

УДК 591.05 : 576.895.121

© 1994

ИЗООСМОТИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ У ЦЕСТОД ИЗ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ

Ю. В. Наточин, Б. И. Куперман, Е. И. Шахматова, Г. И. Извекова

Исследовано содержание воды и электролитов (Na, K, Ca, Mg) в различных участках тела цестод *Ligula intestinalis* из леща *Abramis brama*, *Eubothrium rugosum* из кишечника налима *Lota lota*, *Triaenophorus nodulosus* из кишечника щуки *Esox lucius*. Обосновано положение, что сопоставление суммарного содержания электролитов в теле паразитических червей и в плазме крови рыбы хозяина может быть использовано для суждения о типе осморегуляции у цестод. Обнаружено сходство суммарной концентрации электролитов в мл тканевой воды у цестод и в воде сыворотки крови рыбы. Высказано предположение об изоосмотическом типе регуляции водно-солевого обмена у паразитических цестод из пресноводных рыб. Паразитические цестоды не только питаются за счет хозяина, но, вероятно, используют и его системы осморегуляции.

Физиологические механизмы соленостных адаптаций у свободно живущих организмов, имеющих почки и другие органы осморегуляции, изучены весьма подробно (Гинецинский, 1963; Хлебович, 1974; Проссер, 1977; Бергер, 1986). Менее разработаны вопросы, касающиеся механизмов водно-солевого гомеостаза у животных без специализированных осморегулирующих органов. К таким организмам относятся и паразитические цестоды. Они по-разному реагируют на гипо- и гиперосмотическую среду (Давыдов, 1975), показано своеобразие реакции на гипосмию у паразитов из различных хозяев (Хлебович, Михайлова, 1976; Виноградов и др., 1982а, 1982б). В отличие от свободноживущих особей, обитающих на суше, в пресной воде или в море, паразитические организмы должны адаптироваться к своеобразной по составу среде — кишечнику, тканям или полостям тела организма хозяина. При характеристике типа осморегуляции сопоставляют осмоляльность и ионный состав жидкостей внутренней среды (плазма крови, гемолимфа) изучаемого животного и окружающей внешней среды. Этот путь исследования не пригоден в экспериментах на цестодах, так как у них нет организованных внеклеточных жидкостей тела. Одним из подходов к исследованию проблемы осморегуляции у цестод могло быть измерение содержания и распределения ионов и воды в различных участках их тела и сопоставление этих данных с аналогичными показателями в сыворотке крови организма хозяина, что существенно для суждения о типе осморегуляции у паразита. Исследование этого вопроса послужило задачей настоящей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования служили цестоды *Ligula intestinalis* L. из леща *Abramis brama* L., *Eubothrium rugosum* Batch из кишечника налима *Lota lota* L., *Triaenophorus nodulosus* Pallas из кишечника щуки *Esox lucius* L.

Т а б л и ц а 1

Содержание электролитов ($\mu\text{M}/\text{г}$ сырого вещества) и воды ($\text{г}/\text{г}$ сухого вещества) в теле цестоды *E. rugosum* и химусе кишечника налима

Table 1. The content of electrolytes ($\mu\text{M}/\text{g}$ of wet substance) and water (g/g of dry substance) in the body of the cestode *E. rugosum* and in the chemus of the intestine of burbot

Отдел и зоны цестоды	<i>n</i>	Na	K	Ca	Mg	H ₂ O
Сколекс, шейка 1	12	32.6±1.6	56.8±2.8	8.5±3.3	6.6±0.45	1.81±0.12
Созревающие проглоттиды 2	12	34.4±1.8	64.7±1.4	4.3±0.37	5.3±0.25	2.36±0.08
3	12	35.6±1.5	63.1±1.4	3.3±0.39	4.8±0.49	2.38±0.08
4	12	36.1±1.9	65.5±1	2.7±0.27	4.2±0.21	2.35±0.12
5	12	36.6±1.3	65.8±1	2.4±0.25	4.1±0.25	2.43±0.1
Зрелые проглоттиды 6	12	35.8±2.6	62.8±1.6	2.1±0.17	3.8±0.2	2.38±0.09
7	7	37.9±1.9	67.9±4.2	2.1±0.21	3.9±0.24	2.26±0.15
Гравидные проглоттиды 8	4	36.9±2.2	66.5±4.6	5.1±2.1	4.7±0.24	2.27±0.06
Состав химуса		104±3.8	19.9±1.1	424±22.4	14.9±0.35	

Для последующего анализа получали кровь, химус и мышцы у некоторых рыб, а тело взрослых цестод делили на несколько частей. У *E. rugosum* (длина 300—400 мм) анализ содержания воды и ионов был проведен в следующих зонах тела: 1 — сколекс, шейка; 2—5 — незрелые проглоттиды; 6—7 — зрелые проглоттиды; 8 — гравидные проглоттиды. В опытах на *T. nodulosus* (длина 150—200 мм) были изучены сколекс, шейка (1) и созревающие проглоттиды (2—4). Рост плероцеркоида *L. intestinalis* (длина 400—500 мм) происходит однородно по всей длине тела червя, поэтому для изучения были взяты передний, средний и задний участки тела.

Кусочки тканей взвешивали на аналитических весах, помещали на подложку и высушивали в термостате при 105° до постоянного веса. Для последующего озоления сухие кусочки помещали в кварцевые пробирки, добавляли концентрированную HNO₃ и озоляли в суховоздушной бане при 90° до полного растворения органического вещества. Аналогичным образом обрабатывали мышцы и химус из кишечника рыб. Кровь центрифугировали, сыворотку крови разводили дистиллированной водой и использовали для последующих анализов.

Концентрацию ионов натрия и калия в сыворотке крови и в тканях определяли с помощью пламенного фотометра Цейсс III. Для определения интенсивности излучения натрия и калия использовали воздушно-пропановое пламя. Концентрацию магния и кальция определяли на атомном абсорбционном спектрофотометре «Хитачи», модель 508 в воздушно-ацетиленовом пламени. Измерение интенсивности излучателя производили в области резонансной линии магния 285.2 нм и кальция — 422.7 нм. Для измерения концентрации ионов натрия, калия, кальция и магния использованы стандарты фирмы Aldrich Chemical Company, Inc.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В теле исследованных цестод преобладающими являются ионы калия, количество ионов натрия почти вдвое меньше, содержание двухвалентных катионов (кальций и магний) довольно близко, но почти в 5—6 раз ниже, чем одновалентных катионов (табл. 1, 2, 3). Так как у большинства живых существ основным внутриклеточным катионом является калий, то эти данные можно рассматривать как свидетельство того, что доля клеток в теле ленточных червей выше, чем внеклеточного вещества. При расчете суммы концентрации катионов на мл тканевой воды у паразита, мл тканевой воды в мышце рыбы и на мл сыворотки крови хозяина (рыба) видно довольно близкое значение показателей (см. рисунок). Результаты такого сопоставления позволяют предположить, что для исследованных ленточных червей характерен изоосмотический тип регуляции водно-солевого обмена по отношению к жидкостям внутренней среды организма хозяина.

Как отмечалось выше, исследование осморегуляции у паразитических червей по сравнению со свободно живущими организмами нуждается в качественно новом подходе. Средой обитания у некоторых паразитов служит внутренняя среда рыб, у других — их кишечник. В первом случае эта среда по ионному составу и осмотической концентрации соответствует внеклеточной жидкости, во втором случае она зависит от того, как часто рыба заглатывает воду и пищу, какова концентрация электролитов в жидкости кишки и какова ее осмоляльность, что в свою очередь определяется скоростью всасывания воды и ионов из кишки и секрецией жидкости в ее просвет.

Т а б л и ц а 2

Содержание электролитов ($\mu\text{M}/\text{г}$ сырого вещества) и воды ($\text{г}/\text{г}$ сухого вещества) в теле цестоды *Triaenophorus nodulosus* из кишечника щуки

Table 2. The content of electrolytes ($\mu\text{M}/\text{g}$ of wet substance) and water (g/g of dry substance) in the body of the cestode *Triaenophorus nodulosus* in the intestine of the pike

Отдел и зоны цестоды	<i>n</i>	Na	K	Ca	Mg	H ₂ O
Сколекс, шейка 1	5	37.7±2.3	60.1±2.8	5.8±0.8	6.6±0.97	1.57±0.15
Созревающие проглоттиды 2	8	38.3±1.1	71.4±3.7	3.8±0.4	6.7±0.45	1.96±0.18
3	8	37.7±1.7	72.5±1.9	4.2±0.3	6.9±0.73	2.1±0.11
4	2	39.4±0.7	67.8±0.3	6.1±1.1	6±0.01	2.27±0.13

Т а б л и ц а 3

Содержание электролитов ($\mu\text{M}/\text{г}$ сырого вещества) и воды ($\text{г}/\text{г}$ сухого вещества) в теле цестоды *Ligula intestinalis* из леща

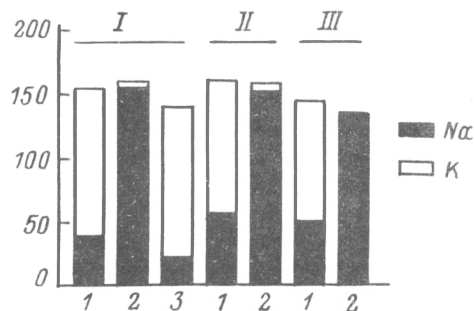
Table 3. The content of electrolytes ($\mu\text{M}/\text{g}$ of wet substance) and water (g/g of dry substance) in the body of the cestode *Ligula intestinalis* in the intestine of bream

Отдел цестоды	<i>n</i>	Na	K	Ca	Mg	H ₂ O
Передний	12	27.5±1.8	72.6±2.1	24.5±2.9	33.4±2.6	1.83±0.08
Средний	14	21.6±0.9	73.3±1	14.8±2.2	23.9±1.7	1.81±0.05
Задний	9	27.4±2.3	79.1±1.5	24.6±4	33.8±2.9	1.91±0.1

Концентрации ионов натрия и калия в воде тела цестод, сыворотке крови и мышце рыб.

По оси ординат — концентрация натрия и калия в мМ/кг H_2O ; I: 1 — *L. intestinalis*, 2 — сыворотка крови леща *A. brama*, 3 — мышца спинного плавника леща; II: 1 — *T. nodulosus*, 2 — сыворотка крови щуки *E. lucius*; III: 1 — *E. rugosum*, 2 — сыворотка крови налима *L. lota*.

Concentration of the ions of natrium and potassium in the water of the cestode body, in the serum and muscles of fish.



Способность к ионной и осмотической регуляции реализуется у живых существ в поддержании стабильного уровня концентрации того или иного иона и осмоляльности в жидкостях внутренней среды, противодействуя колебаниям значений этих физико-химических параметров во внешней среде. При отсутствии стабильно поддерживаемых отличий величины осмоляльности в окружающей среде и у живого организма речь может идти об изоосмотической внутриклеточной регуляции, которая в той или иной степени представлена в клетках широкого круга организмов. Изоосмотическая регуляция присуща клеткам морских пойкилоосмотических животных, например клеткам моллюсков и ракообразных (Gilles, 1979), в цитоплазме которых меняется содержание аминокислот, некоторых других органических веществ, а также ионов, чтобы обеспечить постоянство объема клетки в условиях меняющейся концентрации осмотически активных веществ во внешней среде. Своеобразный тип изоосмотической регуляции обнаружен у русского осетра *Acipenser güldenstädti* Brandt (Natochin e. a., 1985). В последнем случае речь идет о качественно ином явлении, чем у моллюсков, — особи русского осетра в Каспийском, Аральском или Азовском морях выбирают для обитания те районы бассейна, где морская вода гипоосмотична или изоосмотична плазме их крови, т. е. либо сохраняют типичный для пресноводных форм гиперосмотический тип регуляции водно-солевого обмена, либо живут в морской воде, равной по осмоляльности их крови. Тем самым у осетров исчезает необходимость пить морскую воду и затем экскретировать избыток солей, поступивших в тело, для опреснения воды.

Как отмечалось выше, при изучении осморегуляции и ионной регуляции у цестод большую трудность представляет отсутствие у них первичной и вторичной полостей тела, у них нет кровеносной системы (Хадорн, Венер, 1989). Следовательно, при стандартном физиологическом подходе, требующем для характеристики типа осмотической и ионной регуляции проводить сопоставление состава жидкостей внутренней среды (кровь) и внешней среды, в случае цестод отсутствует один из компонентов предмета изучения — нет организованных жидкостей внутренней среды. У этих организмов нет ни крови, ни целомической жидкости. У них наряду с жидкостью, находящейся внутри клеток, вероятно, имеется некоторое количество жидкости в паренхиме, но с помощью имеющихся технических средств она не может быть извлечена и исследована.

Так как мембраны клеток экто- и эндодермы и расположенной между ними мезенхимы у большинства изученных существ обладают высокой проницаемостью для воды, но селективно проницаемы для ионов, можно было предполагать, что цестоды или должны быть изоосмотичны среде обитания, т. е. жидкостям тех анатомических образований тела рыб, где они паразитируют, или обладать специальной системой регуляции. Поскольку у цестод нет структурированных внеклеточных жидкостей тела и потому нельзя измерить их осмоляльность, в настоящей работе был избран иной подход для

исследования этой проблемы. Мы исходили из двух постулатов, пока не имеющих исключений: 1) клетки изоосмотичны внеклеточной жидкости; 2) у пресноводных организмов (эукариоты) ионы натрия и калия с сопутствующими анионами являются основными электролитами, определяющими осмотическое давление как внутриклеточной, так и внеклеточной жидкости. Из полученных нами данных следует, что цестоды изоосмотичны жидкостям организма хозяина — сумма катионов в воде сыворотки крови рыбы близка аналогичной величине в теле паразита (см. рисунок). Следовательно, для цестод характерен еще один вариант изоосмотической регуляции, не описанный ранее для представителей животного мира, — у рыб и млекопитающих они фактически паразитируют и в отношении системы осморегуляции организма хозяина, живут в созданной его осморегулирующими органами устойчивой по физико-химическим параметрам среде.

Исходя из полученных данных и из предшествующего обсуждения, необходимо дать ответ на, казалось бы, парадоксальную ситуацию — наличие цестод рода *Eubothrium* в кишечнике как у морских, так и пресноводных организмов. Они обнаружены у пресноводных рыб (налим), проходных рыб — осетровых, живущих в Каспийском море (Куперман, 1988), и лососевых, значительную часть жизни проводящих в открытом океане (Куперман, 1978). Поскольку осмоляльность воды мирового океана в несколько раз превосходит осмоляльность сыворотки крови костистых рыб, то эти факты требуют адекватного объяснения.

Исследование осмоляльности крови, суммарной концентрации ионов в крови у осетровых, лососевых рыб в пресной воде и в море показало, что эти величины практически имеют то же значение, что у рыб этих же видов в пресной воде или у щуки и налима (Natochin, Lavrova, 1974). В океанической среде костистые рыбы при участии осморегулирующих органов непрерывно опресняют морскую воду, заглатываемую ими, экскретируют соли и благодаря этому в жидкостях внутренней среды, в крови рыб осмотическое давление мало чем отличается от значений осмоляльности у близких или тех же видов, обитающих в пресной воде. Тем самым физико-химические параметры среды обитания паразитов в мышцах, печени или почке существенно не различаются у костистых рыб и хрящевых ганоидов в море и пресной воде.

Ленточные черви, живущие в кишечнике, находятся в условиях действия той среды, которая специфична для каждого из отделов кишечника; существенное, хотя и временное, влияние может оказывать пища и заглатываемая с ней вода, особенно у морских рыб. Согласно современным представлениям, тонкий кишечник обладает не только механизмами всасывания, но и секреции больших объемов жидкости, слизистая оболочка тонкой кишки характеризуется высокой проницаемостью для воды и ионов. Тем самым жидкости, гипо- и гиперосмотичные по отношению к плазме крови, должны быстро осмотически уравниваться с кровью, и они становятся практически изоосмотичными крови. Следовательно, цестоды в тонком кишечнике могут подвергаться лишь относительно кратковременному воздействию гипо- или гиперосмотических жидкостей. Это не является вредоносным фактором, так как имеющиеся данные свидетельствуют о том, что ленточные черви обладают способностью выдерживать кратковременное изменение осмотического давления в окружающей их среде (Виноградов и др., 1982а).

Результаты настоящего исследования указывают на весьма близкие значения суммарной концентрации ионов, определяющих осмотическое давление, в воде сыворотки крови рыбы-хозяина и в воде тела цестод (табл. 1—3; см. рисунок). На основании этих данных можно предположить, что цестоды изоосмотичны жидкостям тонкого кишечника и жидкостям внутренней среды рыб. Отсутствие осморегулирующих органов, высокая проницаемость покро-

вов, имеющих огромную поверхность из-за наличия микротрихий (Куперман, 1988), и сходство расчетных величин осмоляльности, зависящей от концентрации ионов в крови рыб и в воде тканей цестод, дают основание думать, что цестодам присущ изоосмотический тип регуляции водно-солевого обмена. Это означает, что клетки тела цестод могут иметь самостоятельную систему волюморегуляции. В целом организм цестод остается изоосмотичным хозяину. Такая точка зрения дает непротиворечивое объяснение факту, что одни и те же виды цестод могут жить у проходных рыб, обитающих как в пресной, так и в морской воде. Смена типа осморегуляции у проходных рыб не сопровождается существенным изменением осмоляльности крови, а обуславливается переменной характера работы их осморегулирующих органов. В тканях у рыб и в их кишечнике осмоляльность меняется мало, что и не изменяет условий существования ленточных червей. Следовательно, изученные цестоды изоосмотичны жидкостям внутренней среды хозяина, а примененный метод сопоставления электролитного состава организма паразитов и хозяина может быть использован для исследования проблем осморегуляции у паразитических организмов. Можно предположить, что ультраструктурным эквивалентом изоосмотической регуляции у цестод служит развитие микротрихий на поверхности их тела. Наряду с другими функциями они обеспечивают пассивное осмотическое уравнивание с организмом хозяина. Тем самым в процессе паразитирования цестоды не только питаются за счет хозяина, но и используют системы осморегуляции его организма.

Список литературы

- Бергер В. Я. Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды. Л.: Наука, 1986. 224 с.
- Виноградов Г. А., Давыдов В. Г., Куперман Б. И. Морфофизиологические особенности водно-солевого обмена у некоторых псевдофиллидных цестод // Паразитология. 1982а. Т. 16, вып. 3. С. 188—193.
- Виноградов Г. А., Давыдов В. Г., Куперман Б. И. Морфофизиологическое исследование механизмов адаптации к различным соленостям у псевдофиллидных цестод // Паразитология. 1982б. Т. 16, вып. 5. С. 377—383.
- Гинецинский А. Г. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 426 с.
- Давыдов О. Н. К осмотической регуляции у некоторых цестод рыб // Гидробиол. журн. 1975. Т. 11, № 4. С. 75—79.
- Куперман Б. И. Особенности жизненного цикла и биологии цестод из камчатских лососей // Биология моря. 1978. № 4. С. 53—60.
- Куперман Б. И. Функциональная морфология низших цестод (онтогенетический и эволюционный аспекты). Л.: Наука, 1988. 167 с.
- Проссер Л. Сравнительная физиология животных. Т. 1. М.: Мир, 1977. 608 с.
- Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 235 с.
- Хадорн Э., Венер Р. Общая зоология. М.: Мир, 1989. 528 с.
- Хлебович В. В., Михайлова О. Ю. Осмотическая толерантность и адаптация к гипотоническому воздействию у *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala, Echinorhynchidae) // Паразитология. 1976. Т. 10, вып. 5. С. 444—448.
- Gilles R. Intracellular organic osmotic effectors // Mechanisms of osmoregulations in animals. Chichester. Wiley: Ed. by R. Gilles, 1979. P. 111—154.
- Natochin Yu. V., Lavrova E. A. The influence of water salinity and stage in life history on ion concentration of fish blood serum // J. Fish Biol. 1974. Vol. 6. P. 545—554.
- Natochin Yu. V., Lukianenko V. I., Kirsanov V. I., Lavrova E. A., Metallov G. F., Schakhmatova E. I. Features of osmotic and ionic regulation in russian sturgeon (*Acipenser güldenstädti* Brandt) // Comp. Biochem. Physiol. 1985. Vol. 80A, N 3. P. 297—302.

ИЭФиБ им. И. М. Сеченова РАН,
Санкт-Петербург, 199223;
ИБВВ им. И. Д. Папанина,
Борок, 152742

Поступила 12.10.1993

ISOOSMOTIC REGULATION IN THE CESTODES FROM FRESHWATER FISHES

Yu. V. Natochin, B. I. Kuperman, E. I. Shakhmatova, G. I. Izvekova

Key words: Cestoda, metal ions, osmotic regulation, fish.

S U M M A R Y

The content of sodium, potassium, calcium and magnesium ions was determined in cestodes *Ligula intestinalis*, *Eubothrium rugosum*, and *Triaenophorus nodulosus*. In freshwater fishes the total concentration of Na, K, Ca, Mg ions in cestode tissue water is practically similar to that of fishes muscles and in serum. It was suggested that examined cestodes have isoosmotic regulation of the water-salt balance.