesis – glucoalanine cycle which functions as the support of glucose equilibrium concentrations and other carbohydrate metabolism intermediates and provides the energetic and acid-bases homeostasis which is proved by the increase of [NAD^+]/[NADH] ratio index.*

Conclusions. *In future, the action of biotic factors on mollusks groups with different nutrition types and the peculiarities of metabolism processes in their organisms can be researched.*

Key words: *freshwater mollusks, trematode invasion, detritophages, hydrocarbons exchange, glucose, lactate, pyruvate, [NAD^+]/[NADH] ratio, α-amylase, lactate dehydrogenase.*

Житомирський державний університет імені Івана Франка

Одержано редакцією 14.10.2015
Прийнято до публікації 29.10.2015