

УДК 595.122 : 59.084 : 591.044

**ВЕРТИКАЛЬНАЯ МИГРАЦИЯ В ТОЛЩЕ ВОДЫ ЦЕРКАРИЙ
МОРСКОЙ ЛИТОРАЛЬНОЙ ТРЕМАТОДЫ *RENICOLA THAIDUS*
(TREMATODA: RENICOLIDAE)**

© В. В. Прокофьев

Экспериментально изучали особенности вертикального распределения церкарий *Renicola thaidus* в толще воды. Наблюдения проводили при различных условиях освещения для личинок двух возрастов, 1- и 6-часовых. Показано, что в первый час жизни во внешней среде личинки как в условиях равномерного освещения, так и в темноте проявляют достаточно выраженную отрицательную геореакцию. Через 6 ч картина меняется на противоположную. И на свету, и в темноте реакция на направление силы тяжести становится положительной. Инверсия реакции на гравитацию и соответственно резкое изменение характера вертикального распределения объясняется особенностями биологии исследованных церкарий. В связи с тем что до сих пор четко не доказано наличие у церкарий ориентировочных реакций на гравитацию, подчеркивается условность использования терминов «геореакция», «геотаксис» и т. п. при описании особенностей вертикального распределения личинок трематод.

Свободноживущие личинки мариты трематод после выхода из моллюска во внешнюю среду должны «найти» и заразить следующего хозяина. В процессе реализации этой главной биологической функции церкарии в значительной мере осуществляется дисперсия паразитов в пространстве. В связи с этим важную адаптивную роль играют присущие церкариям разнообразные поведенческие реакции. Последние позволяют личинкам либо сконцентрироваться в биотопе таким образом, чтобы оказаться в зоне наибольшей вероятности встречи с животным-хозяином, либо, наоборот, максимально рассеяться в пространстве и за счет этого увеличить возможность контакта с хозяином (Гинецинская, Добровольский, 1983; Семенов, 1991; Прокофьев, 1995; Галактионов, Добровольский, 1998).

В подавляющем большинстве работ особенности вертикального распределения личинок трематод рассматривают как проявление геотаксиса (Mattes, 1949; Styczynska-Jurewicz, 1961; Гинецинская, 1968; Theron, Combes, 1983; Naas e. a., 1990; Галактионов, 1993, и др.), и лишь отдельные авторы указывают на поспешность такого определения (Семенов, 1980, 1991). Даже в исследованиях, специально посвященных проблеме геотаксиса у личинок трематод (Yasuraoka, 1953; Styczynska-Jurewicz, 1961; Takahashi e. a., 1961; Семенов, 1980), не доказано, что перемещение личинок по вертикали следует рассматривать как проявление поведенческой реакции типа таксиса. Действительно, для того, чтобы сделать вывод о наличии геотаксиса, необходимо знать, как у церкарий устроены органы, воспринимающие гравитацию, как сориентировано тело личинки по отношению к источнику раздражения (направлению действия силы тяжести) и каков характер движения животного в градиенте сигнала.

Однако до сих пор в литературе такие сведения отсутствуют, а по приводимым результатам можно судить лишь об окончательном распределении личинок по вертикали. Поэтому мы используем термины «геотаксис», «геореакция», «реакция на силу тяжести» и т. п. в значительной мере условно. Речь идет лишь об особенностях вертикального распределения церкарий в толще воды.

В качестве объекта исследований были выбраны церкарии трематод *Renicola thaidus* Stunkard, 1964 (сем. Renicolidae). Ранее нами были изучены фотореакции этих личинок (Прокофьев, 2001a). Настоящая работа посвящена исследованию их гео-реакций.

Триксенный жизненный цикл сосальщика *R. thaidus* реализуется в условиях морской литорали (Чубрик, 1966; Подлипаев, 1977). Дефинитивным хозяином служат морские птицы. Первый промежуточный хозяин — гастроподы *Nucella lapillus* (Muri-cidae). В роли второго промежуточного хозяина выступают литоральные моллюски. Это преимущественно мидия *Mytilus edulis* (Bivalvia: Mytilidae), реже разные виды литторин *Littorina* spp. (Gastropoda: Littorinoidea).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Моллюсков *N. lapillus* собирали на побережье Баренцева моря в ктовой части губы Ярнышная в районе пос. Дальние Зеленцы (биостанция ММБИ РАН). Моллюсков рассаживали поодиночке в чашки Петри с морской водой. Сосуды с моллюсками помещали под свет настольной лампы при средней освещенности 20 тыс.—30 тыс. Лк или выставляли на солнечный свет. Сочетание высокого уровня освещенности и быстрого повышения температуры воды за счет теплового воздействия света стимулировало выход церкарий из хозяина. Через 0.5—1 ч чашки просматривали под биноклем МБС-9 и отделяли зараженных моллюсков, выделяющих церкарий *R. thaidus*. Их отсаживали в отдельный сосуд и использовали в дальнейшей работе в качестве постоянного источника зрелых личинок.

Изучение вертикального распределения церкарий в толще воды проводили на установке, конструктивно аналогичной установке, предложенной в свое время Семеновым (1980) (рис. 1). Устройство представляет собой стеклянный цилиндр в диаметре 1 см и 50 см длины. Через каждые 10 см в нем сделаны отводы с кранами. Таким образом, вся установка разделена на 5 зон (I—V). В укрепленное вертикально в штативе устройство при помощи 50-миллилитровой мерной пипетки выпускали взвесь личинок, заполняя весь объем цилиндра. При этом во избежание сильного перемешивания воды и для возможно более равномерного начального распределения церкарий в водяном столбе конец пипетки прижимали к внутренней стенке устройства и вслед за подъемом жидкости в установке осторожно поднимали пипетку. Спустя определенное время жидкость из цилиндра через краны последовательно сливали в чашки Петри, начиная с верхней зоны (I). Затем производили подсчет церкарий в каждой чашке, получая таким образом картину вертикального распределения личинок.

Опыты проводили в двух вариантах. В первом взвесь личинок в количестве 100—200 экз. выпускали в установку, равномерно освещенную люминесцентной лампой ($E = 10\ 000$ Лк) (рис. 1). Через 30 мин сливали воду и подсчитывали число церкарий. Одновременно с этим

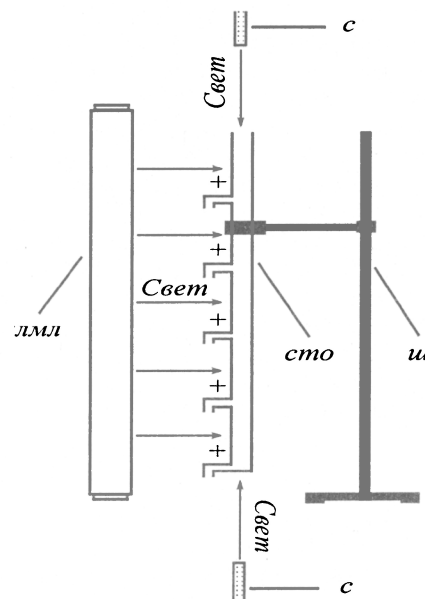


Рис. 1. Установка для исследования вертикального распределения церкарий.

лмл — люминесцентная лампа; с — световод; сто — стеклянная трубка с отводами; ш — штатив.

Fig. 1. A device for study the vertical dispersion of cercariae.

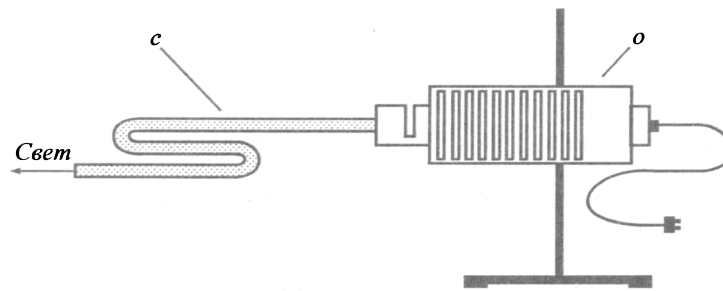


Рис. 2. Схема осветительного устройства.

о — осветитель ОИ-19; с — световод.

Fig. 2. Scheme of illumination device.

в качестве контроля ставился и второй вариант опыта. Все манипуляции осуществлялись так же, как и в первом случае, но установка была полностью затенена ($E = 0$ Лк).

Личинки *R. thaidus* обладают положительным фототаксисом (Прокофьев, 2001а). Очевидно, что в этом случае в условиях реального биотопа вертикальная дисперсия церкарий будет определяться не только гравитацией, но и освещенностью. Причем разделить оба фактора без проведения специальных исследований невозможно. Поэтому для выяснения совместного влияния на вертикальное распределение исследованных личинок направленного света и гравитации проводили эксперименты, в которых затененную с боков установку освещали сверху или снизу направленным световым пучком (рис. 1). При этом в плоскости установки, ближней к световоду, освещенность составляла 10 тыс. Лк (яркость — 400 Кд/м²), а в дальней — 500 Лк (яркость — 20 Кд/м²). В остальном методика была такой же, как и при проведении экспериментов с равномерным освещением установки.

Для получения направленного светового пучка использовали осветительное устройство, конструкция которого подробно описана нами ранее (Прокофьев, 2001а), состоящее из осветителя ОИ-19 и соединенного с ним волоконно-оптического световода (рис. 2). Использование световода давало возможность при проведении экспериментов, с одной стороны, легко манипулировать световым пучком, с другой — значительно ослабить тепловое действие света на воду. Последнее обстоятельство, во-первых, позволяло избежать появления тепловых конвекционных токов воды и связанного с ними переноса личинок в толще воды. Во-вторых, исключало возможность изменения двигательной активности церкарий, связанного с повышением температуры воды (Прокофьев, 2001б).

Все эксперименты с равномерным освещением и затенением установки повторяли по 10 раз, отдельно для церкарий, взятых через 1 ч и через 6 ч после выхода из моллюска. Опыты с направленным освещением также повторяли по 10 раз, но при этом использовали лишь 6-часовых церкарий. Данные, полученные в ходе экспериментов, приведены на рис. 3, 4. Значения на графиках — средние по результатам 10 наблюдений. Температура воды во всех случаях составляла 14—16°.

При проведении статистической обработки полученных данных критический уровень был принят равным 95 % ($P \leq 0.05$). Сравнение $F_{\text{эсп}}$ с $F_{\text{табл}}$ проводилось по таблицам Оуэна (1966).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Церкарии *R. thaidus* через 1 ч после выхода из моллюска как при равномерном освещении, так и в темноте большей частью сосредотачиваются в верхних зонах (рис. 3, А), что указывает на наличие у них отрицательной геореакции. У 6-часовых церкарий отмечается смена знака геореакции с отрицательного на положительный.

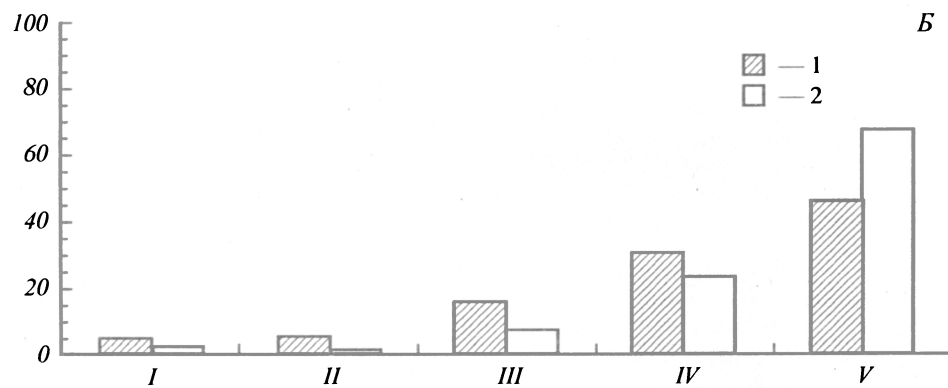
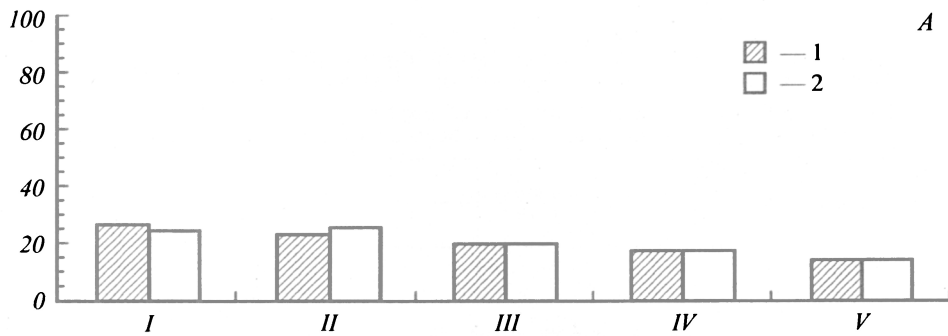


Рис. 3. Вертикальное распределение церкарий *Rencicola thaidus*.

A — через 1 ч после выхода из моллюска; B — через 6 ч после выхода из моллюска. По оси абсцисс — номера зон I—V; по оси ординат — число церкарий (в %); 1 — эксперимент; 2 — контроль.

Fig. 3. Vertical dispersion of cercariae *Rencicola thaidus*.

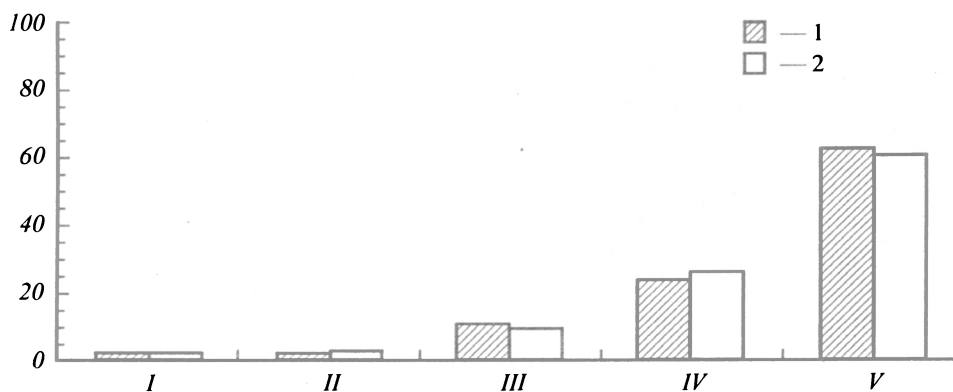


Рис. 4. Вертикальное распределение церкарий *Rencicola thaidus* при освещении сверху и снизу через 6 ч после выхода из моллюска.

1 — свет направлен сверху; 2 — свет направлен снизу.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 3.

Fig. 4. Vertical distribution of 6 hours old cercariae *Rencicola thaidus* in conditions of upper and lower light.

Таблица 1

Влияние гравитации на вертикальное распределение церкарий *Renicola thaidus* при равномерном освещении и в темноте через 1 и 6 ч после выхода из моллюска

Table 1. Influence of gravitation onto vertical dispersion of *Renicola thaidus* cercariae under the monotonous illumination, 1 and 6 hours after the emission from the mollusc

Вид церкарий	Время после выхода из моллюска (час)	Степень влияния гравитации	
		на свету	в темноте
<i>Renicola thaidus</i>	1	30.6	60.4
	6	92.9	93.7

Примечание. Числовые значения — доля дисперсии, объясняемая влиянием фактора (в %); уровень значимости во всех случаях составил $P < 0.005$.

В подавляющем своем большинстве они как на свету, так и в темноте собираются у дна (рис. 3, Б).

Для более точной интерпретации результатов и выяснения степени влияния гравитации на вертикальную дисперсию личинок данные, полученные в ходе экспериментов с равномерным освещением, были обработаны методом однофакторного дисперсионного анализа. При этом фактор (глубина) разбили на 5 градаций (номера зон). Общее число наблюдений в комплексе составило $K = 50$ (5 градаций \times 10 повторов).

По результатам анализа можно сделать вывод о том, что распределение в толще воды одночасовых личинок *R. thaidus* как на свету, так и в темноте в довольно высокой степени определяется воздействием гравитации (табл. 1). При этом в отсутствии света такое воздействие в два раза сильнее, чем при равномерном освещении. Для 6-часовых *R. thaidus* и на свету, и в темноте вертикальное распределение уже практически целиком зависит от силы тяжести.

Результаты экспериментов по изучению совместного влияния гравитации и направленного света на вертикальное распределение исследованных церкарий показали, что личинки *R. thaidus* в обоих случаях располагаются в нижних зонах установки (рис. 4), т. е. проявляют положительную геореакцию.

Для выяснения совместного влияния градиента освещенности и силы тяжести на вертикальное распределение церкарий полученные результаты были обработаны методом двухфакторного дисперсионного анализа. При его проведении выделяли следующие градации факторов: минимальная (зона I) и максимальная (зона V) глубина ($A_{\phi 1} = 2$) и уровень освещенности $E_{\max} = 10$ тыс. Лк и $E_{\min} = 500$ Лк ($A_{\phi 2} = 2$). Общее число наблюдений в комплексе составило $K = 40$ (комплекс равномерный, с числом наблюдений в ячейке, равным 10). В результате анализа было выяснено, что через 6 ч после выхода из моллюска дисперсия церкарий *R. thaidus* в толще воды регулируется исключительно силой тяжести (табл. 2).

Таблица 2

Влияние гравитации и градиента освещенности на вертикальное распределение церкарий *Renicola thaidus* через 6 ч после выхода из моллюска

Table 2. Influence of gravitation and illumination gradient onto vertical dispersion of *Renicola thaidus* cercariae, 1 hours after the emission from the mollusc

Вид церкарий	фактор		
	гравитация	освещенность	гравитация + освещенность
<i>Renicola thaidus</i>	94.6	Н	Н

Примечание. Н — различия дисперсий недостоверны при выбранном уровне значимости ($P < 0.05$); числовое значение — доля дисперсии, объясняемая влиянием фактора (в %) при уровне значимости $P < 0.005$.

Данные, полученные при исследовании совместного влияния гравитации и градиента освещенности на вертикальное распределение 6-часовых личинок (рис. 4), и результаты дисперсионного анализа (табл. 2) подтверждают выводы из экспериментов с равномерным освещением. Вертикальное распределение 6-часовых церкарий *R. thaidus* целиком определяется четко выраженной положительной геореакцией.

ОБСУЖДЕНИЕ

Основываясь на данных, полученных в ходе экспериментов (рис. 3, 4), и результатах их статистического анализа (табл. 1, 2), можно сделать следующие выводы. Распределение 1-часовых личинок *R. thaidus* в толще воды определяется влиянием как силы тяжести, так и освещенности. На наш взгляд, такой вывод подтверждается и тем, что в темноте отрицательная геореакция выражена сильнее (рис. 3, А; табл. 1). Напомним, что личинки *R. thaidus* в первые часы жизни обладают положительной фотореакцией (Прокофьев, 2001а). В условиях ненаправленного освещения такая реакция приводит к более равномерному распределению личинок в толще воды и, как следствие, к снижению влияния силы тяжести на дисперсию церкарий (табл. 1).

Через 6 ч реакция на силу тяжести меняется на противоположную. И на свету, и в темноте церкарии концентрируются в самых нижних горизонтах (рис. 3, Б). Столь резкое изменение характера вертикального распределения может объясняться инверсией реакции на гравитацию: если в первые часы активной жизни церкарий их геореакция отрицательна, то затем она меняет знак на противоположный.

Вывод о том, что оседание 6-часовых личинок *R. thaidus* главным образом связано с четко выраженной положительной геореакцией, а не с ослаблением их двигательной активности или изменением направления ответа на свет, подтверждается результатами наблюдений за вертикальным распределением церкарий в градиенте освещенности (рис. 4; табл. 2). При освещении как сверху, так и снизу личинки неизменно собираются в нижних зонах. Ранее нами было показано, что через 6 ч после выхода во внешнюю среду какая-либо направленная реакция на свет у церкарий *R. thaidus* не отмечается, но сохраняется стимулирующее двигательную активность действие света (Прокофьев, 2001а). Если бы в этих условиях у них отсутствовала положительная реакция на гравитацию или ее проявление было незначительным, то при освещении снизу повышенная двигательная активность церкарий, вызванная действием света, привела бы к более равномерной вертикальной дисперсии или к концентрации животных в средних зонах.

Наличие в биологии церкарий *R. thaidus* такой своеобразной черты, как инверсия геореакции, на наш взгляд, не случайно и связано с особенностями биологии первого и второго промежуточных хозяев. Нуцеллы являются хищниками и питаются в основном двустворчатыми моллюсками, поэтому во время сбора *N. lapillus* мы находили последних, как правило, на мидиевых «щетках». Таким образом, биотопы, в которых существуют *N. lapillus* и *M. edulis*, пространственно не разделены и после выхода из моллюска церкарии *R. thaidus* уже оказываются в зоне контакта со вторым промежуточным хозяином. При этом они могут сразу же внедряться в мидий. Однако сочетание положительной фото- (Прокофьев, 2001а) и отрицательной геореакции в первые часы жизни во внешней среде приводит к тому, что личинки вначале покидают зону обитания второго промежуточного хозяина, поднимаясь в верхние слои воды. Через несколько часов происходит инверсия геореакции, а направленная реакция на свет исчезает, и церкарии вновь опускаются в придонные слои, в район контакта с мидией. Однако к этому моменту происходит значительная дисперсия личинок в пространстве, как за счет их собственной двигательной активности, так и за счет особенностей гидродинамики литорали (прибойность, приливные течения и т. п.).

По-видимому, столь сложный процесс распределения личинок *R. thaidus* в толще воды связан с тем, что их вторые промежуточные хозяева ведут прикрепленный или малоподвижный образ жизни. Рассеивание церкарий по биотопу в период подъема и

последующего опускания дает возможность личинкам распределиться по значительной площади, что позволяет заразить возможно большее число мидий или литторин. Кроме того, расселение церкарий позволяет сгладить эффект «мозаичности» заражения вторых промежуточных хозяев и обеспечивает более равномерное распределение инвазированных особей *M. edulis* и *Littorina* по литорали. Это в свою очередь повышает вероятность заражения окончательных хозяев (морские птицы).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 01-04-49646) и INTAS (проект № 01-210).

Список литературы

- Галактионов К. В. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphallidae). Апатиты: Изд-во. КНЦ РАН, 1993. 191 с.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука, 1998. 404 с.
- Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. 410 с.
- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. Жизненный цикл трематод как система адаптаций // Свободноживущие и паразитические беспозвоночные (морфология, биология, эволюция). Л. (Тр. БНИИ ЛГУ, 1983. № 34. С. 112—157).
- 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. Биология церкарий литоральных трематод Баренцева и Белого морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: СПбГУ, 1995. 23 с.
- Прокофьев В. В. Реакции на свет церкарий морской литоральной трематоды *Renicola thaidus* (Trematoda; Renicolidae) // Паразитология. 2001а. Т. 35, вып. 5. С. 429—435.
- Прокофьев В. В. Влияние температуры и солености воды на продолжительность жизни церкарий морских литоральных трематод *Podocotyle atomon* (Opencolidae) и *Renicola thaidus* (Renicolidae) // Паразитология. 2001б. Т. 35, вып. 1. С. 69—76.
- Семенов О. Ю. Вертикальное распределение мирацидиев *Philophthalmus rhionica* (Trematoda, Philophthalmidae) в толще воды // Паразитология. 1980. Т. 14, вып. 1. С. 61—65.
- Семенов О. Ю. Мирацидии: Строение, биология и взаимоотношения с моллюсками // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. 1991. Т. 83, № 4. С. 1—204.
- Чубрик Г. К. Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей // Тр. ММБИ. 1966. Т. 10, вып. 14. С. 78—158.
- Haas W., Granser M., Brockelman C. N. Finding and recognition of the bovine host by the cercariae of *Schistosoma spindale* // Parasitol. Res. 1990. Vol. 76, N 4. P. 343—350.
- Mattes O. Wirtsfindung, Invasionsvorgang und Wirtsspezifität beim *Fasciola-Miracidium* // Z. Parasitenk. 1949. Bd 14. S. 320—363.
- Styczynska-Jurewicz E. On the Geotaxis, Invasivity and Span of Life of *Opisthophthalma ranae* Duj. Cercariae // Bull. L'Acad. Pol. Sci. 1961. Vol. 9, N 1. P. 31—37.
- Takahashi T., Mori K., Shigeta Y. Phototactic, thermotactic and geotactic responses of miracidia of *Schistosoma japonicum* // Jap. J. Parasitol. 1961. Vol. 10, N 6. P. 686—691.
- Theron A., Combes C. Analyse génétique du rythme d'émergence des cercaries de *Schistosoma mansoni* par croisement de souches à pics d'émission précoces ou tardifs // C. R. Acad. Sci. 1983. Ser. 3. T. 297, N 12. P. 751—754.
- Yasuraoaka K. Ecology of the miracidium. I. On the perpendicular distribution and rheotaxis of the miracidium of *Fasciola hepatica* in water // Jap. J. Med. Sci. Biol. 1953. Vol. 6. P. 1—10.

ПГПИ им. С. М. Кирова, Псков, 180760

Поступила 29.01.2002

VERTICAL MIGRATION OF CERCARIAE OF THE LITTORAL TREMATODE
RENICOLA THAIDUS (TREMATODA: RENICOLIDAE) IN THE WATER LAYER

V. V. Prokofiev

Key words: Trematoda, *Renicola thaidus*, cercaria, vertical migration.

SUMMARY

Vertical dispersion of the cercariae *Renicola thaidus* in the water layer was examined in experiments. Dispersion of larvae of 1 and 6 hours old were investigated in different conditions of illumination. It was found out that in the first hour of life the larvae both in light and dark conditions display a negative geotaxis. 6 hours later, the reaction alternates. Both in light and dark condition, the larvae show a positive geotaxis. This changes of vertical dispersion is the result of inversion of the reaction onto the gravitation, that depends on biology of cercariae examined.
