

УДК 594.3:576.895.122:591.5

А. П. Стадниченко

**ДОБОВА ЦИКЛІЧНІСТЬ ЛЕГЕНЕВОГО ДИХАННЯ  
ПРІСНОВОДНИХ МОЛЮСКІВ (GASTROPODA,  
PULMONATA)**

Досліджено особливості добової циклічності показників легеневого дихання *Lymnaea stagnalis* і *Planorbarius corneus* у ритмі день/ніч. З'ясовано, що вдень кількість «вдихів» і об'єм повітря, що надходить до легень молюсків, більші, ніж вночі. Щодо кількості інтервалів між «вдихами», то має місце протилежна залежність.

**Ключові слова:** *Lymnaea stagnalis*, *Planorbarius corneus*, легеневе дихання, добова циклічність.

Згідно з основними положеннями сучасної біоритмології — важливого розділу екології — усі фізіологічні процеси, які відбуваються в організмі тварин, мають певну циклічність: добову, сезонну (у видів з тривалістю життєвих циклів до року чи трохи понад рік) або річну (у видів з тривалістю життєвих циклів до двох років і більше) [5].

У великих прісноводних легеневих молюсків, відповідно до тривалості їхніх життєвих циклів, також наявні добові, сезонні або річні біологічні ритми. До сезонних можна віднести цикли розмноження, а добовою ритмічністю характеризуються фізіологічні функції, які забезпечують життєдіяльність тварин. Однак добові ритми навіть найважливіших фізіологічних процесів (дихання, живлення, виділення та ін.), які впливають на ріст, розвиток і відтворення легеневих молюсків, залишаються недостатньо вивченими.

Метою даної роботи було вивчення особливостей добової динаміки легеневого дихання двох з найпоширеніших і найкрупніших видів прісноводних легеневих молюсків України — *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) і *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758).

**Матеріал і методика досліджень.** Експериментальним матеріалом слугували 588 ос. легеневих молюсків (*L. stagnalis* — 194, *P. corneus* — 394), зібраних на 9 станціях, розташованих у межах Українського Полісся, як на текучих (р. Гнилоп'ять, с. Гришківці і р. Мала П'ятигірка (Житомирська обл.);

© А. П. Стадниченко, 2013

струмки — р-н Соколівки (м. Житомир), с. Шваби (Ж.), так і на стоячих (оз. Серех, с. Сереховичі (Волинська обл.); ставки, с. Малин, с. Корчаки, хут. За-тишшя (Житомирська обл.); меліоративна канава, с. Михайлівка (Жито-мирська обл.) водоймах.

Після проведення аклімації (15 діб, акваріум об'ємом 200 дм<sup>3</sup>) молюсків маркували і по 10 ос. розміщали у скляних ємностях (об'ємом 3 дм<sup>3</sup>) з відсто-яною водопровідною водою, заміну води (1/3 об'єму) здійснювали щодобо-во. В якості корму використовували мацеровані у воді протягом 5—6 діб лис-тя салату-латуку, скибки моркви та капусти. Параметри водного середови-ща впродовж експерименту підтримували на рівні: температура — 18—22°C, величина рН — 7,2—7,6, вміст розчиненого у воді кисню — 8,6—8,9 мг/дм<sup>3</sup>. Фотоперіод 12 С (8—20 год) : 12 Т (20—8 год).

Видову приналежність та добову циклічність легеневого дихання мо-люсків встановлювали за В. І. Жадіним [3, 4] та модифікованою нами мето-дикою [8]. Експерименти проводилися протягом однієї доби, у триразовій повторності.

Визначали наступні показники (окремо для кожної особини): кількість підйомів до плівки поверхневого натягу води, тривалість і об'єм «вдиху». Розрахунковим методом встановлювали тривалість інтервалів між черговими «вдихами».

Після завершення експерименту молюсків розтинали з метою вилучення особин, інвазованих партенітами (спороцисти, материнські і дочірні редії) і личинками (церкарії і метацеркарії) трематод, які суттєво впливають на про-цес дихання молюсків [6, 9]. Про наявність (чи відсутність) трематодної інвазії судили за результатами мікроскопіювання (МБР, зб. 7×8 і 7×40) тимча-сових гістологічних препаратів гепатопанкреасу, гермафродитної і білкової залози, простати, мантиї. Отже, результати, наведені в роботі щодо легенево-го дихання молюсків, стосуються виключно вільних від трематодної інвазії особин. Кількісні результати дослідів опрацьовано методами базової варіаційної статистики [4].

### Результати досліджень та їх обговорення

Передусім зауважимо, що органи дихання прісноводних легеневи-х молюсків — це справжні легені [14]. Кількість кисню, яку отримують ці твари-ни з атмосферного повітря в процесі життєдіяльності, становить 0,025 мг/год на 1 г сирової маси тіла [5]. Заповнення легеневої порожнини свіжим атмосферним повітрям стає конче потрібним, коли вміст кисню у легенях падає: у *L. stagnalis* — з 21 до 13—6% [5], а у *P. corneus*, менш оксифільного виду, — до 2,8% [10].

Відомості щодо добової циклічності дихання легеневи-х молюсків є як ма-лочисельними, так і вкрай розбіжними. Так, для *L. stagnalis* значення цього показника становлять 4—10 [1], 4—11 [5], 35—48 [6, 9], для *P. corneus* — 12 [13] і 36 [11] разів на добу. Впродовж доби у *P. corneus* спостерігається 2 піки дихання — денний (9—10 год) і нічний (20—22 год) [11].

Молюски *L. stagnalis* з популяції р. Гнилоп'ять (с. Мала П'ятигірка) здійснювали заповнення легеневої порожнини атмосферним повітрям протягом доби 25—28, а із струмка (с. Шваби) — 28—30 разів. Подібні результати отримано для *P. corneus*, а саме: особини, з р. Гнилоп'ять (с. Мала П'ятигірка) та струмка (р-н Соколівки, м. Житомир), піднімалися до плівки поверхневого натягу води 30—32 рази на добу. При цьому кількість підйомів у *P. corneus* зі стоячих водойм (ставки с. Малин, хут. Затишшя) була набагато більшою — 42—50 разів. Враховуючи те, що для обох видів молюсків притаманним є не лише легеневий спосіб дихання (атмосферним повітрям), а і шкірний (розчиненим у воді киснем), можливий дефіцит кисню, який частіше спостерігається у стоячих водоймах, покривається за рахунок легеневого дихання, що впливає на частоту підйомів тварин. Кількість кисню, яка надходить з води через шкірні покриви в організм молюсків, становить в середньому 0,03 мг/год на 1 г сирої маси [5].

Встановлено, що у *L. stagnalis* і *P. corneus* зазвичай яскраво виражена добова циклічність легеневого дихання, особливість якої полягає у більшій кількості «вдихів» у денний період в середньому у 1,3—1,4 разу, що може бути обумовлене їх підвищеною активністю в цей період [7, 10, 12] і, відповідно, швидкістю проходження метаболічних процесів.

Однак в окремих випадках кількість денних «вдихів» у *L. stagnalis* (струмок с. Шваби) була меншою, ніж нічних, у 1,6 разу ( $p < 0,05$ ). На даний час причини порушення цього добового ритму залишаються незрозумілими. Отримані результати щодо тривалості інтервалів між «вдихами» молюсків в різні періоди доби наведено в таблиці 1.

Згідно з літературними даними, тривалість «вдиху» становить у *L. stagnalis* 6,50—8,82, а у *P. corneus* — 2,5—10,4 хв [11]. У наших досліджах коливання значень цього показника виявилися значно більшими (табл. 2).

Так, у *L. stagnalis* «вдих» триває 5,9—9,1, у *P. corneus* — 1—21 хв. При цьому добова циклічність цього показника у *L. stagnalis* була чітко вираженою, нічні «вдихи» були у 1,45 разу тривалішими за денні ( $p < 0,05$ ). У *P. corneus* ця ознака виявилась досить мінливою, а саме: у 10% молюсків з р. Гнилоп'ять (с. Мала П'ятигірка) та струмка (р-н Соколівки, м. Житомир) тривалість «вдихів» вночі була значно більшою, ніж удень; у 40% молюсків із стоячих водойм (ставок с. Малин, оз. Серех) тривалість «вдихів» вдень і вночі була однаковою, а у — 20% молюсків (ставок, хут. Затишшя) денні «вдихи» були тривалішими за нічні ( $p < 0,05$ ).

Переважання нічних «вдихів» над денними за тривалістю у випадках, коли кількість денних «вдихів» більша за нічні, можна розцінити як явище захисно-приспосувального характеру. Адже воно дозволяє молюскам успішно компенсувати ту кількість кисню, яку вони недоотримують через скорочення кількості «вдихів» у нічний період.

Щодо добової динаміки кількості (об'єму) повітря, яке вдихається молюсками, то достовірні результати отримано тільки для *P. corneus* двох популяцій — р. Гнилоп'ять (с. Мала П'ятигірка) і струмка (р-н Соколівки, м. Житомир). У цих молюсків кількість повітря, яким заповнюються легені внаслідок «вдиху», підпадала чіткій мінливості у ритмі день/ніч (табл. 3).

**1. Величина інтервалів між «вдихами» легеневих молюсків в різні періоди доби ( $M \pm m$ )**

Періоди доби	Загальна кількість підйомів	Мінімальна та максимальна величина інтервалу, хв.	Інтервал, хв.	Об'єм вдиху, коефіцієнт варіації (CV)
<i>Lymnaea stagnalis</i>				
Струмок, с. Шваби				
день	19	45,0—55,0	50,31 ± 0,46	9,98
ніч	31	25,0—43,0	32,23 ± 1,80	30,95
р. Гнилоп'ять, с. Мала П'ятигірка				
день	15	31,0—65,0	47,11 ± 0,56	4,61
ніч	25	29,0—67,0	62,17 ± 0,91	6,11
Меліоративна канава, с. Михайлівка				
день	25	27,0—36,0	34,41 ± 1,38	22,12
ніч	25	44,0—61,0	58,40 ± 1,30	11,11
Ставок, с. Корчак				
день	16	27,0—36,0	31,67 ± 1,16	14,60
ніч	16	34,0—59,0	49,25 ± 1,25	10,17
р. Гнилоп'ять, с. Гришківці				
день	9	29,0—46,0	35,81 ± 0,38	3,19
ніч	9	43,0—62,0	50,50 ± 1,07	6,34
<i>Planorbarius corneus</i>				
р. Гнилоп'ять, с. Мала П'ятигірка				
день	25	29,0—63,0	46,73 ± 0,26	2,74
ніч	25	42,0—82,0	63,53 ± 0,46	3,64
Струмок, р-н Соколівки, м. Житомир				
день	24	31,0—64,0	46,87 ± 0,27	2,84
ніч	35	51,0—79,0	63,13 ± 0,68	5,27
Ставок, с. Малин				
день	50	33,0—47,7	29,50 ± 1,98	47,52
ніч	50	57,0—66,0	63,50 ± 0,27	2,99
Ставок, хут. Затишшя				
день	30	25,0—38,0	33,47 ± 0,77	23,50
ніч	30	35,0—45,0	38,63 ± 0,60	8,54

**2. Величина тривалості «вдиху» у легеневиx моллюсків в різні періоди доби**  
( $M \pm m$ )

Періоди доби	Загальна кількість підйомів	Мінімальна та максимальна величина інтервалу, хв.	Інтервал, хв.	Об'єм вдиху, коефіцієнт варіації (CV)
<i>Lymnaea stagnalis</i>				
Струмок, с. Шваби				
день	24	5,90—7,10	6,50 ± 0,16	12,24
ніч	18	8,50—9,10	8,82 ± 0,02	0,90
р. Гнилоп'ять, с. Мала П'ятигірка				
день	15	5,00—11,00	7,13 ± 0,21	11,36
ніч	25	5,00—12,00	10,31 ± 0,29	9,08
<i>Planorbarius corneus</i>				
Ставок, хут. Затишшя				
день	30	2,00—5,00	3,50 ± 0,16	24,57
ніч	30	1,00—4,00	2,50 ± 0,17	37,60
Струмок, р-н Соколівки, м. Житомир				
день	25	5,00—10,00	7,18 ± 0,11	7,66
ніч	16	6,00—16,00	9,85 ± 0,25	9,95
Ставок, с. Малин				
день	50	7,20—13,20	10,30 ± 0,18	12,04
ніч	50	8,00—11,70	10,40 ± 0,06	3,85
оз. Серех, с. Сереховичі				
день	50	4,00—8,20	6,19 ± 0,14	15,00
ніч	50	4,50—9,90	6,06 ± 0,11	13,37
р. Гнилоп'ять, с. Мала П'ятигірка				
день	25	5,00—12,00	9,28 ± 0,15	8,08
ніч	25	6,00—21,00	10,22 ± 0,13	6,39

Вночі об'єм повітря в процесі кожного вдиху був в 1,2—1,5 разу меншим, ніж удень ( $p < 0,05$ ), що можна пояснити однаковими розмірно-віковими характеристиками, стадіями життєвого і репродуктивного циклів, фізіологічним статусом моллюсків цих популяцій.

3. Добова циклічність об'єму «вдиху» у *P. corneus*\*

Періоди доби	Загальна кількість підйомів	Мінімальна та максимальна величина інтервалу, хв.	Інтервал, хв.	Об'єм вдиху, коефіцієнт варіації (CV)
Струмок, р-н Соколівки, м. Житомир				
день	25	5,00—23,00	8,63 ± 0,23	13,58
ніч	25	4,00—16,00	7,04 ± 0,29	20,34
р. Гнилопять, с. Мала П'ятигірка				
день	32	3,00—16,00	6,64 ± 0,16	13,25
ніч	13	3,00—11,00	4,53 ± 0,95	75,91

\* За кількістю пухирців, які виділяються з легеневої порожнини тварин після завершення ними «вдиху» внаслідок нанесення їм механічних подразнень (уколи голкою в ногу).

Отже, у *L. stagnalis* і *P. corneus* показники легеневого дихання підпадають зазвичай коливанням у ритмі день/ніч. Як кількість підйомів для вентиляції легень, так і об'єм повітря, яке вдихається, є більшими в денний період, коли молюски більш активні, тоді як тривалість інтервалів між черговими «вдихами» є більшою вночі. Період таких коливань відповідає періоду змін екзогенних, фізичних і фізико-хімічних чинників середовища (температура, сезон року, час доби, активна реакція середовища та ін.), а також чинників ендогенних (м'язова активність і фізіологічна активність більшості систем внутрішніх органів цих тварин). У зв'язку з цим не можна погодитись з думкою дослідників, які вважають, що саме внутрішні механізми, які в процесі еволюції міцно закріпилися, стали незалежними від змін зовнішніх чинників оточуючого середовища. Тому в стабільних лабораторних умовах незмінними зберігаються добові біологічні ритми.

**Висновки**

У *L. stagnalis* і *P. corneus* спостерігається добова циклічність показників легеневого дихання у ритмі день/ніч. Вдень легеневі молюски роблять більше підйомів до плівки поверхневого натягу води для здійснення «вдихів», а інтервали між останніми коротші, ніж вночі. Кількість повітря, яке поглинається в процесі кожного «вдиху», є більшою у денний період.

\*\*

*В эксперименте исследована суточная цикличность легочного дыхания Lymnaea stagnalis (Linnaeus, 1758) и Planorbis corneus (Linnaeus, 1758) — самых крупных и наиболее широко распространенных легочных моллюсков — в ритме день (8—20 ч) / ночь (20—8 ч) по таким показателям: количество поднятий к пленке поверхностного натяжения воды для забора атмосферного воздуха («вдох»), продолжительность «вдохов» и интервалов между ними, количество поглощаемого при «вдохе» воздуха. Суточная динамика их заключается в том, что днем количество «вдохов»*

больше, а интервалы между ними короче, чем ночью. Количество воздуха при каждом «вдохе» днем также больше, чем ночью.

\*\*

*Peculiarities at lung respiration day cycles in two most distributed and the biggest lung mollusk species *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) and *Planorbis corneus* (Linnaeus, 1758) are researched indices of inhale frequency and volume and the intervals duration in day/night rhythm are evaluated. In daytime the number of in hales is higher while the intervals are shorter than in the night. But the volume of inhaled air is higher in daytime than in the night.*

\*\*

1. Гонтя Ф. А. Моллюски // Мшанки. Моллюски. Членистоногие. Кишинев: Штиинца, 1984. — С. 11—45.
2. Жагин В. И. Наши пресноводные моллюски. — Муром: Окская биол. ст., 1926. — 131 с.
3. Жагин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. — 376 с.
4. Лакин Г. Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1973. — 343 с.
5. Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. — М.: Мир, 1966. — 766 с.
6. Стагниченко А. П., Иваненко Л. Д., Гузенко О. В. и др. Влияние совместного воздействия трематодной инвазии, температуры среды и азотно-кислого свинца на легочное и кожное дыхание прудовиков (Pulmonata: Lymnaeidae) // Паразитология. — 1996. — Т. 30, вып. 6. — С. 515—519.
7. Стагниченко А. П., Линевиц Ю. С., Маринич И. Б. Суточные аспекты двигательной активности *Lymnaea stagnalis* // Моллюски. Проблемы систематики, экологии и филогении. — СПб.: Наука, 2000. — С. 142—143
8. Стагниченко А. П., Слостенко Н. Н., Безогодов А. М. др. Влияние трематодной инвазии на некоторые особенности дыхания пресноводных легочных моллюсков // Рукопись деп. в УкрНИИНТИ. — Киев, 1990. — № 582-Ук 90. — 17 с.
9. Стагниченко А. П., Слостенко Н. Н., Гузенко О. В. и др. Влияние трематодной инвазии и воздействия азотнокислым свинцом на легочное и кожное дыхание *Lymnaea stagnalis* (Mollusca, Lymnaeidae) // Паразитология. — 1996. — Т. 30, вып. 1. — С. 76—80.
10. Сушкина А. П. Питание и рост некоторых брюхоногих моллюсков / Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — 1949. — С. 118—131.
11. Цихон-Луканина Е. А. Питание некоторых пресноводных Gastropoda / Тр. Моск. техн. ин-та рыб. пром-сти и хоз-ва. — 1958. — Вып. 9. — С. 121—145.
12. Baker F. C. The Lymnaeidae of North and Middle America, recent and fossil. — Chicago: Acad. Sci. Spec. Publ., 1911. — 539 p.
13. Jones J. D. Aspects of respiration of *Planorbis corneus* and *Lymnaea stagnalis* // J. Comp. Biochem. — 1961. — Vol. 4, N 1. — P. 1—29.
14. Régondaud I. Development de la covité pulmonaire et de la covité palleale chez *Lymnaea stagnalis* // C. r. Acad. Scé. — 1961. — Vol. 252. — P. 173—181.