

ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ
НЕКОТОРЫХ НЕОРГАНИЧЕСКИХ ИОНОВ
В ГЕМОЛИМФЕ ПРЭСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ
ПРИ ИНВАЗИИ ИХ ПАРТЕНИТАМИ ТРЕМАТОД

А. П. Стадниченко

Педагогический институт, Житомир

Изучено воздействие партенит трематод на содержание Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и Cl^- в гемолимфе *Lymnaea stagnalis* и *Planorbis corneus*. Установлены статистически достоверные нарушения ионного баланса гемолимфы моллюсков, обусловленные паразитами.

В связи с изучением взаимоотношений в системе «хозяин—паразит» несомненный интерес представляет изучение воздействия партенит трематод на изменение содержания некоторых неорганических ионов в гемолимфе их облигатных промежуточных хозяев — моллюсков. Однако этот вопрос до настоящего времени не выяснялся.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования были прудовик озерный, *Lymnaea stagnalis*, спонтанно инвазированный спороцистами *Opisthio glyphae ranae*, *Furcocercariae* sp. и редиями *Echinostoma revolutum* (Смоковка, пруд и канал мелиоративной системы) и катушка роговая, *Planorbis corneus*, зараженная спороцистами *Pleurogenes claviger*, *Cotylurus cornutus*, *Cercaria pseudogracilis* и редиями *Notocotylus thienemanni* (Ружин, пруд на р. Роставице). Материал собран в апреле—мае 1975 г. и в августе—сентябре 1976 г.

Исследовались моллюски примерно одного возраста (об этом судили по размерам их раковин), выдержанные предварительно в аквариуме без пищи в течение 1—2 суток, так как установлено, что уровень содержания K^+ и Ca^{2+} в гемолимфе моллюсков повышается после приема пищи (Huf, 1935; Florkin, 1943; Florkin, Duchateau, 1950; Van der Borgh, 1963). Гемолимфу получали по описанным ранее методикам (Стадниченко, 1970) обычно непосредственно перед исследованием. Иногда анализы производили на следующий день после взятия проб. Материал при этом сохраняли в холодильнике при температуре около 2° С. Содержание Na^+ и K^+ определяли пламенно-фотометрическим методом, Ca^{2+} — по Ваарду, Cl^- — по Левинсону и частично по Рушняку. Всего выполнено 1106 анализов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ионы натрия являются обязательными компонентами всех экстрацеллюлярных жидкостей беспозвоночных, в том числе и гемолимфы моллюсков. Минимальная предельно допустимая концентрация Na^+ в гемолимфе *Lymnaea stagnalis* составляет $0.25 \cdot 10^{-3}$ М (Greenway, 1970). Однако, как свидетельствуют литературные данные и результаты наших анализов, у *Lymnaea stagnalis* и *Planorbis corneus* содержание Na^+ в норме поддерживается на более высоком уровне. В гемолимфе исследованных нами мол-

люсков концентрация Na^+ варьировала в пределах 70—142 мг%, составляя в среднем для *L. stagnalis* 113.86 ± 3.2 и для *P. corneus* — 80 ± 1.22 мг%. Невысокие значения коэффициентов вариации свидетельствует о незначительной степени изменчивости этого признака у незараженных животных. Наши данные очень близки к результатам, полученным другими исследователями (Duval, Portier, 1927; Сорокина, Зеленская, 1967; Burton, 1968).

При инвазии гепатопанкреаса моллюсков партенитами обнаружены статистически достоверные изменения уровня содержания Na^+ в гемолимфе в сторону его возрастания (табл. 1). Например, у *Planorbis corneus*, зараженных спороцистами *Pleurogenes claviger* и редиями *Notocotylus thienemanni*, этот показатель равнялся 103 ± 1.78 и 102.4 ± 2.77 мг% соответственно. Следовательно, концентрация Na^+ при инвазии возрастала в среднем на 28.8%, а у отдельных особей она удваивалась. Следует отметить, однако, что у инвазированных *Lymnaea stagnalis* не обнаружено статистически достоверных различий в содержании Na^+ в гемолимфе (табл. 5). При заражении моллюсков партенитами *Opisthioglyphae ranae* мы связываем это с особенностями локализации паразитов. Спороцисты *O. ranae* обнаружены в системе перивисцеральных синусов вблизи желудка, кишки и гонады. Органы пищеварения при этом не подвергались заражению, в связи с чем, вероятно, не нарушалось поступление хлористого натрия из них в гемолимфу, равно как и поглощение ионов натрия из воды. При заражении *Lymnaea stagnalis* спороцистами *Furcocercariae* sp. отсутствие статистически достоверных изменений в содержании Na^+ в гемолимфе хозяев мы объясняем отсутствием ярко выраженного патогенного воздействия паразитов вследствие незначительной интенсивности инвазии.

Т а б л и ц а 1

Na^+ в гемолимфе моллюсков при инвазии их партенитами трематод

Трематоды	Исследовано моллюсков, экз.	Содержание Na^+ , мг%				
		lim	M	σ	m	CV
<i>Lymnaea stagnalis</i>						
Контроль (нет инвазии)	30	80.0—142.0	113.86	17.25	3.20	15.1
<i>Opisthioglyphae ranae</i>	48	88.0—147.0	111.50	0.14	0.02	0.02
<i>Furcocercariae</i> sp.	43	84.0—126.0	110.20	8.34	1.30	7.58
<i>Planorbis corneus</i>						
Контроль (нет инвазии)	27	70.0—104.0	80.1	6.36	1.22	7.93
<i>Pleurogenes claviger</i>	29	85.0—118.0	103.0	9.62	1.78	9.30
<i>Cotylurus cornutus</i>	41	86.0—110.0	93.0	7.29	1.15	7.84
<i>Notocotylus thienemanni</i>	39	56.0—170.0	102.4	18.30	2.77	17.94

Для калия гемолимфы, как и для натрия, характерна ионная форма существования. Однако ионы калия в отличие от ионов натрия преобладают не во внеклеточных жидкостях, а в содержимом клеток. В гемолимфе *Lymnaea stagnalis* содержание K^+ варьировало от 6.8 до 15 мг% при среднем его значении 9.23 ± 0.22 мг% (табл. 2). Концентрация катионов калия в гемолимфе *Planorbis corneus* составляла 4.13 ± 0.29 мг% при диапазоне колебаний от 2.8 до 10 мг%. Близкие к нашим значения концентрации K^+ в гемолимфе получены для *P. corneus* — 5.85 ± 7.8 мг% (Burton, 1968) и для *Viviparus viviparus* — 4.68 мг% (Little, 1965).

Высокая интенсивность инвазии гепатопанкреаса моллюсков сопровождалась статистически достоверными изменениями уровня содержания K^+ в гемолимфе. Следствием заражения *Planorbis corneus* спороцистами *Pleurogenes claviger* и *Cotylurus cornutus* было повышение содержания K^+ в гемолимфе на 32.7 и 54.9% соответственно. Инвазия *Planorbis corneus* редиями *Notocotylus thienemanni* не влекла за собой выраженных нарушений

Т а б л и ц а 2
K⁺ в гемолимфе моллюсков при инвазии их партенитами трематод

Трематоды	Исследо- вано моллюс- ков, экз.	Содержание K ⁺ , мг%				
		lim	M	σ	m	CV
<i>Lymnaea stagnalis</i>						
Контроль (нет инвазии)	30	7.8—11.0	9.23	1.19	0.22	12.90
<i>Opisthioglyphae ranae</i>	48	6.8—11.1	10.20	1.60	0.23	16.00
<i>Furcocercariae</i> sp.	43	7.6—15.0	9.50	2.95	0.45	31.00
<i>Planorbis corneus</i>						
Контроль (нет инвазии)	27	4.9—6.5	4.13	1.54	0.29	37.8
<i>Pleurogenes claviger</i>	29	3.7—8.5	5.48	1.66	0.32	30.3
<i>Cotylurus cornutus</i>	41	3.6—10.0	6.40	6.17	0.96	91.7
<i>Notocotylus thienemanni</i>	39	2.8—8.0	4.49	0.97	0.16	21.4

концентрации K⁺, причины чего пока остаются для нас неясными. Отсутствие статистически достоверных различий в уровне содержания K⁺ у *Lymnaea stagnalis* в норме и при инвазии спороцистами *Furcocercariae* sp. мы связываем с невысокой интенсивностью инвазии.

Кальций в гемолимфе моллюсков находится как в ионизированном состоянии, так и в связанной с белками форме. У *Anodonta*, например, 29% кальция гемолимфы связано с протеинами (Schoffeniels, 1951). Концентрация Ca²⁺ в гемолимфе *Lymnaea stagnalis* и *Planorbis corneus* была примерно одинаковой — 24.96 ± 0.8 и 23.15 ± 0.43 мг% соответственно (табл. 3). Однако амплитуда индивидуальной изменчивости этого признака у *L. stagnalis* в 2.8 раза больше, чем у *P. corneus*. Степень изменчивости этого признака у *L. stagnalis* в 2 раза превышала таковую у *P. corneus*.

Т а б л и ц а 3
Ca²⁺ в гемолимфе моллюсков при инвазии их партенитами трематод

Трематоды	Исследо- вано моллюс- ков, экз.	Содержание Ca ²⁺ , мг%				
		lim	M	σ	m	CV
<i>Lymnaea stagnalis</i>						
Контроль (нет инвазии)	30	9.0—36.0	24.96	4.38	0.80	17.59
<i>Opisthioglyphae ranae</i>	48	3.0—50.0	24.00	1.76	0.25	7.29
<i>Furcocercariae</i> sp.	43	11.0—27.0	17.60	3.54	0.54	20.10
<i>Planorbis corneus</i>						
Контроль (нет инвазии)	27	20.0—29.0	23.15	2.26	0.43	9.84
<i>Pleurogenes claviger</i>	29	15.0—31.0	22.75	4.91	0.91	21.34
<i>Cotylurus cornutus</i>	41	12.0—22.0	14.63	2.77	0.43	12.17
<i>Notocotylus thienemanni</i>	39	6.0—21.0	13.28	3.32	0.53	24.90

Паразитарное поражение гепатопанкреаса в преобладающем большинстве случаев вызывало падение уровня содержания Ca²⁺ в гемолимфе. Статистически достоверные различия по этому признаку наблюдались даже при невысокой интенсивности инвазии *L. stagnalis* спороцистами *Furcocercariae* sp. У *Planorbis corneus*, зараженных партенитами *Cotylurus cornutus*, концентрация Ca²⁺ гемолимфы уменьшалась на 37% и при инвазии редиями *Notocotylus thienemanni* — на 43%. Степень варьирования этого признака, однако, в случае заражения *Planorbis corneus* редиями *Notocotylus thienemanni* была значительно большей, нежели при инвазии их спороцистами *Cotylurus cornutus* (24.9 против 12.17%). При инвазии

Lymnaea stagnalis и *Planorbis corneus* спороцистами *Opisthio glyphae ranae* и *Pleurogenes claviger* соответственно изменений в содержании Ca^{2+} в гемолимфе моллюсков не обнаружено.

Анионы хлора, являющиеся наряду с катионами натрия и калия важными осмотически активными ионами гемолимфы, у незараженных *Lymnaea stagnalis* составляли 165.1 ± 4.35 и у *Planorbis corneus* — 167.2 ± 7.87 мг% (табл. 4) при размахе вариации 368 мг%. Максимальная концентрация ионов хлора превосходила минимальную в 5.6 раза. Амплитуда индивидуальной изменчивости концентрации Cl^- в гемолимфе *P. corneus* в 1.33 раза выше, чем у *L. stagnalis*, и степень варьирования признака у *P. corneus* также больше, о чем свидетельствует сравнение коэффициентов вариации.

Т а б л и ц а 4

Cl^- в гемолимфе моллюсков при инвазии их партенитами трематод

Трематоды	Исследовано моллюсков, экз.	Содержание Cl^- , мг%				
		lim	M	σ	m	CV
<i>Lymnaea stagnalis</i>						
Контроль (нет инвазии)	30	110.0—200.0	165.10	22.87	4.35	13.90
<i>Opisthio glyphae ranae</i>	48	120.0—438.0	178.60	50.98	7.35	28.55
<i>Furcocercariae</i> sp.	43	176—200.0	181.80	6.24	0.95	3.42
<i>Echinostoma revolutum</i>	51	78.0—165.0	115.90	23.70	3.23	20.43
<i>Planorbis corneus</i>						
Контроль (нет инвазии)	27	110.0—230.0	167.20	40.92	7.87	24.50
<i>Pleurogenes claviger</i>	29	80.0—110.0	98.40	6.63	1.23	6.59
<i>Cotylurus cornutus</i>	41	100.0—234.1	174.20	54.85	8.57	31.50
<i>Notocotylus thienemanni</i>	39	110.0—264.0	182.20	49.74	7.96	28.90
<i>Cercaria pseudogracilis</i>	27	115.0—134.0	112.4	9.80	1.89	8.75

Характер нарушений в содержании Cl^- в гемолимфе при инвазии не был однозначным. У *Lymnaea stagnalis*, зараженных спороцистами *Opisthio glyphae ranae*, и у *Planorbis corneus* при инвазии партенитами *Pleurogenes claviger* и *Cercaria pseudogracilis* отмечена гипохлоремия — концентрация ионов хлора в гемолимфе понижалась на 40%. Инвазия же *Lymnaea stagnalis* спороцистами *Furcocercariae* sp. сопровождалась гиперхлоремией, при которой содержание Cl^- в гемолимфе увеличивалось на 16.7 мг% (свыше 10%).

Таким образом, инвазия моллюсков партенитами трематод сопровождается нарушениями гомеостаза, проявляющимися в изменении концентрации неорганических ионов гемолимфы. Известно, что Na^+ , K^+ и Cl^- способствуют поддержанию определенного осмотического давления. Изменения их содержания в гемолимфе зараженных моллюсков свидетельствуют о нарушении осморегуляции, которая в норме обеспечивается активной абсорбцией неорганических ионов из внешней гипотонической среды (Флоркэн, 1947), благодаря чему восполняется потеря их вследствие экскреции и диффузии (Robertson, 1964). Очевидно, при инвазии почки моллюсков не справляются с выведением из организма избытка осмотически активных веществ. Входя в состав буферных систем гемолимфы, Na^+ , K^+ и Cl^- обеспечивают постоянство ее активной реакции. Следовательно, изменения их концентрации при инвазии могут обуславливать не только нарушения циркуляции воды в организме, но и сдвиги кислотно-щелочного равновесия. Избыток Na^+ и дефицит Ca^{2+} в гемолимфе моллюсков могут отражаться на метаболизме белков, жиров и углеводов, поскольку Na^+ оказывает ингибирующее воздействие на фосфорилазы, а Ca^{2+} увеличивает активность фосфолипаз, липазы, рибонуклеазы, дезоксирибонуклеазы, обеспечивает третичную и четвертичную структуру α -амилазы. Недостаток Ca^{2+} при инвазии может оказывать отрицательное

воздействие на формирование раковин у эмбрионов (Saxena, 1958) и на прочность их у взрослых особей. В наших материалах понижение концентрации Ca^{2+} в гемолимфе инвазированных *P. corneus* сочеталось со значительным истончением стенок раковин моллюсков.

Т а б л и ц а 5
Содержание Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и Cl^- в гемолимфе моллюсков при инвазии их парthenитами трематод

Трематоды	Na^+		K^+		Ca^{2+}		Cl^-	
	коэффициент Стьюдента	степень досто- верности разли- чий	коэффициент Стьюдента	степень досто- верности разли- чий	коэффициент Стьюдента	степень досто- верности разли- чий	коэффициент Стьюдента	степень досто- верности разли- чий
<i>Lymnaea stagnalis</i>								
<i>Opisthioglyphae ranae</i>	0.80	57.6	3.10	99.8	1.20	77.0	1.75	92.8
<i>Furcocercariae</i> sp.	1.08	72.9	0.60	45.2	7.60	99.9	3.79	99.9
<i>Echinostoma revolutum</i>	—	—	—	—	—	—	9.02	99.9
<i>Planorbis corneus</i>								
<i>Pleurogenes claviger</i>	10.45	99.9	3.10	99.8	0.40	31.1	8.60	99.9
<i>Cotylurus cornutus</i>	7.70	99.9	2.20	97.2	14.10	99.9	0.63	45.2
<i>Notocotylus thienemanni</i>	7.23	99.9	1.10	72.9	16.30	99.9	1.34	80.6
<i>Cercaria pseudogracilis</i>	—	—	—	—	—	—	6.80	99.9

Л и т е р а т у р а

- Сорокина З. А., Зеленская В. С. 1967. Особенности электролитного состава гемолимфы брюхоногих моллюсков. Ж. эвол. биохим. и физиол., 3 (1) : 25—30.
- Стадниченко А. П. 1970. Изменение белкового спектра крови *Viviparus costectus* (Millet, 1813) (Gastropoda, Prosobranchia) при инвазии личиночными формами трематод. Паразитология, 4 (5) : 484—488.
- Флоркэн М. 1947. Биохимическая эволюция. М. : 1—175.
- Burton R. F. 1968. Ionic balance in the blood of Pulmonata. Comp. Biochem. Physiol., 25 : 509—516.
- Duval M., Portier P. 1927. Sur la teneur en gaz carbonique total du sang des invertébrés d'eau douce et des invertébrés marins. C. r. Acad. sci., 184 : 1594—1596.
- Florquin M. 1948. Sur la composition inorganique du milieu interieur invertébrés dulcicoles ou terrestres. Bull. Soc. r. sci. Liège, 12 : 301—304.
- Florquin M., Duchateau G. 1950. Concentrations cellulaire et plasmatique du potassium, du calcium et du magnésium chez série d'animaux dulcicoles. C. r. Seanc. Soc. Biol., 144 : 1132—1133.
- Greenway P. 1970. Sodium regulation in the freshwater mollusc *Limnaea stagnalis* (L.) (Gastropoda: Pulmonata). J. Exp. Biol., 53 (1) : 147—163.
- Huf E. 1935. Über den Einfluss der Narkose auf den Wasser- und Mineralhaushalt bei Süßwassertieren. Pflügers Arch. ges. Physiol., 235 : 129—140.
- Little C. 1965. Osmotic and ionic regulation in the prosobranch mollusc, *Viviparus viviparus* Linn. J. Exp. Biol., 43 (1) : 23—37.
- Robertson J. D. 1964. Osmotic and ionic regulation. Physiol. Mollusca, 1 : 283—311.
- Saxena B. B. 1958. Inorganic ions in the blood of *Pila globosa* (Swainson). Physiol. Zool., 30 (2) : 16—164.
- Schoffeniels E. 1951. Distribution du calcium diffusible et non-diffusible dans le plasma sanguin de l'Anodonte. Arch. Int. Physiol., 59 : 49—52.
- Van der Borgh O. 1963. In- and outfluxes Gastropods. Arch. Int. Physiol. Biochem., 71 : 46—50.

CHANGES IN THE CONTENTS OF SOME INORGANIC IONS IN THE HAEMOLYMPH OF FRESHWATER MOLLUSKS DURING THEIR INFECTION WITH PARTHENITES OF TREMATODES

A. P. Stadnychenko

S U M M A R Y

Changes in the concentration of ions of sodium, potassium, calcium and chlorine in the haemolymph of *Lymnaea stagnalis* and *Planorbis corneus* were studied during their infection with sporocysts and rediae of trematodes. Statistically reliable disturbances in the ion balance caused by the infection were established.