

УДК: 591.5:594.32

Тривалість локомоції війок переживаючих клітин миготливого епітелію зябер жабурниці (Mollusca, Bivalvia, Anodontinae) в залежності від її фізіологічного статусу

А.П.Стадниченко, В.К.Гирин

Житомирський державний університет імені Івана Франка (Житомир, Україна)
 stadnychenko@yandex.ru

На прикладі жабурниці качиної *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758) досліджено вплив «зябрової вагітності» за наявності у цих молюсків епіойків – личинок гірчака *Rhodeus sericeus amarus* (Bloch, 1782) і паразитів – спороцист і церкарій трематоди *Rhipidocotyle companula* Dujardin, 1845 на тривалість локомоції *in vitro* війок миготливого епітелію їх зябрового апарату. Вищезгадані біотичні чинники в залежності від ступеня вираженості їх являють собою таке навантаження на організм молюсків, котре в тій або іншій мірі позначається на їх фізіологічному статусі, у тому числі і на активності війок миготливого епітелію їх зябер. Потужна «зяброва вагітність», висока інтенсивність заселення їх зябер епіойками, а гонад – паразитами супроводжуються скороченням тривалості роботи війок миготливого епітелію зябер жабурниці.

Ключові слова: *Anodonta*, «зяброва вагітність», миготливий епітелій, тривалість локомоції, епіойки, паразити.

Длительность локомоции ресничек переживающих клеток мерцательного эпителия жабер беззубки (Mollusca, Bivalvia, Anodontinae) в зависимости от ее физиологического статуса

А.П.Стадниченко, В.К.Гирин

На примере беззубки утиной *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758) исследовано влияние «жаберной беременности», наличия у этих моллюсков эпиойков – личинок горчака *Rhodeus sericeus amarus* (Bloch, 1782) и паразитов – спороцист и церкарій трематоды *Rhipidocotyle companula* Dujardin, 1845 на продолжительность локомоции *in vitro* ресничек мерцательного эпителия их жаберного аппарата. Установлено, что все эти биотические факторы в зависимости от степени их выраженности представляют собой такую нагрузку на организм моллюсков, которая в той или иной мере сказывается на их физиологическом статусе, в том числе и на активности ресничек мерцательного эпителия их жаберного аппарата. Мощная «жаберная беременность», высокая интенсивность заселения их жабер эпиойками, а гонад – паразитами сопровождаются сокращением продолжительности работы ресничек мерцательного эпителия жабер беззубки.

Ключевые слова: *Anodonta*, «жаберная беременность», мерцательный эпителий, продолжительность локомоции, эпиойки, паразиты.

The duration of locomotion of cilia of cells of ciliary epithelium of gills of anodontines (Mollusca, Bivalvia) depending on their physiological status

A.P.Stadnychenko, V.K.Gyrin

The article focuses on the influence of the “gill pregnancy”, the presence of epioiks – the larval European bitterling *Rhodeus sericeus amarus* (Bloch, 1782) and parasites – sporocysts and cercariae of the trematoda *Rhipidocotyle companula* Dujardin, 1845 on the duration of locomotion *in vitro* of ciliary epithelium cells of the gill apparatus of *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758). The research shows that all these factors, depending on the level of their expressiveness, put such pressure on the mollusk organism that influences, in this or that way, its physiological status, especially the ciliary activity of epithelium of the gill apparatus. The intensive “gill pregnancy” and the high level of infestation of their gills by epioiks, and their gonads by parasites result in the decrease of the duration of the ciliary activity of epithelium of their gill apparatus.

Key words: *Anodonta*, “gill pregnancy”, ciliary epithelium, duration of locomotion, epioiks, parasites.

Вступ

У річковій гідромережі Палеарктики жабурниці є одним з найважливіших тваринних компонентів природного біофільтру, функціонуванням якого забезпечується очищення водою і водотоків від наявних в них різних за походженням і концентрацією зависей як органічного, так і мінерального походження. Ці молюски здійснюють активну фільтрацію води завдяки безупинній роботі війок миготливого епітелію, який повністю вистилає поверхню зябрових пластинок цих тварин. Безперервна локомоція війок забезпечує підтримання в організмі жабурниць насамперед двох найважливіших процесів їх життєзабезпечення – дихання і живлення, від інтенсивності яких залежать усі, без виключення, інші фізіологічні відправлення цих молюсків. Отже, показники роботи війок миготливого епітелію жабурниць можна розглядати як тест-функцію, котра свідчить про їх фізіологічний статус.

Метою нашого дослідження було з'ясувати, як впливає на тривалість локомоції *in vitro* війок миготливого епітелію зябрового апарату жабурниці наявність у неї «зябрової вагітності», епіюків (личинок гірчака) і паразитів (спороцист і церкарій трематод). Актуальність такого дослідження зумовлена тим, що, незважаючи на наявність на наш час чималої кількості наукових публікацій, присвячених дослідженню тривалості локомоції *in vitro* війок миготливого зябрового епітелію молюсків, у переважній більшості з них висвітлюється вплив на цей процес різних абіотичних і антропогенних чинників. Що ж стосується ролі біотичних чинників, які нерідко здійснюють основоположний вплив на загальний стан організму молюсків, а, отже, і на локомоцію війок миготливого епітелію, то літературних джерел, які містять такі відомості, поки що є обмаль, а наведені в них відомості вкрай скупі і фрагментарні (Єрмошина, 2008; Стадниченко, Мельник, 1992; Янович, 2013).

Методика

Матеріалом дослідження слугували 340 екз. жабурниці качиної *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758) 4–5-літнього віку з довжиною черепашки 79,4–113,5 мм, зібраних у басейні Прип'яті в р. Жолонь – правій притоці р. Словечна (с. Виступовичі Житомирської обл.) у травні-червні 2012 р. Щільність поселення – 3,5 екз./м². В лабораторії тварин утримували в акваріумах ємкістю 100 л (щільність посадки – 1 екз./10 л). Воду міняли в них щодоби. Тривалість аклімації (Хлебович, 1981) становила 15 діб. Умови її: температура води – 20–22°C, рН – 7,3–7,8, оксигенізація – 8,1–8,9 мг О₂/л. Тварин годували подрібненим сухим кормом для акваріумних риб (переважно дафніями).

Мікропрепарати, призначені для дослідження тривалості локомоції війок зябрового миготливого епітелію, виготовляли за методикою Е.О.Веселова (1959), а вивчали їх мікроскопіюванням (МБР; зб. 7×8 і МБИ-3; зб. 10×10) при слабкому освітленні поля зору (діафрагмування освітлювача). Встановлювали тривалість періоду (хв) від початку спостереження і до повного припинення локомоції війок. Від кожної особини досліджували по три шматочки нижнього краю півзябер (довжина – 4–6, висота – 4–5 мм), з отриманих даних виводили середнє значення для особини. Всі цифрові результати експерименту опрацьовано методами базової варіаційної статистики (Деркач, 1963).

Наявність «зябрової вагітності» встановлювали візуально шляхом анатомування тварин. За відсутності останньої статі з'ясовували мікроскопіюванням (МБР; зб. 7×8; МБИ-3; зб. 10×20 і 5×200) тимчасових препаратів, виготовлених з тканин гонад. Личинок гірчака на ранніх стадіях розвитку виявляли, користуючись лупою (×5), а на більш пізніх стадіях – візуально. Трематодну інвазію виявляли мікроскопіюванням (МБР; зб. 7×8, 7×40 і МБИ-3; зб. 5×20 і 10×60) тимчасових гістопрепаратів гонад молюсків. Визначення видової належності жабурниць здійснено за Л.А.Васильєвою (2011), трематоди – за Л.М.Янович і М.М.Пампурою (2012). Експеримент супроводжували контролем.

Результати та обговорення

В контрольній групі жабурниць статистично вірогідних відмінностей за досліджуваним показником, зумовлених статтю тварин, не виявлено (табл. 1).

«Зяброва вагітність» жабурниць є вагомим фізіологічним навантаженням, особливо на пізніх етапах її перебігу. Запліднені яйцеклітини ці молюски відкладають у вивідні камери – марсупіальні сумки, які формуються на цей момент на їх зовнішніх півзябрах. Спочатку вони являють собою 2–3 ізольованих одна від одної кишень, які опісля зливаються в один об'ємний марсупій. Саме тут і відбувається розвиток з яєць аберантних личинок жабурниць – глохідіїв. Формування марсупіїв, розвиток в них глохідіїв – складний процес, в якому виділяють 4–6 стадій (Троицкий, 1939; Властов, 1962), пов'язаний зі значними витратами енергії як самками жабурниць, так і «вагітними»

гермафродитами. Це суттєво позначається на тривалості локомоції *in vitro* війок їх миготливого епітелію (табл. 2). Принадібно відзначимо, що в останні 2–3 десятиліття в тих українських популяціях жабурниць, які через погіршення екологічних умов довкілля характеризуються нижчою за оптимальну для успішного запліднення щільністю населення (до 10 екз./м²), гермафродитизм став досить звичайним явищем. Вважають (Янович, 2013), що зростання рівня гермафродитизму в популяціях цих моллюсків є тим пристосуванням, яке завдяки автоміксису дозволяє їм істотно збільшувати кількість нащадків.

Таблиця 1.

Тривалість (хв) локомоції *in vitro* війок миготливого епітелію зябрового апарату *A. anatina* в контрольній групі тварин

Матеріал	n	min-max	M ± m	δ	V
Самці	24	31–292	202,3±27,5	31,2	15,43
Самки	20	29–277	197,4±25,8	22,9	11,6
Гермафродити	15	30–283	193,2±21,2	23,4	12,1

З табл. 2 видно, що у «вагітних» самок тривалість биття війок переживаючих клітин миготливого епітелію зябер скоротилася в 4,5, а у «вагітних» гермафродитів – в 2,2 рази (P>99,9%). Отже, наявність у жабурниць «зябрової вагітності» є для них таким функціональним навантаженням, за якого у цих тварин істотно наростає напруженість захисно-пристосувальних можливостей, що супроводжується розвитком у них декомпенсаційних процесів. Одним з останніх і є скорочення тривалості роботи *in vitro* їх зябрового миготливого епітелію. З'ясовано, що «зяброва вагітність» у самок і така у гермафродитних особин відрізняються ступенем своєї дієвості. А саме: зрушення значень обговорюваного показника у перших з них суттєвіші, ніж у других. Чому так? Гадаємо, що це пов'язане з неоднаковими розмірами марсупіїв, що утворюються у тварин цих двох груп. Адже у самок вони були дуже об'ємними (займали майже всю площу півзябер), тоді як у гермафродитних особин їх розміри були в 1,5–2 рази меншими (P>99,9%). Зрозуміло, що здійснюване «зябровою вагітністю» функціональне навантаження на гермафродитів менш інтенсивне, ніж таке на самок. Відображенням цього і були більші у «вагітних» самок зрушення тривалості активності локомоції війок миготливого епітелію порівняно з «вагітними» гермафродитами.

Таблиця 2.

Тривалість (хв) локомоції *in vitro* війок миготливого епітелію зябрового апарату *A. anatina* за впливу на неї біотичних функціональних навантажень

Матеріал	Біотичне навантаження	n	min-max	M ± m	V
Самки	«Зяброва вагітність»	29	19–61	44,5±5,1	9,5
Гермафродити	«Зяброва вагітність»	17	22–97	83,7±6,1	16,1
Самці	Личинки гірчака	23	33–108	79,9±10,4	10,4
Самки	Личинки гірчака	31	30–101	75,7±8,3	13,7
Самки	«Зяброва вагітність» і личинки гірчака	20	29–115	88,3±5,2	14,1
Гермафродити	Личинки гірчака	13	22–96	84,0±4,3	19,0

Там, де в межах природного ареалу жабурниць трапляється гірчак *Rhodeus sericeus amarus* (Bloch) – невеличка (до 9 см) рибка з родини корокових (Cyprinidae), між ними формуються біоценотичні взаємовідношення типу синоїкії. Самка гірчака за допомогою довгого яйцеклада (до 5 см) відкладає ікру в мантійну порожнину моллюсків. Личинки гірчака локалізуються в водяних трубках як зовнішніх, так і внутрішніх їх півзябер (в останньому випадку – рідше і менше). У обстежених нами *A. anatina* кількість личинок гірчака у самців, латентних самок і гермафродитних особин становила 14–59 екз. У самок із «зябровою вагітністю» кількість їх коливалась у межах 19–31, у «вагітних» гермафродитів – 24–39 екз. В останньому випадку личинки гірчака розташовувалися лише на вільних від марсупіїв крайових ділянках зовнішніх півзябер. Будучи епіойками, личинки гірчака використовують жабурниць виключно як місце поселення. Живляться ж вони самостійно (за рахунок запасів поживних речовин жовткового мішка). Проте за високої інтенсивності заселення зябер своїх хазяїв личинки

гірчака, які зазвичай швидко ростуть, завдають їм відчутної шкоди, викликаючи різного роду механічні ушкодження миготливого епітелію, вкриваючого філаменти і трабекули їх зябер, аж до повної його руйнації. Однак і непорушений ними миготливий епітелій підпадає часом декомпенсаційним процесам, опиняючись в депресивному стані. Про це свідчить значне скорочення (в 2,3–2,6 рази) тривалості рухової активності переживаючих клітин зябрового миготливого епітелію. Ступінь вираженості цих патологічних порушень знаходилася у прямій залежності від кількості епіюйків, яка припадала на кожну з жабурниць. Так, за наявності 15–20 екз. епіюйків тривалість локомоції війок миготливого епітелію скоротилася в 1,2–1,5 рази, тоді як за наявності 30–35 екз. – в 2,5–3 рази.

Жабурниця качина є одним з облігатних проміжних хазяїв трематоди *Rhipidocotyle companula* Dujardin – кишкового паразита риб. У неї паразитують партеногенетичні покоління – спороцисти і розповсюджувальні личинки цього черва – церкарії. Вони локалізуються у гонадах своїх облігатних проміжних хазяїв-моллюсків і трапляються значно частіше у самок і гермафродитних особин порівняно з самцями (табл. 3).

Таблиця 3.

Тривалість (хв) локомоції *in vitro* війок миготливого епітелію зябрового апарату *A. anatina* за інвазії її трематодою *Rh. companula*

Матеріал	Біотичне навантаження	n	min-max	M ± m	V
Самки	<i>Rh. companula</i> ⁺	39	39–268	203,1±24,7	12,6
Самки	<i>Rh. companula</i> ⁺⁺	22	43–369	308,5±18,9	18,6
Самки	<i>Rh. companula</i> ⁺⁺⁺	18	21–96	49,9±11,6	15,1
Самки	<i>Rh. companula</i> ⁺ і «зяброва вагітність»	11	15–48	22,7±4,4	19,9
Самці	<i>Rh. companula</i> ⁺	23	36–316	211,2±9,6	19,8
Самці	<i>Rh. companula</i> ⁺⁺	17	38–335	298,5±16,4	13,1
Самці	<i>Rh. companula</i> ⁺⁺⁺	12	29–188	114,1±10,8	11,6
Гермафродити	<i>Rh. companula</i> ⁺⁺⁺	6	13–149	86,0±7,9	20,2

Примітка: інтенсивність інвазії: + слабка, ++ помірна, +++ висока.

Ступінь впливу трематодної інвазії на тривалість локомоції війок миготливого епітелію зябер жабурниць, як виявилось, визначається її інтенсивністю. За слабкої інвазії гонад латентних самок (поодинокі вогнища паразитарного ураження діаметром 1,5–3 мм) у них були відсутні будь-які зрушення у роботі миготливого епітелію. Що ж стосується «вагітних» самок, то для них навіть слабка трематодна інвазія стала обтяжуючим чинником, за дії якого тривалість локомоції війок миготливого епітелію скоротилася в 8,9 разів (P>99,9%). Помірній трематодній інвазії (ураження паразитами до 50% об'єму гонад) жабурниці протиставляли підвищення рівня їх фізіолого-біохімічної активності, одним із захисно-приспосувальних проявів якої є активізація роботи війок миготливого епітелію, що відмічають і інші дослідники (Єрмошина, 2008). Висока інтенсивність трематодної інвазії (ураження понад 50% об'єму гонад) призвела до значного скорочення (в 1,8–4 рази; P>99,9%) тривалості биття війок миготливого епітелію зябер, що беззаперечно свідчить про пригнічення трематодами захисно-приспосувальних можливостей жабурниці. Зрушення такого ж характеру були відзначені раніше (Черномаз, 2001) у інвазованих трематодами *A. anatina* з р. Гуйва (с. Гуйва Житомирської обл.).

Висновки

При перебуванні самців, самок і гермафродитів *A. anatina* в однакових умовах навколишнього середовища відмінностей у тривалості локомоції *in vitro* війок миготливого епітелію їх зябрового апарату не спостерігалось. За потужної «зябрової вагітності» у самок і гермафродитів мало місце статистично вірогідне скорочення тривалості функціонування переживаючих клітин миготливого епітелію їх зябер, яке було яскравіше виражене у перших з них. Епіюйки *A. anatina* – личинки гірчака за високої інтенсивності заселення ними її зябер приводили до значного скорочення тривалості рухової активності війок. Слабка трематодна інвазія не вплинула на тривалість биття війок зябрового миготливого епітелію *A. anatina*, помірна – супроводжувалася подовженням, а висока інвазія – скороченням тривалості їх функціонування.

Список літератури

- Васильєва Л.А. Перлівниці Unionidae (Bivalvia) фауни України, алозимна й морфологічна мінливість. Автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.08 / «Зоологія». – К., 2011. – 23с. /Vasil'yeva L.A. Perlivnytsevi Unionidae (Bivalvia) fauny Ukrainy, alozymna i morfologichna minlyvist'. Avtoref. dys. ... kand. biol. nauk: 03.00.08 / «Zoologiya». – К., 2011. – 23s./
- Веселов Е.А. Биологические тесты при санитарно-биологическом изучении водоемов // Жизнь пресных вод СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. – Т.4, кн.2. – С. 7–37. /Veselov Ye.A. Biologicheskkiye testy pri sanitarno-biologicheskomo izuchenii vodoyemov // Zhizn' presnykh vod SSSR. – M.-L.: Izd-vo AN SSSR, 1959. – T.4, kn.2. – S. 7–37./
- Властов Б.В. Порционность яйцекладок, фазы размножения и продолжительность эмбриогенеза при разных температурах у видов перловиц (Unio) // Вопр. общ. зоологии и мед. паразитологии. – М.: АН СССР, 1962. – С. 63–83. /Vlastov B.V. Portcionnost' yaytsekladok, fazy razmnozheniya i prodolzhitel'nost' embriogeneza pri raznykh temperaturakh u vidov perlovits (Unio) // Vopr. obshch. zoologii i med. parazitologii. – M.: AN SSSR, 1962. – S. 63–83./
- Деркач М.П. Елементи статистичної обробки результатів біологічного експерименту. – Львів: Вид-во Львів. ун-ту, 1963. – 67с. /Derkach M.P. Elementy statystychnoi obrobky rezul'tativ biologichnogo eksperymentu. – L'viv: Vyd-vo L'viv. un-tu, 1963. – 67s./
- Єрмошина Т.В. Робота війок миготливого епітелію перлівницевих в умовах антропогенного пресу. – Житомир: Вид-во Житом. держ. ун-ту, 2008. – 146с. /Yermoshina T.V. Robota viyok mygotlyvogo epiteliyu perlivnytsevykh v umovakh antropogennogo presu. – Zhytomyr: Vyd-vo Zhytom. derzh. un-tu, 2008. – 146s./
- Стадниченко А.П., Мельник А.Г. Влияние физиологического статуса на двигательную активность ресничек переживающих клеток мерцательного эпителия жаберного аппарата беззубки // Деп. в УкрНИИТИ 23.01.1992, №97. – 8с. /Stadnichenko A.P., Mel'nik A.G. Vliyaniye fiziologicheskogo statusa na dvigatel'nuyu aktivnost' resnichkek perezhivayushchikh kletok mertsatel'nogo epiteliya zhabernogo apparata bezzubki // Dep. v UkrNIINTI 23.01.1992, №97. – 8s./
- Троицкий С.К. Материалы по размножению унионид в водоемах Ростовской области и Краснодарского края // Тр. Ростов. обл. биол. о-ва. – Ростов, 1939. – С. 77–102. /Troitskiy S.K. Materialy po razmnozheniyu unionid v vodoyemakh Rostovskoy oblasti i Krasnodarskogo kraya // Tr. Rostov. obl. biol. o-va. – Rostov, 1939. – S. 77–102./
- Хлебович В.В. Акклимация животных организмов. – Л.: Наука, 1981. – 136с. /Khlebovich V.V. Aklimatsiya zhyvotnykh organizmov. – L.: Nauka, 1981. – 136s./
- Черномаз Т.В. Работа ресничек переживающих клеток мерцательного эпителия жабер и ноги перловицевых, зараженных *Aspidogaster conchicola* и *Bucephalus polymorphus* // Паразитология. – 2001. – Т.35, вып.5. – С. 443–448. /Chernomaz T.V. Rabota resnichkek perezhivayushchikh kletok mertsatel'nogo epiteliya zhaber i nogi perlovitsevykh, zarazhennykh Aspidogaster conchicola i Bucephalus polymorphus // Parazitologiya. – 2001. – T.35, vyp.5. – S. 443–448./
- Янович Л.М. Перлівниці Unionidae Rafinesque, 1820 (Bivalvia) в сучасних екологічних умовах України (стан популяцій, особливості статевої структури і розмноження, біоценотичні зв'язки та фауна). Автореф. дис. ... док. біол. наук: 03.00.08 / «Зоологія». – К., 2013. – 48с. /Yanovich L.M. Perlivnytsevi Unionidae Rafinesque, 1820 (Bivalvia) v suchasnykh ekologichnykh umovakh Ukrainy (stan populyatsiy, osoblyvosti statevoi struktury i rozmnozhennya, biotsenotychni zv'yazky ta fauna). Avtoref. dys. ... dok. biol. nauk: 03.00.08 / «Zoologiya». – К., 2013. – 48s./
- Янович Л., Пампура М. Зараженість перлівницевих (Bivalvia: Unionidae) України трематодою *Rhipidocotyle illense* Ziegler, 1883 // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2012. – Вип.59. – С. 201–208. /Yanovich L., Pampura M. Zarazhenist' perlivnytsevykh (Bivalvia: Unionidae) Ukrainy trematodoyu Rhipidocotyle illense Ziegler, 1883 // Visn. L'viv. un-tu. Ser. biol. – 2012. – Vyp.59. – S. 201–208./

Представлено: С.В.Межжерін / Presented by: S.V.Mezhzhherin

Рецензент: С.Ю.Утєвський / Reviewer: S.Yu.Utevsky

Подано до редакції / Received: 29.09.2014