

УДК 576.895.122 : 594.38

**ВЛИЯНИЕ СОВМЕСТНОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ
ТРЕМАТОДНОЙ ИНВАЗИИ, ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ
И АЗОТНОКИСЛОГО СВИНЦА НА ЛЕГОЧНОЕ И КОЖНОЕ
ДЫХАНИЕ ПРУДОВИКОВ (PULMONATA: LYMNAEIDAE)**

© А. П. Стадниченко, Л. Д. Иваненко, О. В. Гузенко,
Н. М. Свительский, А. С. Сычевский

Исследовано одновременное воздействие различных концентраций азотнокислого свинца (15, 50, 85 мг/л) и температуры среды (8–28°) на легочное и кожное дыхание прудовика озерного *Lympnaea stagnalis* в норме и при инвазии редиями Echinostomatidae.

При 8° у всех подопытных моллюсков сокращается продолжительность забора воздуха в легкое и его объем, а промежутки между „вдохами“ удлиняются. Эти нарушения наиболее выражены у зараженных особей. Они усугубляются при затравливании среды азотнокислым свинцом в прямо пропорциональной зависимости от концентрации токсиканта и интенсивности инвазии.

Одновременное воздействие на моллюсков токсиканта и температуры (28°), выходящей за верхний предел их теплового предпочтения, сопровождается 100 %-ной гибелью инвазированных трематодами особей через 4–12 ч от начала опыта. Свободные от заражения животные в течение 12–48 ч сохраняют жизнеспособность и только затем погибают при симптомах острого отравления.

При „отключении“ легочного дыхания выживаемость прудовиков, отравленных азотнокислым свинцом, в условиях нижнего температурного пессимума (8°) удлиняется в 2–2.3 раза (Q_{10}), подчиняясь закону Вант-Гоффа.

Глобальное тепловое загрязнение биосферы в сочетании с региональными ее загрязнениями ионами тяжелых металлов резко ухудшают условия обитания всех организмов, вызывая нередко существенные нарушения их жизнедеятельности. Среди них в наиболее неблагоприятном положении оказываются особи, подвергшиеся воздействию паразитарного фактора. В этом отношении недостаточно изучены пресноводные брюхоногие моллюски – облигатные промежуточные хозяева трематод. Поэтому мы и попытались выяснить, какое влияние на зараженных ими прудовиков озерных оказывает одновременное воздействие двух других вредоносных факторов среды первого порядка – неблагоприятной температуры и растворов азотнокислого свинца. В качестве тест-функции мы избрали дыхание, поскольку по особенностям его можно судить об уровне общего метаболизма, а следовательно, и о напряженности защитно-приспособительных возможностей моллюсков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал: 832 экз. прудовика озерного *Lympnaea stagnalis* (Linné, 1758), собранные в бассейне Среднего Днепра (р. Тетерев, Житомир) в октябре 1992–1995 гг. Моллюски спонтанно инвазированы редиями *Echinoparyphium recurvatum* (Linst.) с церкариями разной степени зрелости.

Продолжительность акклимации моллюсков к лабораторным условиям 24 ч (температура воды 18–21°, рН 7.2–7.5, содержание кислорода 8.7–8.9 мг/л). Среду затравливали азотнокислым свинцом (15, 50, 85 мг/л), растворы которого приготавливали на дехлорированной отстаиванием (24 ч) водопроводной воде. Продолжительность опыта 72 ч. Через 24 ч отработанные растворы заменяли свежеприготовленными.

Особенности дыхательного поведения прудовика изучали по несколько модифицированной методике Жадина, описанной в одной из наших более ранних работ (Стадниченко и др., 1990).

Цифровые результаты исследования обработаны вариационно-статистическими методами по Лакину (1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Известно (Fusser, Kruger, 1951),¹ что поглощение кислорода пресноводными легочными моллюсками осуществляется примерно в одинаковой мере двумя путями: с атмосферным воздухом – через легкое (0.026 мл/ч на 1 г сырой массы) и диффузно из воды – через кожу и адаптивную жабру (0.03 мл/ч).

Дыхание атмосферным воздухом связано с регулярным периодическим вентилированием легкого, что достигается всплытием прудовиков к пленке поверхностного натяжения воды для заполнения воздухом легочной полости. В наших опытах у моллюсков контрольной группы при 18–19° продолжительность забора воздуха составляет 10.25 ± 0.28 , а интервалы между следующими друг за другом „вдохами” – 36.77 ± 1 мин. У животных, интенсивно инвазированных партенитами эхиностоматид с выходящими из них сформированными („зрелыми”) церкариями, удлиняются как продолжительность поглощения воздуха (до 13.29 ± 0.31), так и промежутки между „вдохами” (до 55.39 ± 0.89 мин) (Стадниченко и др., 1993). Следовательно, у зараженных особей в случае интенсивной инвазии (тотальное поражение гепатопанкреаса трематодами) уровень потребления кислорода значительно ниже, нежели у свободных от инвазии моллюсков. Полагаем, что это обусловлено прежде всего двумя причинами: во-первых, ослаблением защитных сил прудовиков из-за дегенеративных и некротических процессов, протекающих в их гепатопанкреасе, и, во-вторых, из-за сбоя в работе ферментных систем, вызванных воздействием на животных ионами свинца. Об угнетении защитно-приспособительных возможностей моллюсков свидетельствует и падение уровня их общего обмена, на что указывает снижение интенсивности легочного дыхания.

При невысокой интенсивности заражения (мелкоочаговая инвазия) по обсуждаемым показателям инвазированные особи не отличаются от свободных от заражения.

При 8° – температуре, приближающейся к той, при которой у прудовиков наступает холодное оцепенение и прекращается легочное дыхание из-за заполнения полости легкого водой, у всех без исключения подопытных животных контрольной группы сокращаются продолжительность забора воздуха в легкое и его объем, а промежутки между „вдохами” удлиняются (см. таблицу). Это вполне естественно, так как непременным следствием анабиоза является (Бранд, 1951) снижение уровня общего обмена бионтов, а легочное дыхание – один из хороших показателей его состояния. Необходимо отметить, что сокращение продолжительности „вдоха” осуществляется в одинаковой мере как у свободных от заражения,

¹ Цит.: Проссер, Браун (1967).

Влияние температуры среды (8°) и различных концентраций азотнокислого свинца на легочное и кожное дыхание прудовиков озерного в норме и при инвазии партенитами

Influence of the temperature (8°C) and different concentrations of nitrate lead on the lung and skin transpirations in the pond snail with and without trematode infection

Инвазия	Продолжительность забора воздуха, мин			Интервал между очередными заборам воздуха, мин			Объем воздуха, забираемого при каждом „входе“ (количество пузырьков)			Продолжительность выживания при заполненном водой легком, ч		
	$x \pm m_{\bar{x}}$	δ	V	$x \pm m_{\bar{x}}$	δ	V	$x \pm m_{\bar{x}}$	δ	V	$x \pm m_{\bar{x}}$	δ	V
Контроль												
Нет	3.45 ± 0.12	0.57	16.49	41.43 ± 2.46	11.26	27.18	74.9 ± 2.3	10.54	14.06	126.04 ± 6.32	28.96	22.97
Есть	3.48 ± 0.1	0.56	16.02	40.78 ± 2.46	12.27	30.09	71.38 ± 2.01	11.38	15.95	122.95 ± 5.14	29.08	23.65
15 мг/л												
Нет	4.46 ± 0.23	1.23	27.6	59.47 ± 2.88	15.53	26.12	59.17 ± 3.31	17.81	30.01	89.17 ± 1.53	8.24	9.24
Есть	4.26 ± 0.3	1.38	32.36	66.67 ± 3.81	17.47	26.2	48.9 ± 1.83	8.37	17.11	87.81 ± 1.88	8	9.74
50 мг/л												
Нет	3.43 ± 0.23	1.05	30.49	62.04 ± 2.59	15.8	18.67	57.9 ± 3.84	17.18	29.67	112.2 ± 2.62	11.72	10.54
Есть	2.53 ± 0.16	0.88	34.8	55.09 ± 2.72	14.92	27.08	59.93 ± 2.71	14.84	24.76	102.87 ± 1.82	9.97	9.7
85 мг/л												
Нет	2.13 ± 0.15	0.71	33.37	81 ± 2.82	13.8	17.04	51.17 ± 1.64	8.07	15.72	99.84 ± 2.22	10.88	10.9
Есть	2 ± 0.11	0.57	28.74	77.72 ± 3.16	17.03	21.92	50.31 ± 1.81	9.74	19.35	96.61 ± 2.89	15.54	16.09

так и у инвазированных моллюсков (независимо от интенсивности их инвазии). Обусловлено это тем, что при низкой температуре воды и таковой же среды второго порядка – тела прудовиков как пойкилотермных животных – трематоды, как и их хозяева, малоактивны, следовательно, и патогенное воздействие их почти не ощутимо.

При 28° – температуре, близкой к верхнему пределу выживаемости, – продолжительность забора воздуха в легкое у свободных от инвазии особей уменьшается на 17.3 % ($P = 99.6\%$), а у инвазированных – остается без изменения. Частота „вдохов” возрастает у первых из них в 5.3, у вторых – в 5.9 раза ($P > 99.9\%$), а объем поглощаемого воздуха сокращается в 1.6–1.7 раза ($P > 99.9\%$).

Следовательно, в контрольной группе прудовиков повышение температуры среды на 10° (в диапазоне температур 8–19°) сопровождается активизацией процесса дыхания, подчиняясь закону Вант-Гоффа ($Q_{10} = 2-3$). Исключением в этом отношении оказывается всего лишь один показатель – продолжительность „вдоха”, не укладывающийся в указанные значения коэффициента Q_{10} . При повышении температуры среды с 18–19 до 28° согласно закону Вант-Гоффа изменятся два показателя (объем „вдоха” и продолжительность выживания животных при „отключении” легочного дыхания), в то время как для остальных значений коэффициента Q_{10} равны или больше 5.

При 18–19° и 15 мг/л азотнокислого свинца (9 – в пересчете на Pb^{2+}) в среде у подопытных животных возрастает продолжительность „вдоха” (на 43.7 – у незараженных и на 13.8 % – у инвазированных). Интервал между очередными заборами воздуха у первых из них остается на уровне нормы, у вторых сокращается на 13.7 % ($P > 99.9\%$). Удлинение „вдохов” и сокращение продолжительности интервалов между ними следует рассматривать как приспособление моллюсков к воздействию повреждающих факторов (трематодная инвазия + токсикант) путем повышения уровня их общего обмена. Исходя из этого, фазу патологического процесса, на которой пребывают такие животные, следовало бы расценивать как фазу стимуляции.² Вряд ли, однако, это так, поскольку, невзирая на удлинение „вдохов” и сокращение промежутков между ними, объем воздуха, поступающего в легкое при 15 мг/л токсиканта в среде, у прудовиков резко сокращается (на 39 %). Это означает, что уровень общего метаболизма у особей, подвергнутых воздействию самого слабого из использованных в наших опытах растворов, понижается, и у животных развивается депрессивная фаза патологического процесса.

С увеличением концентрации азотнокислого свинца до 50 (30 на Pb^{2+}) и 85 (51 на Pb^{2+}) мг/л (при 18–19°) отмечаются сдвиги того же характера. У зараженных трематодами особей с увеличением концентрации токсиканта в среде прогрессирует сокращение промежутков между следующими друг за другом заборами воздуха. При 50 мг/л азотнокислого свинца оно составляет 40.6, а при 80 – 65.6 % (по сравнению с нормой) ($P > 99.9\%$). У всех прудовиков более продолжительными становятся „вдохи”, которые, однако, у незараженных моллюсков при 50 и 85 мг/л токсиканта удлиняются в 2.5 и 3.4 соответственно, в то время как у инвазированных – только в 1.5 и 2.2 раза. Разовый объем воздуха, поступающего в легкое, с повышением концентрации токсиканта в среде сокращается у всех без исключения прудовиков, но опять-таки ярче это выражено у животных, пораженных трематодами. В растворах, содержащих 85 мг/л азотнокислого свинца, у незараженных животных объем воздуха, заполняющего легкое, составляет от такового

² Градация патологического процесса, обусловленного отравлением, принята по Веселову (1968).

в норме 56,8, у инвазированных – 50,8 % ($P > 99,9$ %). Вышесказанное говорит о том, что одинаковые дозы токсиканта оказывают более глубокое повреждающее воздействие на животных, зараженных трематодами, чем на свободных от инвазии. Это подтверждается и наблюдениями за сроками выживания прудовиков при „отключении” у них легочного дыхания и переходе исключительно на дыхание кожное. Например, при 15 мг/л токсиканта жизнеспособность свободных от заражения особей снижается на 4,8, а зараженных – на 6,8 %.

При понижении температуры воды до 8° и затравливании среды 15 мг/л азотно-кислого свинца продолжительность заборов воздуха резко сокращается (в 3–3,5 раза) и особенно значительно – у зараженных животных. Более продолжительными становятся и интервалы между „вдохами”, удлиняясь на 58 у свободных от паразитов и на 39 % – у пораженных ими особей ($P > 99,9$ %). При этом объем забираемого воздуха у первых из них остается прежним, а у вторых – сокращается на 22,6 % ($P > 99,9$ %). При вышеуказанной температуре с повышением концентрации токсиканта все перечисленные выше нарушения стремительно прогрессируют (см. таблицу). Исключением в этом отношении является только один показатель – выживаемость при „отключении” легочного дыхания, значения которого при повышении уровня содержания азотнокислого свинца в среде с 15 до 85 мг/л изменяются сравнительно в небольших пределах, сокращаясь в среднем на 10,5 %. Это связано, как нам представляется, с тем, что у прудовиков в этих условиях срабатывает биохимический защитно-приспособительный механизм, состоящий в частичном „переключении” аэробного расщепления углеводов на гликолитический путь. Это одна из наиболее обычных защитных биохимических реакций для моллюсков при гипоксии любого происхождения, равно как и при токсических воздействиях (Биргер, 1979).

Одновременное воздействие на моллюсков высокой температуры среды и различных концентраций азотнокислого свинца является для них намного более губительным, чем воздействие низких температур в сочетании с токсикантом. При 28° в наших опытах сохранили жизнеспособность только моллюски контрольной группы. Животные, подвергнутые воздействию токсиканта, при всех использованных нами его концентрациях оказались нежизнеспособными. При этом инвазированные трематодами прудовики погибали в более ранние сроки (через 4–12 ч), чем свободные от заражения (12–48 ч), а в патологическом процессе у них наблюдались две фазы – сублетальная и летальная, быстро следующие одна за другой.

Список литературы

- Биргер Т. И. Метаболизм водных беспозвоночных в токсической среде. Киев: Наук. думка, 1979. 190 с.
- Бранд Т. Анаэробиз у беспозвоночных. М.; Л.: ИИЛ, 1951. 335 с.
- Веселов Е. А. Основные фазы действия токсических веществ на организмы // Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. по вопр. водн. токсикол. М.: Наука, 1968. С. 15–16.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1973. 343 с.
- Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1967. 766 с.
- Стадниченко А. П., Слостенко Н. Н., Безгодов А. М., Безман М. Л., Бойко Е. Ю., Василенко О. Ф., Мейнарович О. В., Пидтыченко Н. В., Сорокопуд А. М., Ткачук О. В., Томашевская И. А., Янаки Е. А. Влияние трематодной инвазии на некоторые особенности дыхания пресноводных легочных моллюсков // Деп. в УкрНИИТИ 28.03.90 г. № 582-Ук 90 17 с.
- Стадниченко А. П., Архипчук С. В., Лысык Н. В. Влияние температурного фактора и СМС „Ландыш” на особенности дыхания прудовика озерного в норме и при инвазии его партенитами трематод // Деп. в ГНТБ Украины 19.07.93 г., № 1520-Ук 93. 12 с.

AN INFLUENCE OF JOINT AFFECT OF THE TREMATODE INFECTION,
ENVIRONMENT TEMPERATURE AND NITRATE LEAD ON LUNG AND SKIN TRANSPIRATIONS
IN A POND SNAIL (PULMONATA: LYMNAEIDAE)

A. P. Stadnichenko, L. D. Ivanenko, O. V. Gusenko, N. M. Svitel'sky, A. S. Sychevsky

Key words: Transpiration, trematode infection, environment temperature, nitrate lead, pond snail, Lymnaeidae.

SUMMARY

An influence of joint affect of the trematode infection (rediae and cercariae of Echinostomatidae), environment temperature (8, 18–19, 28°), and different concentrations of nitrate lead (15, 50, 85 mg/l) on the lung and skin transpirations in the pond snails was studied.