

УДК 595.122 : 591.044

**ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И СОЛЕННОСТИ ВОДЫ
НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ЦЕРКАРИЙ
МОРСКИХ ЛИТОРАЛЬНЫХ ТРЕМАТОД *PODOCOTYLE ATOMON*
(*OPESCOELIDAE*) И *RENICOLA THAIDUS* (*RENICOLIDAE*)**

© В. В. Прокофьев

Исследовано влияние температуры и солености воды на сроки жизни церкарий литоральных трематод *Podocotyle atomon* и *Renicola thaidus*. Выяснено, что на продолжительность жизни личинок оказывают влияние как абиотические факторы, так и особенности биологии церкарий. Наибольшая средняя продолжительность жизни (LT₅₀) для обоих видов отмечается при солености 24—32 ‰. С понижением солености до 8 ‰ LT₅₀ уменьшается в 2—4 раза. Максимальное значение LT₅₀ отмечено при температуре воды 3°. С повышением температуры до 20° показатель LT₅₀ снижается в 3—4 раза. В оптимальных условиях (t = 10°, S = 32 ‰) LT₅₀ для *R. thaidus* составляет 8—9, а для *P. atomon* — 5—6 сут. Различия в значениях показателя LT₅₀ исследованных церкарий связываются с особенностями их морфологии и биологии.

Характерная черта жизненного цикла трематод — чередование поколений и связанная с этим смена животных-хозяев. Последняя осуществляется при помощи особых расселительных фаз, одна из которых представлена церкарией — личинкой половозрелой особи — мариты. Церкария после выхода в воду из первого промежуточного хозяина (моллюск) должна попасть в зону обитания окончательного или второго промежуточного хозяина и заразить его. После выхода во внешнюю среду личинка не питается и живет исключительно за счет накопленных во время развития в моллюске энергетических запасов. В этих условиях успех заражения следующего хозяина, а значит, и реализация жизненного цикла в целом, наряду с другими факторами (особенности эмиссии, поведения и т. д.) в большой степени зависит от продолжительности жизни церкарии. В общем случае с увеличением сроков жизни возрастает вероятность встречи и заражения личинкой второго промежуточного или окончательного хозяев. В качестве энергетического запаса, как правило, выступает гликоген (сконцентрированный большей частью в хвосте личинки), а иногда (как дополнение) нейтральный жир экскреторной природы, расположенный в теле церкарии (Гинецинская, 1960; Palm, 1962; Гинецинская, Добровольский, 1963а; Галактионов, Добровольский, 1998, и др.). Поэтому, как правило, сроки жизни церкарий прямо скоррелированы с размерами личинок (Гинецинская, 1968). Помимо этого, на сроки жизни личинок большое влияние оказывает и такой биотический фактор, как двигательная активность церкарии. Как правило, срок жизни более подвижных личинок меньше, чем малоподвижных (Гинецинская, Добровольский, 1963б; Anderson, Whitfield, 1975; Галактионов, Добровольский, 1998; Прокофьев, 1999, и др.).

Большое влияние на продолжительность жизни церкарий оказывают и различные абиотические факторы. В первую очередь это температура и уровень минерализации воды (Styczynska-Jurewicz, 1971; Young et al., 1984; Рыбаков, Воробьев, 1987; Про-

Таблица 1
 Размеры церкарий *Podocotyle atomon* и *Renicola thaidus* (мкм)
 (по: Подлипаев, 1977)
 Table 1. Size of cercariae of *Podocotyle atomon* and *Renicola thaidus* (in mkm)
 (after: Podlipaev, 1977)

Вид церкарий	Длина тела	Ширина тела	Длина хвоста	Ширина хвоста
<i>Podocotyle atomon</i>	260—295	65—75	35—50	
<i>Renicola thaidus</i>	240—290	80—100	170—190	20—25

кофьев, 1999, и др.). Влияние этих факторов в значительной степени определяется особенностями конкретного биотопа. Так, личинки, живущие в менее стабильных условиях (литораль северных морей, эстуарии рек и др.), как правило, обладают большей температурной толерантностью и эвригалинностью по сравнению с видами, обитающими в более стабильных условиях.

Ранее нами были проведены исследования по оценке влияния температуры и солености воды на продолжительность жизни церкарий некоторых видов литоральных трематод Белого моря (Прокофьев, 1999), обитающих в весьма контрастных условиях. Следующим этапом работы стало изучение влияния температуры и солености воды на сроки жизни церкарий литоральных трематод Баренцева моря, живущих хотя и в более «жестких», но не столь контрастных условиях. В качестве объектов исследования были выбраны церкарии *Podocotyle atomon* Rudolphi, 1902 (сем. Opencolidae) и *Renicola thaidus* Stunkard, 1964 (сем. Renicolidae) (табл. 1).

Жизненные циклы этих видов различны, хотя и реализуются в условиях морской литорали (Чубрик, 1966; Подлипаев, 1977). Первый промежуточный хозяин *P. atomon* — моллюски *Littorina saxatilis* (Gastropoda: Littorinoidae), а *R. thaidus* — *Nucella lapillus* (Gastropoda: Muricidae). Особый интерес для сравнения представляет тот факт, что оба вида церкарий живут в абсолютно идентичных экологических условиях, но при этом обладают принципиально разным морфологическим строением и характеризуются по сути дела альтернативным поведением. Личинки *R. thaidus* способны к активному плаванию в толще воды при помощи хорошо развитого локомоторного органа — хвоста. Церкарии *P. atomon* лишены такой возможности, так как хвост у них редуцирован и превращен в короткий придаток, при помощи которого они могут лишь прикрепляться к субстрату.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Моллюсков *L. saxatilis* и *N. lapillus* собирали на побережье Баренцева моря в кутовой части губы Ярнышная в районе пос. Дальние Зеленцы. Температура воды на литорали в летние месяцы составляла, по нашим наблюдениям, 8—12°, а соленость 32—34 ‰.

Перед проведением наблюдений за сроками жизни церкарий группу моллюсков, зараженных определенным видом паразитов, помещали в сосуд с водой при температуре 25° и в течение 30 мин освещали светом настольной лампы при E = 20 000—30 000 Лк. Затем моллюсков удаляли, а выделившихся личинок использовали для проведения опытов. Церкарий по 50—100 экз. для каждой пробы рассаживали в микроаквариумы объемом 50 мл, заполненные водой различной солености: 32 ‰, 24, 16 и 8 ‰. В каждом эксперименте использовали 3 группы сосудов с указанной градацией солености, причем одну группу выдерживали при температуре 20°, другую — при 10° и третью — при 3°. Таким образом, в одном опыте наблюдали за длительностью жизни личинок при трех значениях температуры и четырех — солености воды. С интервалом в 2 ч микроаквариумы просматривали под биноклем для оценки активности церкарий, а также подсчета и удаления погибших личинок.

Погибшими считали животных, не проявляющих ни малейшей двигательной активности. Одновременно воду в микроаквариумах меняли на свежую.

Наблюдения за выживаемостью личинок вели до момента гибели всех особей. Затем определяли показатель LT_{50} , т. е. время, через которое в сосуде погибало 50 % животных, и принимали его за среднюю продолжительность жизни церкарий. Таким образом, в каждом опыте получали значение LT_{50} при всех сочетаниях температуры и солености воды.

Все эксперименты для каждого вида личинок повторяли по 5 раз и при построении гистограмм брали среднее значение LT_{50} . Освещенность во всех случаях составляла 1000 Лк.

Для приготовления воды различной солености брали морскую воду и доводили степень ее минерализации до нужного значения путем добавления дистиллированной воды или насыщенных растворов хлоридов натрия и кальция. При этом контроль за уровнем солености проводили с помощью солемера ГМ-65.

Результаты наблюдений были обработаны на ПК IBM AT методом двухфакторного дисперсионного анализа с помощью программы «MICROSTAT» (Ecosoft, Inc., 1978—1985). Критический уровень значимости во всех случаях был принят равным 95 % ($P \leq 0.05$). Сравнение $F_{\text{эсп.}}$ с $F_{\text{таб.}}$ проводилось по таблицам Оуэна (1966). При проведении дисперсионного анализа выделяли следующие градации факторов: соленость 32 ‰, 24, 16 и 8 ‰ ($A_{\text{ф1}} = 4$); температура — 3, 10 и 20° ($A_{\text{ф2}} = 3$). Общее число наблюдений для каждого вида церкарий составило $K = 60$ (комплекс с числом наблюдений в ячейке, равным 5).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты наблюдений (см. рисунок, а, б) показали, что на длительность жизни церкарий оказывают влияние как соленость, так и температура воды.

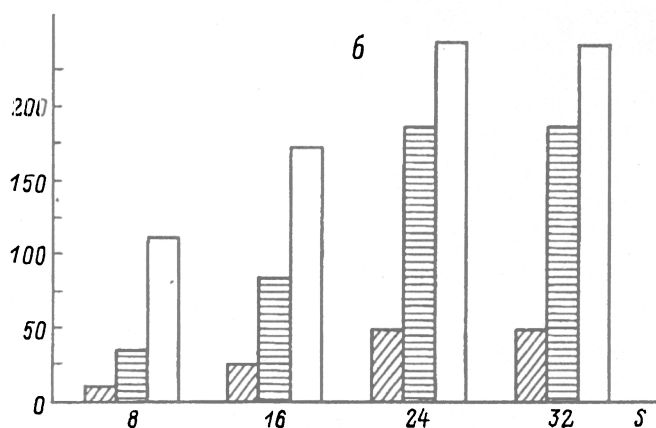
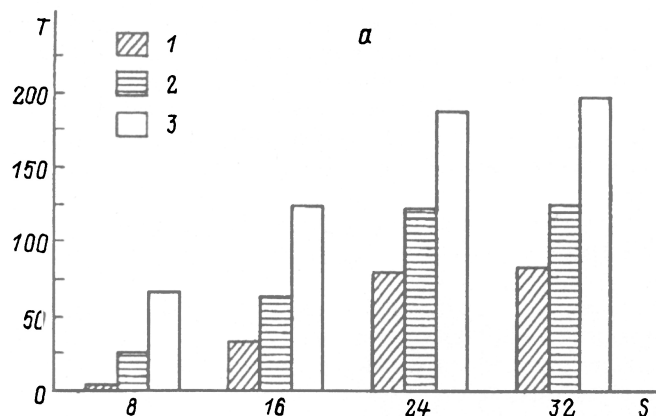
При уровнях минерализации 32 и 24 ‰ (при всех значениях температуры) продолжительность жизни исследованных церкарий практически не изменяется. Заметное снижение показателя LT_{50} для обоих видов (в 1.5—2 раза) отмечается начиная с солености 16 ‰. При снижении последней до 8 ‰ происходит значительное сокращение сроков жизни личинок (в целом в 2 раза), особенно заметное для *P. atomon* при повышении температуры воды до 20° (см. рисунок, а).

Максимальная продолжительность жизни у всех личинок (для каждого значения солености) отмечена при температуре 3°. Однако при такой температуре церкарии *R. thaidus* не плавают, а опускаются на дно сосуда. Они практически перестают двигаться и лишь время от времени слабо шевелят хвостом. Личинки *P. atomon* сжимаются в комок и также почти не проявляют двигательной активности. При переносе сосудов с личинками в теплое место постепенно с повышением температуры воды до 8—10° восстанавливается нормальная активность животных.

Рост температуры до 10° при уровне солености 32 или 24 ‰ приводит к снижению показателя LT_{50} приблизительно одинаково для обоих видов (на 25—30 %). При переходе от 10 к 20° при тех же значениях солености продолжительность жизни *P. atomon* вновь снижается на 25 %, а *R. thaidus* уже в 3—4 раза (см. рисунок, а, б).

В условиях низких соленостей (8 и 16 ‰) зависимость LT_{50} исследованных личинок от температуры носит еще более выраженный характер (см. рисунок, а, б). При солености 16 ‰ повышение температуры воды с 3 до 10° приводит к уменьшению показателя LT_{50} в 2 (для *P. atomon*) и в 2.5 (для *P. thaidus*) раза, а при 8 ‰ в 2—2.5 и 3—3.5 раза соответственно. Рост температуры до 20° вызывает дальнейшее снижение сроков жизни: при солености 16 ‰ в 2 раза для *P. atomon* и в 3 — для *R. thaidus*, а при 8 ‰ соответственно в 4 и в 3 раза (см. рисунок, а, б).

Результаты дисперсионного анализа в основном подтверждают выводы, полученные на основе простого сопоставления экспериментальных данных (табл. 2). Выживаемость исследованных церкарий с высокой степенью достоверности ($P \leq 0.001$)



Сроки жизни церкарий при различных значениях температуры и солености воды.
a — *Podocotyle atomon*, *b* — *Renicola thaidus*; по оси ординат: T — показатель LT_{50} (ч); по оси абсцисс: S — соленость (‰); 1 — $t 20^\circ$; 2 — $t 10^\circ$; 3 — $t 3^\circ$.

Longevity of cercaria life under different values of temperature and salinity of water.

определяется как соленостью, так и температурой воды. При этом показатель LT_{50} для личинок *P. atomon* в большей степени определяется уровнем минерализации воды. На продолжительность жизни церкарий *R. thaidus* соленость и температура оказывают приблизительно равное влияние (с небольшим преобладанием солености).

ОБСУЖДЕНИЕ

Суммируя данные, полученные в ходе наблюдений, и результаты дисперсионного анализа (табл. 2), можно сделать вывод о том, что с уменьшением солености и повышением температуры воды средняя продолжительность жизни исследованных церкарий снижается. При этом ведущим фактором, определяющим изменение показателя LT_{50} , служит соленость воды. Оптимум солености для обоих видов лежит в диапазоне 24—32 ‰. При этом эвригалинность личинок *P. atomon* несколько ниже, чем *R. thaidus*. Оптимальной температурой можно считать 10° , так как при такой температуре отмечается сочетание нормальной двигательной активности церкарий и

Таблица 2

Влияние солености и температуры воды
на выживаемость церкарий *Podocotyle atomon*
и *Renicola thaidus*

Table 2. The influence of salinity and temperature
of water onto survival of the cercariae *Podocotyle atomon*
and *Renicola thaidus*

Вид церкарий	Факторы		
	соленость	температура	соленость + + температура
<i>Podocotyle atomon</i>	67.1	23.2	7.1
<i>Renicola thaidus</i>	49.1	35	13.4

Примечание. Числовые значения — доля дисперсии, объясняемая влиянием фактора (в %); уровень значимости во всех случаях составил $P < 0.001$.

высокой продолжительности их жизни. Личинки *P. atomon* обладают большей температурной толерантностью по сравнению с *R. thaidus*. Особенно четко этот факт проявляется при повышенных температурах, в диапазоне 10—20°.

Результаты опытов показали, что средняя продолжительность жизни церкарий изученных видов неодинакова (см. рисунок). Однако можно выделить общие тенденции в изменении этого параметра при экспериментальных воздействиях. Максимальная продолжительность жизни церкарий наблюдалась при «зимней» температуре воды 3°. Однако вряд ли можно считать эти условия оптимальными для заражения. Личинки проявляют очень слабую подвижность, пребывая в состоянии своеобразного «анабиоза», и не способны к поиску и заражению хозяина. При «летних» температурах 10—20° сроки жизни церкарий хотя и снижаются, но отмечается характерная для них двигательная активность. Уменьшение показателя LT_{50} у исследованных личинок при повышении температуры воды, по-видимому, с более быстрым расходом запасов гликогена.

Различия в средней продолжительности жизни церкарий *P. atomon* и *R. thaidus* (см. рисунок), на наш взгляд, определяются особенностями их биологии и морфологии, так как экологические условия существования этих личинок сходны. При оптимальной солености (24—32 ‰) и пониженной или оптимальной температурах (3—10°) личинки *R. thaidus* имеют большую продолжительность жизни (180—185 ч), чем *P. atomon* (120—125 ч).

При этом размеры тела и особенно хвоста, а значит, и запасы энергетических веществ (Гинецинская, Добровольский, 1963а) у *R. thaidus*, по-видимому, существенно больше, чем у *P. atomon*. В результате в условиях пониженной температуры, когда двигательная активность личинок и скорость распада гликогена также снижены, продолжительность жизни *R. thaidus* оказывается выше, чем *P. atomon*.

Совершенно иная картина наблюдается при повышении температуры воды до 20°. Показатель LT_{50} у церкарий *P. atomon* (80 ч) становится почти в два раза больше аналогичного показателя для *R. thaidus* (50 ч) (см. рисунок). Очевидно, что в этом случае различия в значениях LT_{50} связаны уже не столько с количеством запасов гликогена, сколько с влиянием других факторов, в частности с характером поведения церкарий двух сравниваемых видов. Большую часть жизни во внешней среде малоподвижные личинки *P. atomon* проводят в прикрепленном состоянии и проявляют высокую двигательную активность лишь в момент контакта с вторым промежуточным хозяином (Прокофьев, 1994). Пребывание в пассивном состоянии уменьшает расход энергетических ресурсов и, как следствие, приводит к увеличению сроков жизни церкарий. Личинки *R. thaidus*, напротив, постоянно плавают, причем с ростом температуры их двигательная активность возрастает. В результате при повышении

температуры продолжительность жизни личинок *P. atomon* становится выше, чем *R. thaidus*. Можно предположить, что относительная скорость расхода гликогена, вызванная ростом температуры, у малоподвижных личинок (*P. atomon*) ниже, чем у высокоподвижных (*R. thaidus*).

Необходимо заметить, что подобная связь между продолжительностью жизни и особенностями морфологии и биологии была отмечена нами ранее и для церкарий других видов литоральных трематод (Прокофьев, 1999).

Особый интерес представляет сравнение солевой и температурной толерантности изученных баренцевоморских церкарий с личинками ранее исследованных беломорских трематод (Прокофьев, 1999). И хотя беломорские церкарии относятся к другим семействам трематод, тем не менее удается отметить некоторые общие закономерности. Так, в одинаковых экспериментальных условиях заметное снижение значений показателя LT_{50} для беломорских церкарий *Cryptocotyle* sp. (Heterophyidae), *Levinseniella brachysoma* и *Maritrema subdolum* (Microphallidae) начинает проявляться лишь при уменьшении солености до 8 ‰, в то время как у баренцевоморских личинок *P. atomon* и *R. thaidus* — уже с 16 ‰. При повышении температуры воды с 10 до 20° продолжительность жизни церкарий *Cryptocotyle* sp., *L. brachysoma* и *M. subdolum* снижается на 20—40 %, а *P. atomon* и *R. thaidus* в 3—4 раза. Таким образом, эвригалинность и температурная толерантность беломорских личинок значительно выше, чем баренцевоморских. Подтверждением этому могут служить предварительные результаты, полученные нами при исследовании выживаемости беломорских церкарий *R. roscovita* из литоральных гастропод *L. littorea*. Эти личинки, будучи ближайшими систематическими родственниками баренцевоморским *R. thaidus*, тем не менее в одинаковых экспериментальных условиях обладают показателями солевой и температурной толерантности практически идентичными с описанными выше беломорскими церкариями.

На наш взгляд, отмеченные различия в устойчивости к колебаниям солености и температуры воды баренцевоморских и беломорских церкарий связаны с тем, что экологические условия на литорали Баренцева и Белого морей существенно отличаются. В частности, колебания солености в Белом море выражены гораздо сильнее, чем в Баренцевом. Так, с мая по сентябрь среднемесячная соленость в устье губы Чупа (месте сбора литоральных гастропод, зараженных партенитами *Cryptocotyle* sp., *L. brachysoma*, *M. subdolum* и *R. roscovita*) на уровне нуля глубин колеблется от 14 до 25 ‰, при нормальном уровне 22—24 ‰, а во время весенних паводков или сильных продолжительных дождей она может снижаться до 10 ‰ и даже ниже (Бабков, Голиков, 1984; Бергер, Луканин, 1985). В то же время минимальная соленость на литорали губы Ярнышная Баренцева моря во время паводков в мае—июне составляет лишь 29, при норме 32—34 ‰ (Бардан, Широколов, 1988).

Кроме того, беломорские церкарии значительную часть жизни проводят в литоральных ваннах, где колебания солености как в сторону снижения (во время осадков), так и в сторону повышения (за счет испарения воды в жаркую погоду) могут быть весьма существенными. Баренцевоморские же личинки все время находятся в основной массе воды, где уровень минерализации, если и изменяется, то крайне незначительно (Прокофьев, 1995).

Температурные колебания также более резко выражены на литорали Белого моря по сравнению с Баренцевым. По нашим наблюдениям, в летний период суточные перепады температуры воды на Белом море могут достигать 10—15° (особенно в литоральных ваннах), в то время как на побережье Баренцева моря такие перепады не превышают 4°.

Таким образом, высокая устойчивость к колебаниям солености и температуры воды церкарий *Cryptocotyle* sp., *L. brachysoma*, *M. subdolum* и *R. roscovita* по сравнению с *P. atomon* и *R. thaidus* определяется более контрастными экологическими условиями обитания беломорских личинок по сравнению с баренцевоморскими.

Работа выполнена при содействии Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-49706) и проекта INTAS-97-10224.

Список литературы

- Бабков А. И., Голиков А. Н. Гидробиокомплексы Белого моря. Л.: изд. ЗИН АН СССР, 1984. 104 с.
- Бардан С. И., Широколов В. Н. Гидролого-гидрохимические исследования // Контроль экологической ситуации в районе плантации водорослей в губе Дальнезеленецкой. Апатиты, 1988. С. 7—23.
- Бергер В. Я., Луканин В. В. Адаптивные реакции мидии Белого моря на изменение солености среды // Исследование мидии Белого моря. Л.: изд. ЗИН АН СССР, 1985. С. 4—21.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука, 1998. 404 с.
- Гинецинская Т. А. Гликоген в теле церкариев и зависимость его распределения от их биологии // ДАН СССР. 1960. Т. 135, вып. 4. С. 1012—1015.
- Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. 410 с.
- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. Гликоген и жир на разных фазах жизненного цикла сосальщиков. I. Морфология распределения гликогена и жира // Вест. ЛГУ. 1963а. № 9. С. 67—81.
- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. Гликоген и жир на разных фазах жизненного цикла сосальщиков. II. Биологическое значение гликогена и жира // Вест. ЛГУ. 1963б. № 3. С. 23—33.
- Оуэн Д. Б. Сборник статистических таблиц. М.: Изд-во Вычислительного центра АН СССР, 1966. 586 с.
- Подлипаев С. А. Партениты и личинки трематод литоральных моллюсков восточного Мурмана. Фауна, морфология и экология: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1977. 30 с.
- Прокофьев В. В. «Засадный» тип поведения церкарий некоторых морских трематод // Зоол. журн. 1994. Т. 7, вып. 5. С. 13—20.
- Прокофьев В. В. Биология церкарий литоральных трематод Баренцева и Белого морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: СПбГУ, 1995. 23 с.
- Прокофьев В. В. Влияние температуры и солености воды на продолжительность жизни церкарий морских литоральных трематод *Cryptocotyle* sp. (Heterophyidae), *Levinseniella brachysoma* и *Maritrema subdolum* (Microphallidae) // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 5, С. 520—526.
- Рыбаков А. В., Воробьев А. В. Об устойчивости к низкой солености церкарий из литоральных моллюсков Японского моря // Биол. моря. 1987. № 5. С. 40—45.
- Чубрик Г. К. Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей // Тр. ММБИ. 1966. Т. 10, вып. 14. С. 78—158.
- Anderson R. M., Whitfield P. Y. Survival characteristics of the free-living cercarial population of the ectoparasitic digeneans *Transversotrema patialensis* (Soparker, 1924) // Parasitology. 1975. Vol. 70, N 3. P. 295—310.
- Palm V. Glycogen und Fett bei Trematodenlarvenstadien am Beispiel von *Dolichosaccus rastellus* und *Naplometra cylindraceum* (Plagiorchiidae) // Acta Parasitol. Polon. 1962. N 10. P. 117—123.
- Styczynska-Jurewicz E. Toleranse to salinity in some marine and fresh-water cercariae // Acta Parasitol. Pol. 1971. Vol. 19, f. 22. P. 257—268.
- Young R. E., Bundy D. A., Taylor N. A thermostable zonein survivor ship and metabolism of a tropical marine Cercaria // Comp. Biochem. Physiol. 1984. Vol. A78, N 4. P. 793—798.

THE INFLUENCE OF TEMPERATURE AND SALINITY ON THE SURVIVAL
OF FREE-LIVING CERCARIAE OF THE MARINE TREMATODES *PODOCOTYLE*
ATOMON (OPECOELIDAE) AND *RENICOLA THAIDUS* (RENICOLIDAE)

V. V. Prokofiev

Key words: Trematodes, free-living cercariae, survival, ecology.

SUMMARY

The influence of temperature and salinity on the survival of free-living cercariae of the marine trematodes *Podocotyle atomon* and *Renicola thaidus* has been examined. It was found out, that the survival of free-living cercariae depend upon the temperature and salinity of the water.
