

KÖRNYEZETI TÉNYEZŐK HATÁSA A TAVI KAGYLÓ ENDOGÉN RITMUSÁRA

SALÁNKI JÁNOS

A kagylók mint viszonylag nagyméretű és tömegű szűrőszervezetek, fontos tagjai a vízi ökoszisztémának, és működésük jelentős a víztisztítás szempontjából. Élettani sajátosságaik szoros összefüggésben vannak a záróizmok és a sarokpánt funkciójával, ami a héjak zárása és nyitása, illetve a ritmikus héjmozgás biztosítása. Vizsgálataink igazolták, hogy a ritmus központilag szabályozott, endogén fermészetű, minthogy a héjzárást és nyitást vezérlő központi idegaktivitási mintázat generálása izolált ganglionokban is végbe megy [11]. Ugyancsak központilag szabályozott — feltehetően a szerotoninerg és catecholaminerg rendszer révén — az aktivitás periodicitása, ami több órás (néha több napos) aktivitási és ugyancsak több órás nyugalmi periódusok rendszeres ismétlődéséből áll [7]. Az állat anyagcseréje, de a víztisztítás is arányos az aktivitás időtartamával, minthogy a vízszűrés, s így a táplálkozás és O_2 felvétel is szünetel a nyugalmi periódusban, amikor a kagylóhéjak szorosan zártak [9]. Ezért minden tényező, ami a periodikus aktivitást befolyásolja, hatással van nemcsak a kagylók fejlődésére, de azok filtrációs, víztisztító működésére és a vízi ökoszisztémára is.

A ritmikus és periodikus aktivitás központi meghatározottsága nem jelenti a szabályozó rendszer külső hatásoktól való teljes függetlenségét. Részben laboratóriumi, részben természetes viszonyok között tartott állatok aktivitását heteken, hónapokon át folyamatosan regisztrálva elemezni tudtuk a napszakosság, az oxigén-ellátottság, a hőmérséklet valamint különböző ionok és vegyületek hatását a kagylók élettevékenységére, és következtetéseket vonhattunk le az aktivitás-szabályozás lehetséges útjaira is.

Az aktivitásregisztrálás elve az, hogy a két kagylóhéj egymáshoz viszonyított állapotát, illetve annak megváltozását kiíró rendszer segítségével felrajzoljuk, lassú papírsebesség mellett. Egyik eljárásunk szerint [6] az egyik héj rögzítve van, s a másik héj elmozdulása mechanikus rendszerű kiírót működtet. A másik eljárás [16] induktív attenuátor elv alapján, szabadon mozgó állat héjmozgását elektronikus egység körbeiktatásával rajzolja fel. A regisztrátumokból mindkét esetben leolvasható a héjak zárt vagy nyitott állapota, ami a nyugalomra, illetve aktivitásra jellemző, és leolvasható az aktív periódusban a gyors, ritmikus kontrakciók száma (1. ábra).

Napszakos ritmus

Az állatok viselkedésének napszakos változása általánosan ismert, s gyakori, hogy a napszakosság konstans körülmények között is fennmarad hosszabb-rövidebb ideig [15]. Szabadon mozgó *Anodonta* aktivitásának több hetes folyamatos regisztrálásával bizonyos napszakosságot sikerült kimutatni az állat élettevékenységében (2. ábra). Kiderült, hogy az állatok aktivitása az éjszakai órákban fokozott a nappalhoz képest, azonban ez a megoszlás csak statisztikus [14], minthogy aktív periódusok nappal is előfordulnak, és nyugalom is gyakran regisztrálható éjszaka. Az aktivitás napszakos ingadozása valószínűleg a fényhatással függ össze, amint ezt *Pecten* esetében közvetlen laboratóriumi kísérletekben is demonstráltuk [4]. A megvilágítottság szerepe közvetlen is lehet, nevezetesen a víz oxigéntelítettségének fotoszintézistől függő napszakos ingadozása is befolyásolhatja a kagylóaktivitást, de mint szabályozó tényező, ugyanígy szóba jöhet a víz napszakos hőmérsékletingadozása is.

Oxigénhiány hatása

Elégtelen oxigénellátottság jelentősen befolyásolja a kagylók aktivitását [3, 5]. Megváltozik a periodicitás jellege: az aktivitási szakaszok jelentősen megrövidülnek, míg a nyugalmi periódusok gyakoribbá válnak és meghosszabbodnak (3. ábra). Az állatok hetekig elviselik az oxigénhiányos környezetet, aktivitásuk azonban a kontroll $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{5}$ -ére redukálódik, sőt néha napokig tartó nyugalom jellemzi az állatot, ha oxigéntől elzárva tartjuk. Oxigéndús víz adásakor a tartós nyugalomban levő kagyló korábbi aktivitási mintázata igen gyorsan helyreállítódik, ami bizonyítja, hogy az állat életfontos szervei az oxigénhiány alatt nem károsodtak.

Hőmérsékletváltozás hatása

Amikor őszi periódusban, a Balaton fokozatos lehülése idején vizsgáltuk a tóba helyezett kagylók működését, már tapasztaltuk a hőmérséklet aktivitást befolyásoló hatását: a víz 20 °C-ról 11 °C-ra történt lehülése során az aktivitás összidőtartalma a napi 18 órától 11 órára csökkent [14]. Laboratóriumi kísérletekben azt találtuk, hogy a vízhőmérséklet gyors megváltoztatása —akár melegítés, akár hűtés — átmenetileg megnöveli a ritmikus működés frekvenciáját [10]. Fokozatos, lassú hőmérsékletváltozás esetén a hűtés a ritmikus héjmozgás frekvenciájának csökkenését, a víz melegítése pedig annak növelését eredményezi. Ugyanakkor az aktív periódusok időtartama meghosszabbodott, ha a vizet 24 óra alatt 20 °C-ról 5 °C-ra hűtöttük. Hasonló sebességű és mértékű hőmérsékletemelés az aktív periódusok időtartamát csökkentette [10]. Ezeket a hatásokat 5–20 °C közötti tartományban figyeltük meg, 2–4 °C közötti hőmérsékleten az állatok az idő nagy részében zárt állapotban vannak [8] (4. ábra).

Nehézfémek hatása

Jellegzetes, az O_2 hiányra emlékeztető hatás lép fel a kagylók aktivitás mintázatában egyes nehézfémek, így higany- és kadmiumtartalmú vegyületek vízbe adásakor. 10^{-6} g/ml Hg szignifikánsan csökkenti az aktív periódusok

időtartamát már az anyag vízbe adásától kezdve, mely hatás időben elmélyül, ami valószínűleg Hg akkumulációval függ össze [2, 5]. A hatás SH-csoportok blokkolásával és oxido-redukciós enzimek károsításával lehet kapcsolatos, minthogy az aktivitás gátlása kivédhető SH-tartalmú vegyület (cystein) adásával [2]. Nem minden nehézfém só gátolja az aktivitást, így a Zn és a Pb sói 10^{-3} g/ml koncentrációban is hatástalannak bizonyultak akut kísérletben [12]. Lehetséges, hogy tartós alkalmazásuk és akkumulációjuk esetén ezek is befolyásolnák a kagylók filtrációs működését.

Peszticidek és más növényvédőszer hatása

A kagylók aktivitásának oxigénhiányra és egyes nehézfém sók adására bekövetkező változása felvetette annak lehetőségét, hogy ezek az állatok tesztobjektumként alkalmazhatók vízszennyeződések biológiai hatásának megítélésében [5]. Ebben az aspektusban vizsgáltuk néhány növényvédőszer befolyását is az aktivitásra. Azt találtuk, hogy a szerves foszforsavszármazék inszekticidek közül a phorate hatóanyagú Thimet $8 \cdot 10^{-4}$ g/l-es koncentrációban eredményezi az aktív periódusok 50%-os megrövidülését (5. ábra), ugyanakkor a fosphamidon hatóanyagú Dimecron-50 alig befolyásolja az aktivitást 10^{-1} g/l-es koncentráció alatti töménységben.

A lindán tartalmú Hungaria L—7 inszekticid 4×10^{-4} g/l-es koncentrációban, a paraquate hatóanyagú Gramoxon herbicid pedig 10^{-3} g/l töménységben okoz akut kísérletben 50%-os aktivitásgátlást [13]. Ezek a hatásosnak bizonyult koncentrációk igen magasak, aligha fordulhatnak elő élővizekben. Ezért az a megállapítás tűnik jogosnak, hogy egyes méreganyagokhoz a kagylók érzékenységi küszöbe magas, ami nagyfokú tűrőképességre utal. Ez esetben is felmerül azonban az a kérdés, hogy vajon tartós, több hetes vagy hónapos behatás esetén, akár subtoxikus effektusok kumulálódása, akár az anyagok akkumulációja nem vezet-e a kagylók élettani működésének, így a szűrőtevékenységnek a gátlásához is.

A környezeti tényezők aktivitásra való hatásának mechanizmusa

A víz közvetítésével érkező behatások perifériás receptorokkal, egyes effektor szervekkel vagy közvetlenül a központi szabályozó rendszerrel juthatnak kapcsolatba, s ezek közreműködésével válthatják ki az állat viselkedésének megváltozását. Eredményeink arra utalnak, hogy elsődlegesen a légzőrendszer az, melynek károsítása az aktivitás csökkenéséhez vezet. Mind a közvetlen oxigénhiány, mind a nehézfém sók és a hőmérsékletváltozás is befolyással vannak a külső gázcserére vagy a szövetlégzés enzimjeire. A kiváltott reakció, az aktivitáscsökkenés csökkenti az állat energiaigényét, így módon adekvát válasznak tekinthető az oxigénellátottság romlására. A kagylók téli időszakban észlelt tartós nyugalmi állapota ugyancsak azt mutatja, hogy a héjak összezsúrlása a kedvezőtlen feltételekhez való alkalmazkodás módja. Vizsgálataink során tartós oxigénhiányban, valamint egyes, aktivitáscsökkenést előidéző kémiai anyagok hatására az idegrendszerben is változásokat mutattunk ki, nevezetesen, csökkent a paraldehyd-fuchsin pozitív anyag mennyisége [1]. Ez az anyag ultrastrukturálisan sajátos, lipidtartalmú, intraneuronális képződ-

ménynek bizonyult, és lebomlása összefüggésben lehet az anoxiás körülményekkel [19]. Vizsgálataink annak lehetőségét is felvetették, hogy ezen anyagnak szerepe lehet anoxia alatt az idegrendszer működőképességének fenntartásában [17, 18]. Másrészt a monoaminmetabolizmus az, amin keresztül a központi szabályozás mechanizmusának befolyásolása megvalósulhat. (Erre vonatkozó eredményeinket külön fejezetben adjuk közre; 61—75 oldal).

A peszticidek és más növényvédőszer, továbbá toxikus anyagok eltérő specifikus mechanizmusokat károsíthatnak, de végső soron ugyancsak az aktivitásszabályozást ellátó rendszer működését befolyásolják. Jellegzetes, hogy kagylónál a héjak állapotának regisztrálásával az egész állat életműködéséről képet kaphatunk, s ezt mint módszert is igen előnyösnek tartjuk különböző anyagok hatásának vizsgálatában.

Eredményeink alapján a kagylókat több szempontból is fontosnak ítéljük a vízi ökoszisztémák tanulmányozásában. Egyrészt a kagylók indikátor-szervezetként alkalmazhatók egyes szubletális, de életfolyamatokat károsító hatások kimutatására. Másrészt, a különböző vízben oldott anyagok felvétele, akkumulációja révén a károsító hatásokat csökkenthetik, bár elpusztulásukkor az akkumulált anyagok ismét a vízbe juthatnak. Továbbá, bizonyos anyagokhoz való nagyfokú tűrőképességük miatt részesei maradhatnak erősen szennyezett vizek élővilágának, víztisztító működésük révén hozzájárulhatnak azok öntisztulásához, és esetleg felhasználhatók elszennyeződött vizek biológiai helyreállításában is.

EFFECT OF ENVIRONMENTAL FACTORS ON THE ENDOGENOUS RHYTHM OF THE FRESH WATER MUSSEL (*Anodonta cygnea* L.)

JÁNOS SALÁNKI

Mussels as filter feeding organisms of comparatively large size occurring in a considerable number in waters are important members of the ecosystem since their filtering activity is significant in the cleaning of water. Their physiological properties are in close correlation with the function of the adductor muscles and the ligament, assuring the opening and closing of the shells, resulting thereby in the rhythmic movements of valves. The central regulation of the rhythm and its endogenous nature was proved by showing that the generation of the central neuronal pattern regulating the opening and closing of the shells is present in the isolated ganglia, too [11]. The periodicity of the activity comprising the systematic alteration of active and rest periods, both lasting for several hours or even days, was found to be also centrally regulated, possibly through serotonergic and catecholaminergic systems [7]. The metabolism of the animals and the rate of water cleaning are proportional to the time of the activity, since filtering, feeding and the uptake of O_2 cease at rest, i.e. when the shells are tightly closed [9]. For this very reason, all the factors disturbing periodical activity, simultaneously affect not only the metabolism of the mussels, but also their filtering and water cleaning ability, and consequently the life of the whole ecosystem is influenced.

The centrally determined character of the rhythmic and periodic activity does not mean a complete independence of the regulatory system from the environmental factors. The continuous registration of the activity of the animals during several weeks or months both under laboratory and natural conditions gave the possibility to analyze the daily distribution of activity, the effects of O_2 supply, temperature, different ions and substances on the life processes of mussels. In considering these we could draw some conclusions about the possible ways of the regulation of periodicity. The method of registration of the activity is based upon the recording of the relative position of the two shells and its changes on a slowly turning actograph. According to our first method [6] one of the shells of the mussel is fixed, while the movement of the other is transferred directly to the mechanical writing equipment. By the aid of the second method [16] the movements of the shells of a free moving animal are registered using an oscillator system with an electronic device. On the curves the open or closed state of the shells, representing activity or rest of the animal can be determined, and in the active periods the number of the fast, rhythmic contractions can also be counted (*Fig. 1*).

Daily rhythmicity

Daily changes are generally known in the behaviour of the animals and very often a daily rhythm can be maintained for shorter or longer periods even in constant conditions [15]. Registering for several weeks the activity of free-moving *Anodonta* revealed some daily rhythmicity in the life processes of the animal (*Fig. 2*). It was found that the activity of the animals was higher at night than in day-time. However, this distribution was ascertained only by statistical methods, since active periods appeared also in the day-time and rest was often observed at night [14]. The daily fluctuation of activity depends in all probability on the effect of the light as it was proved for *Pecten* in direct laboratory experiments [4]. The role of the light might be indirect too, since the saturation of the water with O_2 depending on daily oscillations of the photosynthesis can also affect the activity of the mussels, and as a regulatory factor, the daily changes in the temperature of the water must also be taken into account.

Effect of oxygen

Insufficient supply of O_2 significantly influenced the activity of the mussels [3, 5]. The character of periodicity changed: the active periods shortened, while the rest periods became prolonged and appeared more frequently (*Fig. 3*). The animals tolerated a shortage of oxygen for weeks, simultaneously, their activity decreased to $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ part of the control value, and sometimes in the absence of oxygen they showed rest periods for several days. Adding fresh water saturated with oxygen, the active, filtering behaviour was restored immediately proving, that the vital organs of the animals were not damaged even during a prolonged period of lacking oxygen.

Effect of changes in temperature

Studying the activity of the mussels placed into Lake Balaton in autumn, during a gradual cooling of the water, the effect of the temperature was recorded: in the course of the decrease of water temperature from 20 °C to 11 °C the time of the total activity per day decreased from 18 hours to 11 hours [14]. Laboratory experiments showed that rapid changes in water temperature, either cooling or warming, caused a transient increase in the frequency of the rhythmic activity [10]. In the case of gradual changes in the temperature, cooling led to a decrease in the frequency of the rhythmic movements of the shells, while warming caused an increase in it. At the same time, the duration of the active periods became prolonged, when the water was cooled from 20 °C to 5 °C within 24 hours. Increase in the temperature with the same value and rate decreased the duration of the active periods [10]. The above effects were observed within the range of 5–20 °C, while at temperature 2–4 °C animals were mainly closed [8] (*Fig. 4*).

Effect of heavy metals

A characteristic effect, similar to the one observed in the lack of oxygen, was observed in the pattern of the activity of mussels when heavy metals, namely mercury or cadmium salts were added to the water. Mercury at a concentration of 10^{-6} g/ml significantly decreased the duration of active periods immediately after adding it to the water, then its effect became even more intensive, probably due to its accumulation [2, 5]. Its effect may be related to the blocking of the SH-groups and to the damage of the enzymes of oxidation-reduction reactions, because the inhibition of the activity could be eliminated by adding substances having SH-groups in their structures (e.g. cysteine) [2]. Not every heavy metal salts were able to cause inhibition in the activity, thus Zn and Pb salts proved to be ineffective in laboratory experiments even at a concentration of 10^{-3} g/ml [12]. Probably in long-lasting application and accumulation these latter salts would also influence the filtering of the mussels.

Effects of pesticides and other plant-protecting agents

The changes observed as an answer to the application of salts of heavy metals or to the lack of oxygen suggested the possibility to use these animals as test-object in the analysis of the biological effects of water pollutants [5]. In this regard the effect of various plant-protecting agents was studied on the activity. It was found that the insecticide thimet (its active compound is phorate, a phosphoric acid ester derivative) at a concentration of 8×10^{-4} g/l decreased the duration of the active periods by 50 per cent (*Fig. 5*), while dimecron-50 (containing phosphamidon as acting compound) was ineffective at concentrations lower than 10^{-1} g/l. The insecticide Hungaria L-7, containing lindan, at a concentration of 4×10^{-4} g/l and the herbicide Gramoxon (paraquate) at a concentration of 10^{-3} g/l caused 50% inhibition of the activity in laboratory experiments [13]. The effective concentrations of these

substances were found to be too high as to occur in natural waters. For this reason it was established that the threshold of the sensitivity and the tolerance of the mussels to various poisonous drugs are high. However, in this case the question also arises, whether or not a long-term effect of several weeks or months could influence physiological processes, e.g. filtering activity of the mussels, due to the summation of the effects or the accumulation of the drugs.

Mechanism of the effect of environmental factors on the activity

The substances solved in water come in contact with the peripheral receptors through various effector organs or directly through the central regulatory system, and by influencing the function of these structures they evoke the modification of the behaviour of the animal. Our results showed that first of all a damage of the respiratory system leads to the decrease of the animal's activity. The external respiration or the enzymes of the tissue respiration were effected by the absence of oxygen, salts of heavy metals and by changes in temperature. Since the evoked reaction, the decrease in activity, led to a fall in energy utilization it can be regarded as an adequate answer to the shortage of the oxygen supply. The long-lasting rest of the mussels occurring in winter also shows that the closing of the shells is the mode of accommodation to unfavourable conditions. In the course of our experiments, under the influence of a prolonged oxygen shortage and in the presence of certain chemical substances depressing activity, we discovered morphological changes in the nervous system, namely the quantity of paraldehyde-fuchsin positive matter decreased [1]. Electron-microscopically this substance proved to be a specific lipid-like intraneuronal structure (so-called cytosom) the disintegration of which may be in connection with axonic conditions [19]. The investigations raised also the possibility that this substance might play a role in maintaining the functions of the nervous system during axonia [17, 18]. On the other hand it is the metabolism of the monoamines through which the effects on the central regulatory mechanism can be realized. (Regarding this latter, our results are summarized elsewhere: pp. 61—75.)

Pesticides, other plant-protecting agents and toxic substances can damage various specific mechanisms, but ultimately they influence the function of the system involved in the regulation of the activity. As far as the mussels are concerned by registering the position of the shells we get information about the life processes of the animal as a whole independently from the agents resulting in the change of living processes, consequently, this method can be very useful for studying the effect of various drugs on mussels.

On the basis of our results mussels can be regarded very important animals in studying the pollution of water ecosystems. First, the mussels can be used as indicator organisms for detecting sublethal effects which, however, damage life processes. On the other hand, mussels can decrease the toxic effect of substances solved in water through uptake and accumulation, although these substances, may again be transmitted back to water following the death of the animals. Furthermore, mussels, showing high tolerance to several substances, may survive in rather polluted waters, can contribute to water cleaning and they may even be used for the biological restoration of polluted waters.

ВОЗДЕЙСТВИЯ ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НА ЭНДОГЕННЫЙ РИТМ БЕЗЗУБКИ (*ANODONTA CYGNEA* L.)

ЯНОШ ШАЛАНКИ

Беззубки, как фильтрующие организмы относительно большого размера и массы, являются важным членом водной экосистемы, и их деятельность имеет существенное значение с точки зрения очистки воды. Их физиологические особенности находятся в тесной связи с функцией запирательных мышц и лигаментов, обеспечивающих закрытие и открытие створок, или же ритмические движения створок.

Полученные нами данные подтвердили, что ритм центрально регулируем, эндогенной природы, так как генерация центрального паттерна нервной активности, управляющая открытием и закрытием створок, происходит и в изолированных ганглиях [11]. Периодичность активности, которая состоит из систематических повторений периодов активности и покоя, продолжающихся от нескольких часов до нескольких дней, также центрально регулируется — по всей вероятности серотонинергическими и катехоламинергическими системами [7]. Обмен веществ животного, и, следовательно, очищение воды пропорциональны времени активности, так как фильтрация воды, а таким образом питание и поглощение кислорода прекращаются в период покоя, когда створки беззубки тесно сжаты [9]. По этой причине все факторы, которые влияют на периодическую активность, влияют не только на развитие беззубок, но изменяют их способность к фильтрации и очищению воды, т. е. влияют на экосистему в целом.

Центральная детерминированность ритмической и периодической активности не означает полную независимость регуляторной системы от внешних факторов. Непрерывная регистрация активности животных в лабораторных и естественных условиях в течение нескольких недель и месяцев дала возможность проанализировать влияние суточных изменений, снабжения кислородом, температуры, разных ионов и веществ на жизнедеятельность беззубок, и можно было делать выводы о возможных путях регуляции активности.

Принцип регистрации активности беззубки заключается в том, что при помощи актографа при медленном движении бумаги регистрируется относительное положение двух створок, вернее изменения в их состоянии. Согласно первому нашему методу [6] одна створка беззубки жестко прикреплена, а движение второй створки приводит в действие механический пишущий прибор. Другим методом [16] регистрируется положение створок свободно движущихся животных при помощи соответствующих электронных устройств. На основании сопоставления кривых в обоих случаях можно судить о закрытом или открытом состоянии створок, указывающих на активность или покой, а также можно подсчитать число быстрых, ритмических контрактур во время периодов активности (Рис. 1).

Суточный ритм

Суточные изменения в поведении животных общеизвестны, и часто эти суточные ритмы сохраняются и при постоянных условиях в течение некоторого времени [15]. При непрерывной регистрации активности свободно

движущейся беззубки была обнаружена некоторая суточная периодичность в жизнедеятельности животного (Рис. 2). Было выяснено, что активность животных ночью увеличивается по сравнению с дневной активностью, но это разделение является только статистическим, т. к. активные периоды наступают и днем, и наоборот, ночью также наблюдается покой [14]. Суточное колебание активности по всей вероятности связано с воздействием света, как это было доказано в лабораторных условиях для *Pecten* [4]. Влияние света может быть и косвенным, т. к. суточное колебание насыщенности воды кислородом, зависящее от фотосинтеза, тоже может влиять на активность беззубки, кроме того может иметь значение, как регулирующий фактор, суточное колебание температуры воды.

Влияние недостатка кислорода

Недостаток в снабжении кислородом существенно влияет на активность беззубок [3, 5]. Изменяется характер периодичности: периоды активности значительно укорачиваются, а периоды покоя становятся более длительными и частыми (Рис. 3). Животные способны перенести кислородную недостаточность в течение нескольких недель, однако их активность снижается на $1/4$ — $1/5$ контрольного значения, или же наступает период покоя, продолжающийся несколько дней в бескислородной среде. При подаче воды, обогащенной кислородом, исходная активность беззубок, находившихся в продолжительном покое, восстанавливается быстро, что указывает на то, что жизненно-важные органы животного в период кислородной недостаточности не нарушались.

Влияние изменения температуры

Осенью при охлаждении воды озера Балатон при изучении деятельности беззубок, находящихся в озере, было отмечено влияние температуры на их активность: при снижении температуры воды от $+20^{\circ}\text{C}$ до $+11^{\circ}\text{C}$ средняя длительность активности беззубок снижалась с 18 часов до 11 часов [14]. В лабораторных условиях быстрое изменение температуры воды — независимо от её повышения или понижения — привело и временному увеличению частоты ритмической активности [10]. При постепенном, медленном изменении температуры, охлаждение вызывало понижение частоты ритмических движений створок, а нагревание воды — увеличение частоты последних. В то же время, продолжительность активных периодов увеличивалась, если вода за 24 часа охлаждалась с $+20^{\circ}\text{C}$ до $+5^{\circ}\text{C}$. Увеличение температуры воды с такой же скоростью и интенсивностью привело к снижению времени активных периодов [10]. Выше изложенные изменения были зарегистрированы при температуре в пределах от $+5^{\circ}\text{C}$ до $+20^{\circ}\text{C}$, а при температуре $+2^{\circ}\text{C}$ — $+4^{\circ}\text{C}$ животные в большей части находились в закрытом состоянии [8] (Рис. 4.).

Влияние тяжелых металлов

Характерный, напоминающий влияние недостатка кислорода, эффект регистрировался при изучении активности беззубок после применения тяжелых металлов, таких как ртуть и кадмий. Ртуть в концентрации 10^{-6} г/мл

достоверно снижает продолжительность активных периодов, начиная с момента добавления к воде, затем её эффект действия углубляется, вероятно в связи с её аккумуляцией [2, 5]. Эффект действия ртути обусловлен блокированием SH-групп и нарушением окислительно-восстановительных ферментов, т. к. угнетение активности снижается под влиянием веществ, содержащих SH-группы (цистеина) [2]. Не все тяжелые металлы были способны снижать активность беззубок, так, например соли Zn и Pb были неэффективными даже при концентрации 10^{-3} г/мл в хронических экспериментах [12]. Однако возможно, что эти последние вещества могли бы тоже видоизменять фильтрационную активность беззубок при длительной их аппликации и накоплении.

Влияние пестицидов и других средств для защиты растений

Изменение активности беззубок в ответ на недостаток кислорода и на некоторые металлы и соли тяжелых металлов выдвинуло возможность использования этих животных в качестве тест-объекта для оценки биологических воздействий загрязнения воды [5]. В этом аспекте было изучено влияние некоторых средств для защиты растений на активность беззубки. Установлено, что из инсектицидов, являющихся производными органических фосфорных кислот, тимет в концентрации 8×10^{-4} г/мл снижает время активных периодов на 50% (Рис. 5), тогда как димекрон-50, обладающий фосфамидонным воздействием, оказывает незначительное влияние на активность беззубки даже в концентрациях выше 10^{-1} г/мл.

Инсектицид Хунгария Л-7, содержащий линдан, в концентрации 4×10^{-4} г/мл, а гербицид грамоксон, с паракватным активным началом, в концентрации 10^{-3} г/л, вызывали 50% угнетение активности в острых опытах [13]. Концентрации этих веществ оказываются эффективными, когда они высоки, что вряд ли наблюдается в природных условиях. Поэтому можно считать, что порог чувствительности беззубок к некоторым ядам очень высок, т. е. их выносливость очень высокая. Однако, в этом случае тоже возникает вопрос, не ведет ли к угнетению жизненных процессов, в том числе и фильтрационной активности беззубок, в результате суммации подпороговых токсических эффектов или накопления веществ длительное применение этих веществ в течение нескольких недель и месяцев.

Механизм эффекта действия факторов окружающей среды на активность

Воздействия, оказываемые окружающей животное водой, связаны с периферическими рецепторами, определенными эффекторными органами или непосредственно центральной регуляторной системой, и при участии этих последних наступает соответственное изменение в поведении животных. Наши данные указывали на то, что прежде всего нарушение органов дыхания ответственно за снижение активности. Недостаток кислорода, соли тяжелых металлов и изменения в температуре видоизменяют и внешний обмен газов и энзимов тканевого дыхания. Вызванная реакция, т. е. снижение активности, является адекватным ответом на ухудшение снабжения кислородом, так как она уменьшает потребность в кислороде. Состояние продолжительного покоя, наблюдаемое зимой, указывает так же на то, что закрытие створок

является приспособлением к неблагоприятным условиям. В ходе наших исследований при недостатке кислорода и с применением веществ, вызывающих снижение активности, были обнаружены изменения и в нервной системе, а именно: количество материала, окрашенного положительно паральдегид-фусцином, уменьшалось [1]. Это вещество оказалось ультраструктурно своеобразным, липидоподобным, внутриклеточным образованием, распад которого вероятно связан с кислородным голоданием [19]. Наши исследования дали возможность предположить, что вещество это играет роль в сохранении функции нервной системы при кислородном голодании [17, 18]. С другой стороны, посредством обмена веществ моноаминов может осуществляться воздействие на механизмы центральной регуляции. Данные, связанные с ролью обмена веществ моноаминов в регуляции активности беззубок, изложены в другой главе; см. стр. 61—75.

Пестициды и другие вещества для защиты растений, а также токсические вещества могут влиять на разные специфические механизмы, но в конечном счете все они видоизменяют деятельность системы, обеспечивающей регуляцию активности. Характерным является то, что у беззубок регистрация состояния створок дает информацию о всей жизненной деятельности животного, поэтому этот метод имеет много преимуществ в изучении влияния разных веществ.

На основании полученных данных, беззубки могут считаться важными организмами в изучении водной экосистемы. С одной стороны они могут быть применены как индикаторные организмы для определения нелетальных, но нарушающих жизненные процессы, воздействий. С другой стороны, благодаря аккумуляции и приему разных веществ из воды в организм беззубок, они уменьшают токсическое действие этих веществ, хотя после их гибели накопленные вещества попадают опять в воду. Кроме того, благодаря их высокой выносливости к различным веществам, они останутся участниками и биотопа высокозагрязненных вод, и в отношении очищения воды их можно таким образом использовать и в биологическом восстановлении загрязненных вод.

IRODALOM — REFERENCES — ЛИТЕРАТУРА

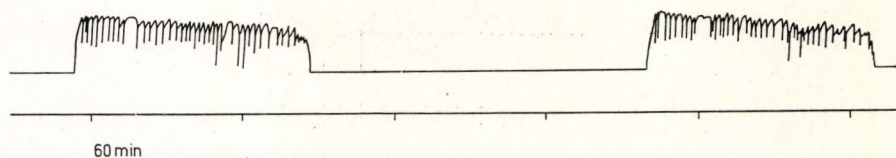
1. BARANYI, B. I., J. SALÁNKI (1967): Changes in the secretory activity of the central nervous system of *Anodonta cygnea* upon the action of chemical agents. — *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **18**, 93—103.
2. SALÁNKI, J. (1960): Я. Шаланки: О зависимости медленного ритма периодической активности беззубок (*Anodonta cygnea*) от состояния сульфгидрильных групп белковых тел. — *Журнал Общей Биологии* **21**, 229—230.
3. SALÁNKI, J. (1965): Oxygen level as a specific regulation in the rhythmic activity of fresh-water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **15**, 299—310.
4. SALÁNKI, J. (1966): Daily activity rhythm of two mediterranean Lamellibranchia (*Pecten Jacobaeus* and *Lithophaga lithophaga*) regulated by light-dark period. — *Annal. Biol. Tihany* **33**, 135—142.
5. SALÁNKI, J. (1976): Kágyló-teszt vízszennyezések biológiai hatásának vizsgálata. — *Hidrobiológiai Közöny* 281—284.
6. SALÁNKI, J., L. BALLA (1964): Ink-lever equipment for continuous recording of activity in mussels. — *Annal. Biol. Tihany* **31**, 117—121.
7. SALÁNKI, J., L. HIRIPI, J. NEMCSÓK (1974): Regulation of periodicity by monoamines in the mussel *Anodonta cygnea* L. — *J. interdiscipl. Cycle Res.* **3—4**, 277—285.
8. SALÁNKI, J., L. HIRIPI, J. NEMCSÓK (1974): Seasonal variations of activity and serotonin level in the freshwater mussel, *Anodonta cygnea* L. — *Zool. Jb. Physiol.* **78**, 369—377.

9. SALÁNKI, J., F. LUKACSOVICS (1967): Filtration and O_2 consumption related to the periodic activity of freshwater mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Annal. Biol. Tihany* **34**, 85–98.
10. SALÁNKI, J., F. LUKACSOVICS, L. HIRIPI (1974): The effect of temperature variations on the rhythmic and periodic activity of the fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 69–79.
11. SALÁNKI, J., I. VARANKA (1972): Central determination of the rhythmic adductor activity in the fresh water mussel *Anodonta cygnea* L., Pelecypoda. — *Comp. Biochem. Physiol.* **41A**, 456–474.
12. SALÁNKI, J., I. VARANKA (1976): Effect of copper and lead compounds on the activity of the fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Annal. Biol. Tihany* **43**, 21–28.
13. SALÁNKI, J., I. VARANKA, A. GRANMO (1976): Néhány nehézfém-só, növényvédőszer és LAS hatása a tavi kagyló, *Anodonta cygnea* L. aktivitására. — *XVIII. Hidrobiológus Napok előadaskivonatai* p. 31.
14. SALÁNKI, J., M. VÉRÓ (1969): Diurnal rhythm of activity in fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L.) under natural conditions. — *Annal. Biol. Tihany* **36**, 95–107.
15. SOLLBERGER, A. (1965): *Biological rhythm research*. — Elsevier Publishing Company, New York.
16. VÉRÓ, M., J. SALÁNKI (1969): Inductive attenuator for continuous registration of rhythmic and periodic activity of mussels in their natural environment. — *Med. Biol. Engn.* **7**, 235–237.
17. ZS.-NAGY, I. (1975): Citoszómák, mint az anoxiás energiatermelés sejtorganellumai puhatestű állatok szöveteiben. — *MTA Biol. Oszt. Közl.* **18**, 421–476.
18. ZS.-NAGY, I., V. L. BOROVYAGIN (1972): Organization of cytosomal membranes of molluscan neurons under normal and anaerobic conditions as revealed by electron microscopy. *Tissue and Cell* **4**, 73–84.
19. ZS.-NAGY, I., Cs. CSUKÁS (1969): Histochemical investigation of cytosomal lipids in the neurons of *Anodonta cygnea* L. under normal and anoxybiotic conditions. — *Annal. Biol. Tihany* **36**, 115–122.

SALÁNKI JÁNOS

H-8237 Tihany

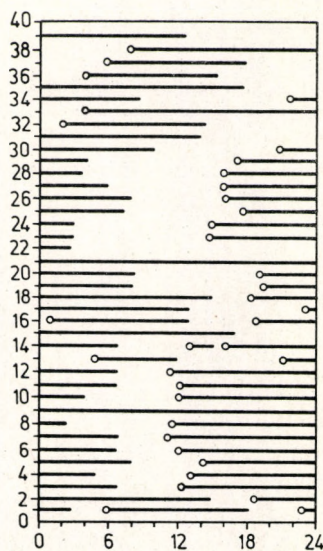
Biológia, Hungary



1. ábra. Szabadon mozgó *Anodonta cygnea* L. ritmikus és periodikus aktivitása

Fig. 1. Rhythmic and periodic activity of a free moving *Anodonta cygnea* L.

Рис. 1. Ритмическая и периодическая активность свободно движущейся *Anodonta cygnea* L.



2. ábra. Tavi kagyló aktivitásának napszakossága. Ordináta: egymást követő napok; Abscissa: időjelzés 0—24 óráig; Kihúzott vonal: aktivitás

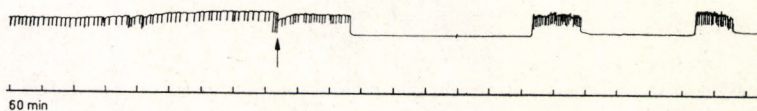
Fig. 2. Daily rhythm of the activity of mussels. Ordinate: consecutive days; Abscissa: time from 0 to 24 hours; Thick lines mark active periods

Рис. 2. Суточный ритм активности беззубки.

Ордината: дни.

Абсцисса: отрезок времени между 0—24 час

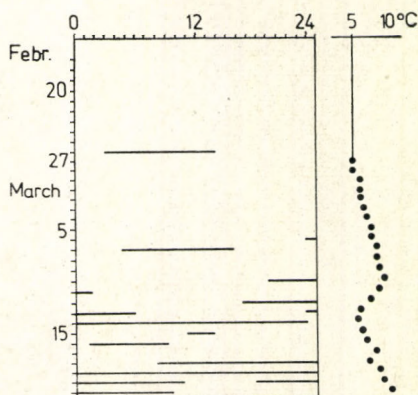
Толстая линия: активность



3. ábra. Oxigénhiány hatása a tavi kagyló aktivitására

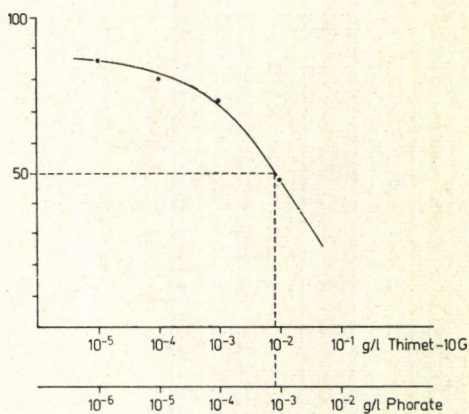
Fig. 3. Effect of the lack of oxygen on the activity of *Anodonta cygnea* L.

Рис. 3. Влияние недостатка кислорода на активность беззубки



4. ábra. Tavi kagyló aktivitásának alakulása télen, jég alatt és lassú felmelegedéskor
 Fig. 4. Activity of *Anodonta cygnea* L. in winter under ice and during slow warming of the water

Рис. 4. Изменение активности беззубки зимой под льдом и при медленном нагревании



5. ábra. Thimet (inszekticid) és hatóanyaga, a phorate hatása az aktív periódusok időtartamára. Ordináta: az aktív periódusok átlaghossza a kontroll %-ában. Abscissa: az anyag koncentrációja g/liter-ben

Fig. 5. Effect of thimet (insecticide) and its acting compound (phorate) on the duration of the active periods in the per cent of the control. Ordinate: mean duration of active periods. Abscissa: concentration of the drug in g/l

Рис. 5. Влияние тимета (инсектицид) и его активного начала (фората) на продолжительность активных периодов. Ordináta: средняя продолжительность активных периодов в процентах по отношению к контролю. Абсцисса: концентрация веществ в г/л