

УДК 576.895

**СВЕТ ИЛИ ТЕМПЕРАТУРА?  
ЧТО И КАК РЕГУЛИРУЕТ ЭМИССИЮ ЦЕРКАРИЙ ТРЕМАТОД  
ИЗ МОЛЛЮСКОВ-ХОЗЯЕВ**

© 2020 г. В. В. Прокофьев<sup>а,\*</sup>, К. В. Галактионов<sup>б,\*\*</sup>,  
И. А. Левакин<sup>б,\*\*\*</sup>, К. Е. Николаев<sup>б,\*\*\*\*</sup>

<sup>а</sup> Псковский государственный университет,

пл. Ленина, 2, Псков, 180000 Россия

<sup>б</sup> Зоологический институт РАН,

Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

\*e-mail: prok58@mail.ru

\*\*e-mail: kirill.galaktionov@zin.ru; kirill.galaktionov@gmail.com

\*\*\*e-mail: ivan.levakin@zin.ru

\*\*\*\*e-mail: kirill.nikolaev@zin.ru

Поступила в редакцию 03.04.2020 г.

После доработки 12.05.2020 г.

Принята к публикации 12.05.2020 г.

Экспериментально исследовано дифференциальное влияние света и температуры на регуляцию суточной эмиссии церкарий десяти видов литоральных трематод Белого моря (*Cryptocotyle lingua*, *C. concava*, *Himasthla elongata*, *H. continua*, *Cercaria parvicaudata*, *Levinseniella brachysoma*, *Maritrema subdolum*, *Microphallus claviformis*, *M. similis* и *Paramonostomum alveatum*) и двух пресноводных видов из Чудского озера (*Diplostomum pseudospathaceum* и *Moliniella anceps*). В экспериментах тестировали кратковременное (2 ч) воздействие освещенности (темнота и свет 800 лк) и температуры (10, 20, 25 °С) на интенсивность эмиссии церкарий из зараженных моллюсков-хозяев. Экспериментальная установка и схема экспериментов позволяли разделить воздействие исследуемых факторов всех градаций. Выяснено, что свет играет значимую роль в стимуляции эмиссии церкарий с пигментными глазками и личинок эхиностоматоидей *Moliniella anceps* и *Himasthla* spp., для которых предполагается наличие непигментированных фоторецепторов. Однако и у этих личинок в темноте эмиссия контролировалась температурой. Практически для всех исследованных видов выявлена высокая значимость взаимодействия факторов температуры и освещенности в регуляции эмиссии церкарий. При одних значениях температуры освещенность может выступать как триггер эмиссии, а при других – как ингибитор. Высказано предположение, что температурная зависимость ритмики и интенсивности суточной эмиссии церкарий особо благоприятна в полярных широтах, где большая часть сезонного окна трансмиссии трематод приходится на период полярного дня с незначительными изменениями освещенности в течение суток.

**Ключевые слова:** трематоды, церкарии, эмиссия, освещенность, температура, Белое море, Чудское озеро

**DOI:** 10.31857/S1234567806030013

Фаза церкарии играет исключительно важную роль в трансмиссии трематод, поскольку благодаря активности этой личинки происходит дисперсия инвазионного начала в пространстве (Гинецинская, 1968; Галактионов, Добровольский, 1998). Еще более масштабную, как правило, дисперсию осуществляют вторые промежуточные хозяева (преимущественно беспозвоночные и рыбы), в которые церкарии внедряются и в которых, пройдя той или иной сложности морфогенез, превращаются в покоящуюся стадию – метацеркарию, инвазионную для дефинитивного хозяина. О высокой значимости церкарии в жизненном цикле дигеней говорит тот факт, что, несмотря на удивительное многообразие модификаций, присущих их жизненным циклам, подавляющее большинство видов этого таксона сохраняет фазу свободной во внешней среде церкарии (Cribb et al., 2003; Galaktionov, Dobrovolskij, 2003; Галактионов, 2016). Заражение хозяев этой личинкой обеспечивается целым набором адаптаций. Прежде всего, это адаптации, которые способствуют попаданию церкарий в «пространство хозяина» и во «время хозяина», т. е. в ту часть биотопа, где может присутствовать хозяин и в то время, когда его пребывание в этом биотопе наиболее вероятно (Combes, 2001). И если первое определяется поведенческими реакциями церкарий, то второе – в основном приуроченностью массового выхода личинок к тому времени суток, когда вероятность встречи с хозяином наиболее велика (см. обзоры: Галактионов, Добровольский, 1998; Théron, 2015; Prokofiev et al., 2016). Ритм эмиссии церкарий большинства видов циркадный (один пик в течение суток), значительно реже встречаются ультрарадианный (два и более пика в течение суток) и инфрарадианный (отсутствие периодичности эмиссии на протяжении суток) ритмы (Combes, Théron, 1977).

Регулируется суточный ритм эмиссии церкарий, главным образом, двумя абиотическими факторами – освещенностью и температурой (см. обзоры: Hawking, 1975; Pearson, 1972; Smyth, Halton, 1983; Combes et al., 1994; Théron, 2015). Разграничить влияние этих факторов при натуральных наблюдениях сложно, поскольку в естественной обстановке между ними, как правило, имеет место положительная корреляция (Prokofiev et al., 2016). В лабораторных экспериментах по изучению ритмики эмиссии церкарий либо задают свето-температурный режим, отличный от естественного, либо варьируют одним из факторов (температурой или освещенностью) при константном значении другого (например, Asch, 1972; Craig, 1975; Théron, 1975; Lewis et al., 1989; Lo, Lee, 1996; Bell et al., 1999; Fried et al., 2002; Morley et al., 2010). По результатам проведенных экспериментов сложилось мнение, что основная роль в регуляции ритма суточной эмиссии церкарий принадлежит свету, а температура имеет существенно меньшее значение (см. обзор: Théron, 2015). Заметим, что исследования подобной направленности выполнены в основном на трематодах, циркулирующих в пресноводных экосистемах умеренных и тропических широт (см. обзор: Théron, 2015). При этом основное внимание уделялось значимым в медицинском отношении видам *Schistosoma*, жизненные циклы которых связаны с экосистемами тропиков.

Работы, посвященные регуляции эмиссии церкарий морских трематод, не столь многочисленны (например, Rees, 1948; Craig, 1975; Fingerut et al., 2003a; Mouritsen, 2002a,b; Thieltges, Rick, 2006; Koprivnikar, Poulin, 2009; Prinz et al., 2011; Born-Torrijos et al., 2014; de Montaudouin et al., 2016), и среди них до недавнего времени не было

исследований на видах, циркулирующих в прибрежье морей полярных широт. Дисперсия церкарий этих видов происходит в короткий сезон полярного дня, когда перепады освещенности в течение суток несравнимо меньше, чем в умеренных широтах. Каковой оказывается в этих условиях роль света и температуры в регуляции суточного ритма эмиссии церкарий, мы пытались выяснить в экспериментах, поставленных как в естественной обстановке, так и в лаборатории.

Ранее в серии натуральных экспериментов мы исследовали суточный ритм эмиссии церкарий 12 видов трематод из литоральных моллюсков Белого и Баренцева морей (Prokofiev et al., 2016). Результаты экспериментов анализировали методом мультисканального сингулярного спектрального анализа (подробнее о методе см. Левакин и др., 2013), с помощью которого удалось оценить относительный вклад освещенности и температуры в регуляцию выхода исследованных церкарий из моллюсков-хозяев. Оказалось, что и в условиях полярного дня свет играет определяющую роль в регуляции суточной ритмики эмиссии церкарий, но только тех, которые обладают пигментными глазками (*Cryptocotyle* spp., *Paramonostomum alveatum* (Mehlis in Creplin, 1846) Lühe, 1909). Для остальных исследованных видов, включая баренцевоморских *Podocotyle atomon* (Rudolphi, 1802) Odhner, 1905 и *Renicola thaidus* Stunkard, 1964, ведущим фактором в определении ритма выхода церкарий из моллюсков-хозяев была температура (Прокофьев 1996; Prokofiev et al., 2016).

Для беломорских видов трематод небольшой интервал между дневными максимумами освещенности и температуры воды не позволяет исключить совместного воздействия этих факторов на эмиссию церкарий. Для более четкого анализа дифференциального вклада света и температуры в регуляцию эмиссии церкарий этих трематод были поставлены лабораторные эксперименты, результаты которых приводятся в настоящей статье. Для сопоставления полученных данных по циркулирующим в полярных широтах трематодам с теми, чей жизненный цикл реализуется в условиях умеренного климата, нами дополнительно вовлечены в эксперименты два вида дигеней из Чудского озера.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

### Системы паразит–хозяин

Исследование выполнено на церкариях *Cryptocotyle lingua* (Creplin, 1825) Fiscoeder, 1903, *C. concava* (Creplin, 1825) Lühe, 1899 (Heterophyidae), *Himasthla elongata* (Mehlis, 1831) Dietz, 1909, *H. continua* Loos-Frank, 1967 (Himastlidae), *Moliniella anceps* (Molin, 1859) Hübner, 1939 (Echinostomatidae), *Cercaria parvicaudata* Stunkard & Shaw, 1931 (Renicolidae), *Levinseniella brachysoma* (Creplin, 1837) Stiles & Hassall, 1901, *Maritrema subdolum* Jägerskiöld, 1909, *Microphallus claviformis* (Brandes, 1888) Baer, 1944, *M. similis* (Jägerskiöld, 1900) Nichol, 1906 (Microphallidae), *Paramonostomum alveatum* (Notocotylidae) и *Diplostomum pseudospathaceum* Niewiadomska, 1984 (Diplostomidae), полученных из естественно зараженных морских и пресноводных моллюсков. Моллюски *Peringia ulvae* (syn. *Hydrobia ulvae*), зараженные видами *C. concava*, *H. continua*, *L. brachysoma*, *Ma. subdolum* и *Mi. claviformis*, и *Ecrobia ventrosa* (syn. *Hydrobia ventrosa*), зараженные *P. alveatum*, собраны на илисто-песчаной, а *Littorina saxatilis*, зараженные *C. lingua*, *H. elongata*, *C. parvicaudata* и *Mi. similis*, и *L. littorea*, зараженные теми же видами, что и *L. saxatilis*, за исключением *Mi. similis*, – на каменистой литорали губы Чупа

Кандалакшского залива Белого моря в районе Беломорской биологической станции Зоологического института РАН (ББС ЗИН РАН) (66°20' с.ш., 33°38' в.д.) в июле–августе 1990–2012 гг. Пресноводные пульмонаты *Lymnaea stagnalis*, зараженные партенитами *D. pseudospathaceum* и *M. anceps*, собраны на побережье Псковско-Чудского озера в районе дер. Пнево Гдовского района Псковской области (58°13' с.ш., 27°31' в.д.) в мае–октябре 2003–2004 гг.

Для выявления особей, зараженных партенитами трематод, моллюсков сразу после сбора рассаживали поодиночке в сосуды с морской (или пресной в случае пульмонат) водой, которые помещали под лампу накаливания при средней освещенности 20000–30000 lux или на открытой для солнца площадке. Через 0.5–1 ч чашки просматривали под стереомикроскопом и определяли видовую принадлежность личинок трематод, выделенных зараженными особями. При определении использовали описания личинок, приводимых в соответствующих сводках (James, 1968; Werding, 1969; Reimer, 1971; Подлипаев, 1979; Deblock, 1980; Галактионов, 1988; Galaktionov, Skirnisson, 2000).

Все вовлеченные в анализ церкарии принадлежат широко распространенным видам трематод, циркулирующим в прибрежье морей и пресноводных бассейнах Северной Европы. Отметим, что *Cercaria parvicaudata*, по-видимому, является младшим синонимом *Renicola roscovita* (Stunkard, 1932) (см. Galaktionov, Skirnisson, 2000). Принадлежность нотокотилидных церкарий *Cercaria Notocotylidae* sp. No 11 Deblock, 1980 к виду *Paramonostomum alveatum* определена в серии экспериментальных заражений (Skirnisson, Galaktionov, 2014; Gonchar, Galaktionov, 2016). Экземпляры моллюсков, инвазированные одним и тем же видом трематод, отсаживали в сосуд с морской или пресной водой и использовали в дальнейшей работе. Для каждого нового эксперимента проводили отдельный сбор моллюсков.

### Схема экспериментов

Эксперименты с зараженными морскими моллюсками выполнены в лаборатории ББС ЗИН РАН, а с пресноводными – на полевом стационаре Псковского государственного университета (ПГУ) на Чудском озере (дер. Пнево). Для нивелирования циркадного ритма эмиссии перед проведением эксперимента моллюсков содержали в аэрируемых прозрачных контейнерах емкостью 1–3 л (в зависимости от размера моллюсков), помещенных в термостат при стабильных условиях температуры (15 °С) и освещенности (4000 лк). При отсутствии термо- и фотопериода эмиссия церкарий из зараженных моллюсков не прекращается, но через некоторое время исчезает ее циркадный ритм (Williams et al., 1984). Выбор температуры определялся тем, что она приблизительно соответствовала средней летней температуре воды на побережье Белого моря и обычна в Чудском озере в июне–начале июля, когда проводился сбор моллюсков. Уровень освещенности примерно соответствовал естественной в пасмурный день в умеренных широтах.

Время содержания моллюсков в стабильных условиях определяли как время исчезновения достоверных различий между числом церкарий, выделявшихся за два следующих подряд полусуточных периода. Эти периоды подбирались таким образом, что в один из них входило время максимальной суточной эмиссии церкарий, а во второй – минимальной. После каждого полусуточного выдерживания моллюсков в стабильных условиях воду из контейнеров сливали в другие емкости, а сосуды с моллюсками вновь заполняли водой. В емкостях со слитой водой подсчитывали число выделившихся церкарий. Предварительно в эти сосуды добавляли 5 % спиртовой раствор йода (до приобретения водой светлого желтоватого оттенка). При этом личинки обездвиживались, окрашивались в коричневый цвет и оседали на дно. Это значительно облегчало их подсчет, который проводили под стереомикроскопом путем последовательного удаления церкарий капиллярной пипеткой.

Свежие порции воды отбирали из естественной среды обитания экспериментальных животных: из Чудского озера в районе полевого стационара ПГУ для содержания *Lymnaea stagnalis* и из Белого моря в районе ББС ЗИН РАН для морских моллюсков. Соленость воды в Белом море в период исследований составляла 25–27 ppt. В качестве корма для *P. ulvae* и *E. ventrosa* использовали высушенные и измельченные в ступке талломы морских зеленых водорослей *Cladophora* sp. и *Entheromorpha* sp.; для *Littorina* spp. – фрагменты талломов бурой водоросли *Saccharina latissima*, а для *L. stagnalis* – побеги *Elodea canadensis*.

В эксперименты вовлекали моллюсков, демонстрирующих равномерную суточную эмиссию. Используемые в экспериментах значения температуры (10, 20, 25 °C) входят в диапазон значений, обычных в летний период для прибрежных вод Белого моря и Псковско-Чудского озера. Освещенность 8000 лк примерно соответствует таковой в тени в солнечный день в умеренных широтах (Schlyter, 2006). Схема экспериментов приведена в табл. 1. Моллюсков, зараженных одним видом трематод, разделяли на 6 групп (I–VI) по 6 особей. Каждую группу содержали в течение суток в отдельном аэрируемом контейнере при освещенности 4000 лк и наличии корма. Две группы (I и II) содержали при температуре 10 °C, две группы (III и IV) – при температуре 20 °C и две группы (V и VI) – при температуре 25 °C. Затем моллюсков помещали индивидуально в емкости со свежей водой (пресной или морской в зависимости от вида моллюска) с температурой, соответствующей температуре содержания моллюсков. Объем емкостей соответствовал размеру моллюска: 10 мл для *P. ulvae* и *E. ventrosa*, 25 мл для *L. saxatilis* и 300 мл для *L. littorea* и *L. stagnalis*. Емкости с моллюсками групп I, III и V экспонировали 2 ч при высокой освещенности (8000 лк), а емкости с моллюсками групп II, IV и VI такое же время содержали в темноте (0 лк). Затем моллюсков переносили в новые емкости со свежей водой и следующие 2 ч содержали в альтернативных условиях освещенности: нечетные группы (I, III и V) при 0 лк, а четные группы (II, IV и VI) при 8000 лк. Температуру содержания моллюсков при всех этих манипуляциях не меняли: 10 °C для групп I и II, 20 °C для групп III и IV и 25 °C для групп V и VI (табл. 1). Через 2 ч моллюсков возвращали в аэрируемые контейнеры и содержали в течение 3 сут при температуре 15 °C и освещенности 4000 лк при наличии корма.

По окончании этого срока температурные условия проведения эксперимента изменяли, циклически “смещая” температуры для групп моллюсков: группы I и II помещали в температуру 20 °C, группы III и IV в 25 °C, а группы V и VI в 10 °C (табл. 1). После суточного содержания моллюсков при этих температурах и освещенности 4000 лк эмиссию церкарий оценивали в течение двух двухчасовых интервалов в альтернативных условиях освещенности (0 и 8000 лк – см. табл. 1). Затем моллюсков опять выдерживали в течение 3 сут при температуре 15 °C и освещенности 4000 лк. Вслед за этим температурные условия содержания групп моллюсков меняли еще раз, помещая группы I и II в 25 °C, группы III и IV в 10 °C, а группы V и IV в 20 °C. При этих температурах и освещенности 4000 лк моллюсков, как и в предыдущем эксперименте, выдерживали одни сутки. Затем, не меняя температуры содержания, их попеременно помещали на 2 ч в темноту (0 лк) и в условия освещенности 8000 лк (см. табл. 1). В каждом случае регистрировали число эмитированных церкарий.

Таким образом, эмиссию церкарий из каждого вовлеченного в эксперименты моллюска оценивали для всех возможных комбинаций трех значений температуры (10 °C, 20 °C и 25 °C) и двух значений освещенностей (0 лк и 8000 лк). Подсчет церкарий в емкостях, в каждой из которых находилась одна особь моллюска в течение каждого из экспериментов, проводили по той же методике, что и в ходе предварительной акклимации моллюсков перед началом экспериментов.

**Таблица 1.** Схема проведения экспериментов по определению влияния температуры и освещенности воды на эмиссию церкарий

**Table 1.** Scheme of experiments determining the effect of water temperature and illumination on cercarial emergency, Roman numerals indicate groups of molluscs (see text for explanations)

Освещенность, лк	Температура, °C									
	15	10				20			25	
	Время содержания, ч									
	72	24	2	2	24	2	2	24	2	2
4000		I, II			III, IV			V, VI		
8000			I	II		III	IV		V	VI
0			II	I		IV	III		VI	V
4000	I-VI									
4000		V, VI			I, II			III, IV		
8000			V	VI		I	II		III	IV
0			VI	V		II	I		IV	III
4000	I-VI									
4000		III, IV			V, VI			I, II		
8000			III	IV		V	VI		I	II
0			IV	III		VI	V		II	I

Примечание. Римскими цифрами обозначены группы моллюсков (пояснения в тексте).

#### Анализ данных

Статистическую обработку данных проводили в соответствии со стандартными рекомендациями (Sokal, Rolf, 1995). Для оценки достоверности различий в количестве церкарий, эмитированных из зараженных моллюсков в стабильных условиях в течение двух полусуточных интервалов, использовали парный t-критерий Стьюдента. Для оценки достоверности влияния температуры, освещенности и взаимодействия этих факторов на эмиссию церкарий каждого вида трематод использовали двухфакторный дисперсионный анализ для Бокс-Кокс преобразованных данных ( $x_i^* = (x_i^1 - 1)/\lambda$ ). Полученные средние и границы их доверительных интервалов подвергали обратному преобразованию. Силу влияния факторов оценивали по методу Плехинского (Лякин, 1990). Достоверность групповых отличий оценивали по Тюки (Tukey's HSD-test).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

При содержании в стабильных условиях (температура 15 °C и освещенность 4000 лк) выделение церкарий из морских литоральных моллюсков становилось практически равномерным через 3–6 суток. У церкарий же *D. pseudospathaceum* и *M. anceps*, выделяемых из озерных моллюсков, это происходило только на 52–60-е сутки.

Анализ результатов лабораторных экспериментов показал, что температура воды всегда значимо влияла на интенсивность эмиссии церкарий из моллюсков-хозяев – более высокая температура сильнее стимулировала их выход (табл. 2). Влияние освещенности было значимо только у некоторых из исследованных нами видов (табл. 2). По степени воздействия температуры и освещенности на эмиссию церкарий из моллюска-хозяина виды трематод, вовлеченные в эксперименты, можно разделить на две группы. В первую группу вошли церкарии *Himasthla* spp., *M. anceps*, *Cryptocotyle* spp. и *P. alveatum*: влияние света на эмиссию личинок было высоко достоверным (табл. 2). Высокая освещенность значимо стимулировала эмиссию церкарий этих трематод при 10 °С (post-hoc Tukey’s HSD-test:  $P \ll 0.01$ ) и 20 °С (post-hoc Tukey’s HSD-test:  $P < 0.01$ ). Исключение составил вид *C. concava*, число личинок которого, выделенных из моллюска-хозяина при 20 °С на свету и в темноте, значимо не различалось (post-hoc Tukey’s HSD-test:  $P > 0.05$ ). Доля дисперсии, объясненной влиянием света и температуры, у *Cryptocotyle* spp. и *M. anceps* были сходными, тогда как у *H. elongata* и в меньшей степени у *H. continua* значение этого показателя для температуры было существенно выше. При этом у *Himasthla* spp. высокой была и доля дисперсии, объясненная взаимодействием обоих тестируемых факторов (табл. 2).

**Таблица 2.** Влияние света и температуры на интенсивность выхода церкарий из моллюска-хозяина по материалам проведенных экспериментов

**Table 2.** Influence of light and temperature on the intensity of cercarial emergency from the molluscan host according to provided experiments

Вид трематод (вид моллюска-хозяина)	Фактор	$P(F)$	$\eta^2, \%$	$P(\eta^2)$
<i>Himasthla elongata</i> ( <i>Littorina littorea</i> )	Т	$\ll 0.01$	22.1	$\ll 0.01$
	Свет	$< 0.01$	4.9	$< 0.05$
	Взаимодействие факторов	$\ll 0.01$	23.7	$< 0.01$
<i>H. elongata</i> ( <i>L. saxatilis</i> )	Т	$\ll 0.01$	24.8	$\ll 0.01$
	Свет	$< 0.01$	3.4	$> 0.05$
	Взаимодействие факторов	$\ll 0.01$	26.6	$< 0.01$
<i>H. continua</i> ( <i>Peringia ulvae</i> )	Т	$\ll 0.01$	17.8	$\ll 0.01$
	Свет	$\ll 0.01$	10.1	$< 0.01$
	Взаимодействие факторов	$\ll 0.01$	23.2	$< 0.01$
<i>Cercaria parvicaudata</i> ( <i>L. littorea</i> )	Т	$\ll 0.01$	28.1	$\ll 0.01$
	Свет	$> 0.05$	1.4	$> 0.05$
	Взаимодействие факторов	$< 0.05$	5.2	$> 0.05$
<i>C. parvicaudata</i> ( <i>L. saxatilis</i> )	Т	$\ll 0.01$	29.5	$\ll 0.01$
	Свет	$< 0.05$	2.7	$> 0.05$
	Взаимодействие факторов	$> 0.05$	2.4	$> 0.05$



Таблица 1. Продолжение

Table 1. Continuation

Вид трематод (вид моллюска-хозяина)	Фактор	$P(F)$	$\eta^2, \%$	$P(\eta^2)$
<i>Cryptocotyle lingua</i> ( <i>L. littorea</i> )	Т	<0.01	7.9	<0.05
	Свет	<0.01	9.6	<0.01
	Взаимодействие факторов	<<0.01	15.6	<0.01
<i>C. lingua</i> ( <i>L. saxatilis</i> )	Т	<0.01	6.6	<0.05
	Свет	<0.01	10.6	<0.01
	Взаимодействие факторов	<<0.01	14.7	<0.05
<i>C. concava</i> ( <i>P. ulvae</i> )	Т	<0.05	5.0	>0.05
	Свет	<0.01	6.1	<0.01
	Взаимодействие факторов	<0.01	13.9	<0.05
<i>Microphallus similis</i> ( <i>L. saxatilis</i> )	Т	<<0.01	24.8	<<0.01
	Свет	>0.05	2.8	>0.05
	Взаимодействие факторов	>0.05	3.1	>0.05
<i>M. claviformis</i> ( <i>P. ulvae</i> )	Т	<<0.01	23.7	<<0.01
	Свет	>0.05	0.0	>0.05
	Взаимодействие факторов	<0.05	6.5	>0.05
<i>Maritrema subdolum</i> ( <i>P. ulvae</i> )	Т	<<0.01	21.3	<<0.01
	Свет	>0.05	0.6	>0.05
	Взаимодействие факторов	>0.05	3.7	>0.05
<i>Levinseniella brachysoma</i> ( <i>P. ulvae</i> )	Т	<0.01	14.7	<0.01
	Свет	>0.05	0.5	>0.05
	Взаимодействие факторов	>0.05	0.2	>0.05
<i>Paramonostomum alveatum</i> ( <i>Ecrobia ventrosa</i> )	Т	<0.01	11.8	<0.01
	Свет	<<0.01	12.0	<0.01
	Взаимодействие факторов	<<0.01	13.7	<0.05
<i>Moliniella anceps</i> ( <i>Lymnaea stagnalis</i> )	Т	<<0.01	19.4	<<0.01
	Свет	<<0.01	14.6	<<0.01
	Взаимодействие факторов	<<0.01	24.2	<0.01
<i>Diplostomum pseudospathaceum</i> ( <i>L. stagnalis</i> )	Т	<<0.01	42.2	<<0.01
	Свет	>0.05	1.9	>0.05
	Взаимодействие факторов	<0.01	5.1	>0.05



При 25 °С на свету число выделенных личинок *Himasthla* spp. было несколько меньше, чем в темноте (post-hoc Tukey's HSD-test:  $P < 0.05$ ). У всех представителей первой группы число личинок, выделенных на свету при разной температуре, достоверно не различалось (post-hoc Tukey's HSD-test:  $P > 0.05$ ). В то же время в темноте повышение температуры оказывало значимое (post-hoc Tukey's HSD-test:  $P < 0.05$ ) положительное воздействие на эмиссию церкарий.

Вторую группу составили церкарии *C. parvicaudata*, *D. pseudospathaceum*, *L. brachysoma*, *Ma. subdolum*, *Mi. claviformis* и *Mi. similis*. На их эмиссию из моллюсков-хозяев освещенность не оказывала заметного влияния – вклад этого фактора объяснял менее 3 % дисперсии и был в большинстве случаев (за исключением *C. parvicaudata* из *L. saxatilis* и *Mi. similis*) недостоверен (табл. 2). В то же время увеличение температуры приводило и к увеличению числа выделенных из моллюсков личинок. При этом число эмитированных на свету и в темноте церкарий при одной и той же температуре значимо не различалось (post-hoc Tukey's HSD-test:  $P > 0.05$ ). Исключение составили *C. parvicaudata* из *L. littorea* и *D. pseudospathaceum*, у которых при 25 °С число выделенных на свету личинок было значимо меньше, чем в темноте (post-hoc Tukey's HSD-test:  $P < 0.05$ ). При этом число выделенных из *L. littorea* на свету церкарий *C. parvicaudata* значимо не различалось на всем диапазоне тестируемых в эксперименте температур.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты выполненных нами экспериментов подтверждают сформированные ранее представления (см. Введение) о том, что как свет, так и температура могут служить регуляторами эмиссии церкарий. Однако степень влияния этих факторов различна у личинок разных видов.

#### Влияние света на эмиссию церкарий

Свет играл значимую роль только в стимуляции выхода из зараженных моллюсков церкарий первой группы. Таким образом были подтверждены результаты, полученные ранее в ходе натуральных экспериментов (Prokofiev et al., 2016). В первую группу вошли личинки, имеющие пигментированные фоторецепторы (глазки) (*Cryptocotyle* spp. и *P. alveatum*), а также церкарии *M. anceps* и *Himasthla* spp., таковыми не обладающие. Ведущая роль света в регуляции эмиссии описана и для других имеющих глазки церкарий, например для шистосом (*Schistosoma* spp.) (см. обзоры: Combes et al., 1994; Théron, 2015). Однако и у них, как и у церкарий рассматриваемых нами видов, температура также играет определенную роль в регуляции этого процесса. Так, при содержании зараженных шистосомами моллюсков в условиях отсутствия выраженного фотопериода, эмиссия церкарий регулировалась температурой (Valle et al., 1973; Nojima et al., 1981).

У личинок, не обладающих глазками, но у которых в регуляции эмиссии роль изменений освещенности значима, по-видимому, имеются непигментированные фоторецепторы. Такие фоторецепторы, наряду с пигментированными, описаны у церка-

рий *Cryptocotyle lingua* (Rees, 1975) и некоторых шистосом птиц и млекопитающих (Sopott-Ehlers et al., 2003). Ресничные не пигментированные фоторецепторы выявлены у мирацидиев эхиностом *Echinostoma* spp. (Fournie, 1984). Для церкарий эхиностоматид (*Echinostomatidae sensu lato* – см. Tkach et al., 2016), включая *M. anceps*, и для химастилид (*Himasthliidae*) *Himasthla* spp. показан отчетливо выраженный фототаксис (Haas et al., 2008; Прокофьев, 2013), что также указывает на наличие у этих личинок фоторецепторов. Поскольку свет определен как основной регулятор эмиссии и для других лишенных глазков церкарий, например для эхиностоматид *Euparyphium albuferensis* и *E. recurvatum* (Toledo et al., 1999; Morley et al., 2010) и филофтальмид *Philophthalmus rhionica* (Атаев, 1991), то можно предположить, что не пигментированные фоторецепторы достаточно широко распространены среди личинок трематод. Кроме того, нельзя исключить и существование светочувствительных тегументальных рецепторов, что предполагается для церкарий ряда трематод (Platt et al., 2016).

Однако само по себе наличие у церкарий фоторецепторов (по крайней мере, не пигментированных) не служит еще указанием на то, что регуляция их эмиссии осуществляется именно светом. При электронно-микроскопическом исследовании церкарий *D. pseudospathaceum* у них обнаружены не пигментированные фоторецепторы (И.М. Подвязная, персональное сообщение). Личинки этого вида обладают положительной фотореакцией (Прокофьев, 2013), но значимого влияния на эмиссию церкарий освещенность не оказывает. Судя по результатам наших экспериментов, этот процесс у церкарий *D. pseudospathaceum* контролируется практически исключительно температурой (табл. 2). Эмиссия церкарий близкородственного вида *Diplostomum spathaceum* из пульмонат *Lymnaea stagnalis* также не зависит от изменения освещенности (Lyholt, Buchmann, 1996), хотя эти личинки демонстрируют положительную фотореакцию (Haas et al., 2008). Ориентация на свет помогает церкариям *Diplostomum* выходить в верхние слои воды, где сосредотачивается молодь рыб (вторые промежуточные хозяева), и избегать попадания в затененные участки водоема (например, под листья), где вероятность встречи с хозяином ниже (Прокофьев, 2006; Haas et al., 2008). Однако для церкарий *Diplostomum* освещенность не играет роль триггера эмиссии.

Проведенные на Белом море наблюдения *in situ* за суточной ритмикой выделения церкарий из зараженных литоральных моллюсков продемонстрировали, что максимумы эмиссии церкарий совпадают с максимальной за день освещенностью только у имеющих глазки личинок *C. lingua*, *C. concava* и *P. alveatum* (Prokofiev et al., 2016). В то же время пики выделения церкарий *H. elongata* и *H. continua* наблюдались в период максимального за день прогрева воды (Prokofiev et al., 2016). Это также свидетельствует в пользу того, что регуляция эмиссии церкарий химастилид определяется, вероятно, температурой.

Видимо, у *Himasthla* spp. и свет, и температура играют роль в регуляции эмиссии церкарий, на что указывает высокая доля дисперсии, объясненная взаимодействием этих факторов (табл. 2). Свет служит триггером плавательной активности (Fingerhut

et al., 2003a). Присущий церкариям химастилид отрицательный фототаксис способствует их активному уходу из освещенной зоны и удержанию в затененных придонных слоях воды, где они затягиваются токами воды во вводные сифоны своих вторых промежуточных хозяев – бивальвий (Fingerut et al., 2003a; Zimmer et al., 2009; Nikolaev et al., 2017).

Возникает закономерный вопрос, а как же улавливают свет личинки, находящиеся в закрытых раковиной частях тела моллюсков-хозяев? Тонкие раковины моллюсков, что характерно для многих пульмонат, даже темные, проницаемы для световых лучей (см. обзор: Théron, 2015). Другое дело моллюски с непрозрачной или малопрозрачной раковиной, каковой обладают и вовлеченные в наши эксперименты морские гастроподы. Как правило, церкарии, по выходу из партенит, мигрируют по лакунам гемоцеля моллюсков и скапливаются преимущественно в синусах мантии (см. обзор: Гинецинская, 1968). По-видимому, для стимуляции выделения церкарий из моллюсков с непрозрачной раковиной достаточен свет, проникающий под раковину при вытягивании головы и ноги во время ползания моллюсков. Еще одна возможность – это влияние освещенности на физиологическую активность моллюсков-хозяев, изменения которой могут улавливать церкарии и/или производящие их партениты (Anderson et al., 1976). Предположение это дискуссионное, поскольку в серии специальных экспериментов на ряде видов трематод подобной связи выявлено не было (Théron, 1975, 1980, 1989; Mouahid, Théron, 1986; Williams, Gilbertson, 1983; Williams et al., 1984) (однако см. ниже).

#### **Влияние температуры на эмиссию церкарий**

В отличие от света, температура регулировала интенсивность эмиссии церкарий всех вовлеченных в эксперименты видов во всех исследованных сочетаниях моллюск-хозяин–вид трематод. Кратковременность экспозиции при экспериментальной температуре позволяет не принимать в расчет ее влияние на скорость развития церкарий в партенитах. В то же время температура значимо влияет на этот процесс (Гинецинская, 1968; Erasmus, 1972; Атаев, 1991; Morley, Lewis, 2013), но для адаптации партенит и эмбрионов церкарий к новым температурным условиям и, соответственно, для уменьшения или увеличения скорости репродукции и/или развития эмбрионов церкарий требуется достаточно длительное время. В тех немногих экспериментах, в которых анализировалось воздействие температуры на развитие партенит и церкарий трематод, эффект наблюдался только при содержании зараженных моллюсков при определенной температуре в течение срока от нескольких недель до нескольких месяцев (Stierwalt, 1954; Dinnik, Dinnik, 1964; Катков, 1980; Атаев, 1991).

По-видимому, увеличение интенсивности эмиссии церкарий с ростом температуры определяется более интенсивным выделением накапливающегося в партенитах и/или в гемоцеле моллюска запаса вполне сформированных и готовых к выходу личинок. Этому способствует увеличение двигательной активности личинок при росте температуры (Fingerut et al., 2003b; Koprivnikar et al., 2010), что и акселерирует процесс их выделения из моллюска-хозяина. В пользу такой трактовки эффекта температуры

свидетельствует отсутствие значимых различий между числом выделенных на свету церкарий первой группы на всем диапазоне тестируемых в экспериментах температур. Высокая освещенность провоцировала быстрое выделение всего накопленного в моллюсках-хозяевах запаса сформированных церкарий, что нивелировало эффект повышения температуры, отчетливо выраженный в темноте. Если бы содержание моллюсков при более высокой температуре (20 °C и 25 °C) в предшествующие эксперименту сутки привело к значимому увеличению интенсивности развития церкарий в парте- нитах, то следовало бы ожидать и увеличения числа выделенных на свету церкарий.

У личинок второй группы интенсивность эмиссии полностью контролировалась температурой при минимальном вкладе в регуляцию этого процесса освещенности (табл. 2). Даже у представителей первой группы в темноте эмиссия церкарий находилась под контролем температуры. Температура, судя по доле объясненной этим фактором дисперсии (табл. 2), служит и более значимым, чем свет, фактором, контролирующим выделение церкарий исследованных видов *Himasthla* spp. Это подтверждают и уже отмечавшиеся выше результаты исследования ритмики эмиссии церкарий этих видов на Белом море, в ходе которых выявлено совпадение суточного пика эмиссии церкарий с суточным максимумом температуры воды, но отставание на 2 ч от максимума освещенности (Prokofiev et al., 2016). Видимо, у *Himasthla* spp. и свет и температура играют роль в регуляции эмиссии церкарий, на что указывает высокая доля дисперсии, объясненной взаимодействием этих факторов (табл. 2). О высокой значимости температуры в регуляции эмиссии церкарий говорит и тот факт, что в отсутствие фотопериода заданный в эксперименте термопериод регулирует ход этого процесса у личинок тех видов, триггером эмиссии у которых служит свет (Nojima et al., 1981; Nojima, Sato, 1982; Lewis et al., 1989).

#### **Взаимодействие температуры и освещенности в регуляции эмиссии церкарий**

У церкарий *Himasthla* spp. и некоторых видов, отнесенных нами ко второй группе, сочетание максимальной освещенности (8000 лк) с высокой температурой оказывало ингибирующее воздействие на процесс эмиссии. Температура 25 °C находится у верхней границы диапазона температурного оптимума для эмиссии церкарий, жизнедеятельность которых проходит в водоемах умеренных широт (Morley et al., 2010; Morley, Lewis, 2013). При более высокой температуре имеет место угнетение эмиссии. Видимо, в условиях близкой к супраоптимальной для эмиссии температуры воздействие еще одного фактора высокой интенсивности (освещенность) и послужило причиной угнетения эмиссии. Это подтверждают и результаты экспериментов по воздействию освещенности на эмиссию церкарий *Himasthla elongata* из беломорских моллюсков *Littorina littorea*, тестируемых при более детальном диапазоне температуры и освещенности, чем в описанных в настоящей статье опытах (Прокофьев и др., 2017). По результатам этих экспериментов после достижения оптимальной для эмиссии церкарий темпера-

туры (18–20 °C), при ее дальнейшем повышении интенсивность эмиссии снижалась, причем в большей степени это было выражено при высокой освещенности (2500 лк).

Освещенность может оказывать ингибирующее воздействие на эмиссию церкарий (Wagenbach, Alldredge, 1974; Craig, 1975; Théron, 1975; Lewis et al., 1989; McCarthy, 1999). Не исключено, что высокая интенсивность освещения может ингибировать активность церкарий некоторых трематод (Chapman, 1974; Rea, Irwin, 1992). Ингибирующим воздействием света, по-видимому, объясняется отсутствие значимых различий в выходе церкарий *C. parvicaudata* из *L. littorea* на свету в диапазоне температур 10–25 °C. Интенсивность выделения церкарий этого вида из *L. saxatilis* при 20 °C и 25 °C на свету также была ниже, чем в темноте, хотя значимость этих различий и не достигала 95% уровня. В естественных условиях максимум эмиссии церкарий *C. parvicaudata* из моллюсков *Littorina* spp. на Белом море наблюдался примерно через 4 ч после дневного максимума освещенности (Prokofiev et al., 2016), что также указывает на ингибирующее воздействие на этот процесс света высокой интенсивности.

Освещенность может оказывать и ингибирующее воздействие на эмиссию церкарий *M. similis* и *L. brachysoma*, пики выхода которых из моллюсков-хозяев приурочены к сумеречным часам (Prokofiev et al., 2016). По-видимому, церкарии обладают восприимчивостью к незначительным изменениям в уровне освещенности. Эту восприимчивость невозможно было выявить в настоящем исследовании с применением двух градаций освещенности – темноты и яркого света. В описываемых в настоящей статье экспериментах воздействие температуры (высоко значимое) и освещенности (не значимое) на эмиссию личинок *M. similis* и *L. brachysoma* не отличалось от такового для церкарий других микрофаллид – *M. claviformis* и *M. subdolum*. Заметим, что у личинок всех микрофаллид пигментированные фоторецепторы отсутствуют, а непигментированные не обнаружены. В то же время светочувствительные рецепторы, по крайней мере, у церкарий *M. similis*, *M. claviformis* и *M. subdolum* имеются, поскольку они проявляют слабо выраженную фотореакцию (Прокофьев, 1997, 2006). Возможно, эти личинки обладают так называемой "кожной светочувствительностью" ("dermal light sense"), наличие которой предполагается у церкарии микрофаллид (McCarthy et al., 2002; Smith, Cohen, 212). Видимо, под этим названием подразумеваются ассоциированные с тегументом светочувствительные сенсиллы.

Нельзя исключить и возможности влияния температуры и света на эмиссию церкарий опосредованно, через изменение под влиянием этих факторов физиологического состояния моллюска-хозяина. Моуритсен (Mouritsen, 2002b) продемонстрировал, что эмиссия церкарий *M. subdolum* из моллюсков *Peringia ulvae* в датской части Ваттового моря (Danish Wadden Sea, 54°56' с.ш., 8°39' в.д.) во многом контролируется активностью моллюсков. Поскольку активность *P. ulvae* возрастала на свету, то и интенсивность эмиссии церкарий *M. subdolum* также при этом увеличивалась. Наши эксперименты не выявили связи уровня освещенности и эмиссии церкарий *M. subdolum* из беломорских *P. ulvae*, но показали высокую значимость влияния на этот процесс температуры. Эмиссия личинок *M. subdolum*, так же как и *M. claviformis*, из *P. ulvae* на Белом море

фактически повторяет суточный ход температуры, а пик эмиссии наступает несколько позже дневного максимума освещенности (Prokofiev et al., 2016).

По-видимому, отмеченные различия в роли освещенности и температуры в регуляции эмиссии церкарий *M. subdolum* на Белом море и в Ваттовом море определяются локальными адаптациями трематод. На протяжении большей части теплого сезона (с июня по август), когда возможна трансмиссия трематод (окно трансмиссии), суточные изменения освещенности на Белом море (66° с.ш.) в условиях полярного дня не столь контрастны как в Ваттовом море (55° с.ш.). По-видимому, локальные различия в степени воздействия на эмиссию церкарий литоральных трематод абиотических факторов, регулирующих этот процесс, – явление не редкое. Недавно Копривникар и Пулин (Koprivnikar, Poulin, 2009) установили, что температура оказывает различное воздействие на эмиссию церкарий *Maritrema novaezealandensis* и *Acanthoparyphium* sp. в разных участках литорали вдоль побережья Новой Зеландии.

Помимо региональных (локальных) адаптаций, имеются и адаптации к биотопу, в котором протекает эмиссия церкарий. На это указывают результаты акклимации зараженных моллюсков перед постановкой лабораторных экспериментов. Для сглаживания ритма выхода церкарий из морских литоральных моллюсков потребовалось на порядок меньше времени, чем из озерных. По-видимому, высокая пластичность литоральных трематод связана с их циркуляцией в нестабильных условиях морской литорали, где имеет место контрастная смена факторов среды (прежде всего, температуры окружающей среды) на протяжении приливного цикла. Это согласуется с данными, в соответствии которым значимые температурные изменения не сказывается на физиологическом состоянии первых промежуточных хозяев трематод – литоральных моллюсков (Vladimirova, 2000). Условия в пресных водоемах более стабильны и предсказуемы. Возможно, поэтому генетическое определение ритмики эмиссии церкарий выявлено у шистосом, связанных своими жизненными циклами с пресноводными моллюсками (Théron, Combes, 1988; Pages, Théron, 1990; Lu et al., 2009; Théron, 2015).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что повышение температуры в пределах оптимального диапазона всегда приводит к интенсификации эмиссии церкарий у видов, для которых свет не служит триггером этого процесса (*Cercaria parvicaudata*, *Diplostomum pseudospathaceum*, *Levinseniella brachysoma*, *Maritrema subdolum*, *Microphallus claviformis* и *M. similis*). Однако и у видов, ритм эмиссии церкарий которых контролируется светом (*Himasthla elongata*, *H. continua*, *Moliniella anceps*, *Cryptocotyle lingua*, *C. concava* и *Paramonostomum alveatum*), в условиях затемнения повышение температуры стимулирует увеличение числа выделенных личинок. Такая температурная зависимость ритмики и интенсивности суточной эмиссии церкарий приобретает особое значение в полярных широтах, где значительная часть сезонного окна трансмиссии трематод приходится на период полярного дня. Кроме того, уровень освещенности в течение светового дня подвержен более сильным колебаниям, чем суточный ход температуры.



Ритм эмиссии церкарий адаптивен и зависит в первую очередь от особенностей поведения и активности хозяев (см. обзоры: Гинецинская, 1968; Person, 1972; Гинецинская, Добровольский, 1983; Combes, 2001; Галактионов, Добровольский, 1998; Prokofiev et al., 2016). Если попадание во «время хозяина» определяется суточной ритмической эмиссии личинок, то выход в «пространство хозяина», его поиск и заражение определяется поведением церкарий в водоеме. При этом используются разные поведенческие реакции – реагирование на затенение, упругие колебания, химические сигналы и т. п. (см. обзоры: Combes et al., 1994; Naas, 2003; Прокофьев, Галактионов, 2009). Для первых церкариям требуются фоторецепторы, которые могут быть использованы и для определения оптимального времени выхода из моллюска-хозяина. Для личинок, поиск хозяев у которых не связан с фоторецепцией, определяющим фактором, регулирующим ритмику выхода из моллюска-хозяина, становится температура – наиболее значимый фактор, определяющий все стороны жизнедеятельности эктотермных животных.

Корреляция уровня освещенности и температуры воды в водоеме высока, поэтому не удивительна выявленная в настоящем исследовании высокая значимость взаимодействия этих факторов. Причем при одних значениях температуры освещенность может выступать как триггер эмиссии, а при других – как ингибитор и *vice versa*. Очевидно, что для познания механизмов регуляции эмиссии церкарий во всей полноте и для перехода к более широким обобщениям требуются дальнейшие экспериментальные исследования различных систем моллюск-хозяин–вид трематод с тестированием влияния на этот процесс широкого диапазона условий температуры и освещенности, а также их взаимодействия. Результаты такого рода исследований позволят, в том числе, с большей объективностью прогнозировать для трансмиссии трематод последствия происходящих изменений климата, в наибольшей степени выраженных в арктических районах.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Включенные в настоящее сообщение результаты получены при финансовой поддержке темы государственного задания АААА-А19-119020690109-2 (Зоологический институт РАН) и проектов РФФИ № 16-04-00753 и № 18-05-60157.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атаев Г.Л. 1991. Влияние температуры на развитие и биологию редий и церкарий *Philophthalmus rhionica* (Trematoda). Паразитология 25 (4): 349–359.
- Галактионов К.В. 1988. Церкарии и метацеркарии *Levinseniella brachysoma* (Trematoda, Microphallidae) из беспозвоночных Белого моря. Паразитология 22 (4): 304–311.
- Галактионов К.В. 2016. Эволюция и биологическая радиация трематод: краткий очерк идей и мнений. В кн.: Галактионов К.В. (ред.) Ковволюция паразитов и хозяев. СПб., Зоологический институт РАН, Труды ЗИН РАН, т. 320, Приложение 4, 74–126.
- Галактионов К.В., Добровольский А.А. 1998. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб., Наука, 404 с.
- Гинецинская Т.А. 1968. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л., Наука, 410 с.
- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. 1983. Жизненный цикл трематод как система адаптаций. В кн.: Полянский Ю.И. (ред.). Свободноживущие и паразитические беспозвоночные (морфология, биология, эволюция). Л., Труды Биологического НИИ ЛГУ. № 34, 112–157.



- Катков М. В. 1980. Экспериментальное изучение биологии партенит *Liorchis scotiae* (Willmott, 1950) Velichko, 1966 (Trematoda: Paramphistomidae). В кн.: Вирбицкас И.Б. (ред.). Вопросы паразитологии водных беспозвоночных животных. Вильнюс, 46–48.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. 4 изд. М., Высшая школа, 352 с.
- Левакин И.А., Николаев К.Е., Галактионов К.В. 2013. Опыт использования сингулярного спектрального анализа в паразитологии: динамика зараженности моллюсков *Hydrobia ventrosa* партенитами трематод *Cryptocotyle concavum* и *Bunocotyle progenetica* на Белом море. Паразитология 47 (1): 23–37.
- Подлипаев С.А. 1979. Партениты и личинки трематод литоральных моллюсков восточного Мурмана. В кн.: Полянский Ю.И. (ред.). Экологическая и экспериментальная паразитология. Л., Издательство ЛГУ. Вып. 2, 41–61.
- Прокофьев В.В. 1996. Влияние температуры и освещенности воды на ритм суточной эмиссии церкарий *Podocotyle atomon* (Trematoda, Opencolidae). Паразитология 30 (1): 32–38.
- Прокофьев В.В. 1997. Реакции на свет церкарий морских литоральных трематод *Cryptocotyle* sp. (Heterophyidae) и *Maritrema subdolum* (Microphallidae). Зоологический журнал 76 (3): 275–280.
- Прокофьев В.В. 2006. Стратегии заражения животных–хозяев церкариями трематод: опыт анализа в экосистемах побережья морей и озер северо-запада России. Дис. ... докт. биол. наук. СПб., 545 с.
- Прокофьев В.В. 2013. Реакции на свет церкарий *Diplostomum chromatophora* (Trematoda, Diplostomidae). Паразитология 47 (4): 288–298.
- Прокофьев В.В., Галактионов К.В. 2009. Стратегии поискового поведения церкарий трематод. Труды ЗИН РАН 313 (3): 308–318.
- Прокофьев В.В., Левакин И.А., Николаев К.Е., Галактионов К.В. 2017. Свет и температура - взаимодействие факторов в определении интенсивности эмиссии церкарий *Himasthla elongata* (Trematoda, Digenea, Himasthliidae). Паразитология 51 (6): 457–465.
- Anderson P., Nowosielski J., Croll N. 1976. The emergence of cercariae of *Trichobilharzia ocellata* and its relationship to the activity of its snail host *Lymnaea stagnalis*. Canadian Journal of Zoology 54 (9): 1481–1487.
- Asch H.L. 1972. Rhythmic emergence of *Schistosoma mansoni* cercariae from *Biomphalaria glabrata*: control by illumination. Experimental Parasitology 31 (3): 189–198.
- Bell A.S., Sommerville C., Gibson D.I. 1999. Cercarial emergence of *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809), *I. variegatus* (Creplin, 1825) and *Apatemon gracilis* (Rudolphi, 1819) (Digenea: Strigeidae): contrasting responses to light:dark cycling. Parasitology Research 85 (5): 387–392
- Born-Torrijos A., Holzer A.S., Raga J.A., Kostadinova A. 2014. Same host, same lagoon, different transmission pathways: effects of exogenous factors on larval emergence in two marine digenean parasites. Parasitology Research 113 (2): 545–554.
- Chapman H.D. 1974. The behaviour of the cercaria of *Cryptocotyle lingua*. Zeitschrift für Parasitenkunde 44 (3): 211–226.
- Combes C. 2001. Parasitism. The Ecology and Evolution of Intimate Interactions. Chicago and London, The University of Chicago Press, 728 p.
- Combes C., Fournier A., Moné H., Théron A. 1994. Behaviours in trematode cercariae that enhance parasite transmission: patterns and processes. Parasitology 109 (S1): S3–S13.
- Combes C., Théron A., 1977. Rythmes d'émersion des cercaires de Trématodes et leur intérêt dans l'infestation de l'homme et des animaux. In: Excerta Parasitologica en Memoria del Doctor Eduardo Caballero y Caballero. Mexico, 141–150
- Craig L.H. 1975. *Himasthla quissetensis* and *Lepocreadium setiferoides*: emergence patterns from their molluscan host, *Nassarius obsoletus*. Experimental Parasitology 38 (1): 56–63.
- Deblock S. 1980. Inventaire des trématodes larvaires parasites des mollusques Hydrobia (Prosobranches) des côtes de France. Parasitologia 22: 1–105.
- de Montaudouin X., Blanchet H., Lavesque N., Desclaux-Marchand C., Bachelet G. 2016. Cockle infection by *Himasthla quissetensis* – I. From cercariae emergence to metacercariae infection. Journal of Sea Research 113: 99–107.
- Dinnik J.A., Dinnik N.N. 1964. The influence of temperature on the succession of rediae and cercariae generations of *Fasciola gigantica* in a snail host. Parasitology 54 (1): 59–65.
- Erasmus D.A. 1972 The Biology of Trematodes. London, Edward Arnold, 312 p.
- Fingerut J.T., Zimmer C.A., Zimmer R.K. 2003a. Patterns and processes of larval emergence in an estuarine parasite system. The Biological Bulletin 205 (2): 110–120.

- Fingerut J.T., Zimmer C.A., Zimmer R.K. 2003b. Larval swimming overpowers turbulent mixing and facilitates transmission of a marine parasite. *Ecology* 84 (9): 2502–2515.
- Fournier A. 1984. Photoreceptors and Photosensitivity in Platyhelminthes In: Ali M.A. (ed.). *Photoreception and Vision in Invertebrates*. New York – London, Plenum Publishing Corporation, 217–239.
- Fried B., La Terra R., Kim Y. 2002. Emergence of cercariae of *Echinostoma caproni* and *Schistosoma mansoni* from *Biomphalaria glabrata* under different laboratory conditions. *Journal of Helminthology* 76 (4): 369–371.
- Galaktionov K.V., Dobrovolskij A.A. 2003. The biology and evolution of trematodes: an essay on the biology, morphology, life cycles, transmission, and evolution of digenetic trematodes. Boston, Dordrecht, London, Kluwer Academic Publ., 592 p.
- Galaktionov K.V., Skirnisson K. 2000. Digeneans from intertidal molluscs of SW Iceland. *Systematic Parasitology* 47 (2): 87–101.
- Gonchar A.G., Galaktionov K.V. 2016. Substratum preferences in two notocotylid (Digenea, Notocotylidae) cercariae from *Hydrobia ventrosa* at the White Sea. *Journal of Sea Research* 113: 115–118.
- Haas W. 2003. Parasitic worms: strategies of host finding, recognition and invasion. *Zoology*, 106 (4): 349–364.
- Haas W., Beran B., Loy C. 2008. Selection of host's habitat by cercariae: from laboratory experiments to the field. *Journal of Parasitology* 94(6): 1233–1238.
- Hawking F. 1975. Circadian and other rhythms of parasites. *Advances in Parasitology* 13: 123–182.
- James B.L. 1968. The distribution and keys of species in the family Littorinidae and their digenean parasites, in the region of Dale, Pembrokeshire. *Field Studies* 2: 615–650.
- Koprivnikar J., Lim D., Fu C., Brack S.H.M. 2010. Effects of temperature, salinity, and pH on the survival and activity of marine cercariae. *Parasitology Research* 106 (5): 1167–1177.
- Koprivnikar J., Poulin R. 2009. Effects of temperature, salinity, and water level on the emergence of marine cercariae. *Parasitology Research* 105 (4): 957–965.
- Lewis M.C., Welsford I.G., Uglem G.L. 1989. Cercarial emergence of *Proterometra macrostoma* and *P. edneyi* (Digenea: Azygiidae): contrasting responses to light: dark cycling. *Parasitology* 99 (2): 215–223.
- Lo C.T., Lee K.M. 1996. Pattern of emergence and the effects of temperature and light on the emergence and survival of heterophyid cercariae (*Centrocestus formosanus* and *Haplorchis pumilio*). *The Journal of Parasitology* 82 (2): 347–350.
- Lu D.-B., Wang T.-P., Rudge J.W., Donnelly C.A., Fang G.-R., Webster J.P. 2009. Evolution in a multi-host parasite: chronobiological circadian rhythm and population genetics of *Schistosoma japonicum* cercariae indicates contrasting definitive host reservoirs by habitat. *International Journal for Parasitology* 39 (14): 1581–1588.
- McCarthy A.M. 1999. Photoperiodic cercarial emergence patterns of the digeneans *Echinoparyphium recurvatum* and *Plagiorchis* sp. from a mixed infection in *Lymnaea peregra*. *Journal of Helminthology* 73 (1): 59–62.
- McCarthy H.O., Fitzpatrick S., Irwin S.W.B. 2002. Life history and life cycles: production and behavior of trematode cercariae in relation to host exploitation and next-host characteristics. *The Journal of Parasitology* 88(5): 910–918.
- Morley N.J., Adam M.E., Lewis J.W. 2010. The effects of host size and temperature on the emergence of *Echinoparyphium recurvatum* cercariae from *Lymnaea peregra* under natural light conditions. *Journal of Helminthology* 84 (3): 317–326.
- Morley N.J., Lewis J.W., 2013. Thermodynamics of cercarial development and emergence in trematodes. *Parasitology* 140 (10): 1211–1224.
- Mouahid A., Théron A. 1986. *Schistosoma bovis*: patterns of cercarial emergence from snails of the genera *Bulinus* and *Planorbis*. *Experimental Parasitology* 62 (3): 389–393.
- Mouritsen K.N. 2002a. The *Hydrobia ulvae*–*Maritrema subdolum* association: influence of temperature, salinity, light, water-pressure and secondary host exudates on cercarial emergence and longevity. *Journal of Helminthology* 76 (4): 341–347.
- Mouritsen K.N. 2002b. The *Hydrobia ulvae*–*Maritrema subdolum* association: cercarial emergence controlled by host activity. *Journal of Helminthology* 76 (4): 349–353.
- Nikolaev K.E., Prokofiev V.V., Levakin I.A., Galaktionov K.V. 2017. How the position of mussels at the intertidal lagoon affects their infection with the larvae of parasitic flatworms (Trematoda: Digenea): a combined laboratory and field experimental study. *Journal of Sea Research* 128: 32–40.
- Nojima H., Sato A., 1982. *Schistosoma mansoni* and *Schistosoma haematobium*: emergence of schistosome cercariae from snails with darkness and illumination. *Experimental Parasitology* 53 (2): 189–198.

- Nojima H., Sato A., Matsunaga K. 1981. The emergence of schistosome cercariae from the snails. 3. Combined effect of light and temperature on the emergence of *Schistosoma mansoni* and *S. haematobium* cercariae. Japanese Journal of Parasitology 30 (5): 405–415.
- Pages J.R., Théron A. 1990. Analysis and comparison of cercarial emergence rhythms of *Schistosoma haematobium*, *S. intercalatum*, *S. bovis*, and their hybrid progeny. International Journal for Parasitology 20 (2): 193–197.
- Pearson J.C. 1972. A phylogeny of life-cycle patterns of the Digenea. Advances in Parasitology 10: 153–189.
- Platt T.R., Burnside L., Bush E. 2009. The role of light and gravity in the experimental transmission of *Echinostoma caproni* (Digenea: Echinostomatidae) cercariae to the second intermediate host, *Biomphalaria glabrata* (Gastropoda: Pulmonata). The Journal of Parasitology 95(3): 512–516.
- Prinz K., Kelly T.C., O’Riordan R.M., Culloty S.C. 2011. Factors influencing cercarial emergence and settlement in the digenean trematode *Parorchis acanthus* (Philophthalmidae). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 91 (8): 1673–1679.
- Prokofiev V.V., Galaktionov K.V., Levakin I.A., 2016. Patterns of parasite transmission in polar seas: daily rhythms of cercarial emergence from intertidal snails. Journal of Sea Research 113: 85–98.
- Rea J.G., Irwin S.W.B. 1992. The effects of age, temperature, light quantity and wavelength on the swimming behaviour of the cercariae of *Cryptocotyle lingua* (Digenea: Heterophyidae). Parasitology 105 (1): 131–137.
- Rees F.G. 1975. Studies on the pigmented and unpigmented photoreceptors of the cercaria of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) from *Littorina littorea* (L.). Proceedings of the Royal Society of London. Series B 188 (1091): 121–138.
- Rees G. 1948. A study of the effect of light, temperature and salinity on the emergence of *Cercaria purpurae* Lebour from *Nucella lapillus* (L.). Parasitology 38 (4): 228–242.
- Reimer L.W. 1971. Neue Cercarien der Ostsee mit einer Diskussion ihrer möglichen Zuordnung und einem Bestimmungsschlüssel. Parasitologische Schriftenreihe 21: 125–149.
- Schlyter P. 2006. Radiometry and photometry in astronomy FAQ. <http://stjarnhimlen.se/comp/radfaq.html#10>
- Skírnisson K., Galaktionov K.V. 2014. Um stranddoppu og fuglasníkjúdyrin sem hún fósttar á Ísland [On the mud-snail *Ecrobia ventrosa* and its digenean larvae infections in Iceland]. Náttúrufræðingurinn 84 (3–4): 89–98.
- Smith N.F., Cohen J.H. 2012. Comparative photobehavior of marine cercariae with differing secondary host preferences. The Biological Bulletin 222 (1): 74–83.
- Smyth J.D., Halton D.W. 1983. The Physiology of Trematodes. 2nd edition. Cambridge, Cambridge University Press, 446 p.
- Sokal R.R., Rohlf F.J., 1995. Biometry, third ed. New York, W. H. Freeman and Company, 887 p.
- Stirewalt M.A. 1954. Effect of snail maintenance temperatures on development of *Schistosoma mansoni*. Experimental Parasitology 3 (6): 504–516
- Théron A. 1975. Chronobiologie des cercaires de *Ribeiroia marini* (Faust et Hoffmann, 1934) parasite de *Biomphalaria glabrata*: action de la photopériode sur le rythme d’émission. Acta Tropica 32 (4): 309–316.
- Théron A., 1980. Mise en évidence de races chronobiologiques de *Schistosoma mansoni*, agent de la bilharziose, à partir de cinétiques d’émission cercarienne. Comptes Rendus de l’Académie des Sciences, Paris 291: 279–282.
- Théron A., 1989. Hybrids between *Schistosoma mansoni* and *S. rodhaini*: characterization by cercarial emergence rhythms. Parasitology 99 (2): 225–228.
- Théron A. 2015. Chronobiology of trematode cercarial emergence: from data recovery to epidemiological, ecological and evolutionary implications. Advances in Parasitology 88: 123–164.
- Théron A., Combes C., 1988. Genetic analysis of cercarial emergence rhythms of *Schistosoma mansoni*. Behavior Genetics 18 (2): 201–209.
- Thieltges D.W., Rick J. 2006. Effect of temperature on emergence, survival and infectivity of cercariae of the marine trematode *Renicola roscovita* (Digenea: Rencolidae). Diseases of Aquatic Organisms 73 (1): 63–68.
- Tkach V.V., Kudlai O., Kostadinova A. 2016. Molecular phylogeny and systematics of the Echinostomatoidea Looss, 1899 (Platyhelminthes: Digenea). International Journal for Parasitology 46 (3): 171–185.
- Toledo R., Muñoz-Antoli C., Esteban J.G. 1999. Production and chronobiology of emergence of the cercariae of *Euparyphium albuferensis* (Trematoda: Echinostomatidae). The Journal of Parasitology 85 (2): 263–267.
- Valle C., Pellegrino J., Alvarenga N. 1973. Rhythmic emergence of *Schistosoma mansoni* cercariae from *Biomphalaria glabrata*: influence of temperature. Revista do Instituto de Medicina Tropical de Sao Paulo 15 (4): 195–201.

- Wagenbach G.E., Alldredge, A.L. 1974. Effect of light on the emergence pattern of *Plagiorchis micracanthos* cercariae from *Stagnicola exilis*. The Journal of Parasitology 60 (5): 782–785.
- Werding B. 1969. Morphologie, Entwicklung und Ökologie digener Trematoden-Larven der Strandschnecke *Littorina littorea*. Marine Biology 3 (4): 306–333.
- Williams C.L., Gilbertson D.E., 1983. Altered feeding response as a cause for the altered heart-beat rate and locomotor activity of *Schistosoma mansoni*-infected *Biomphalaria glabrata*. The Journal of Parasitology 69 (4): 671–676.
- Williams C.L., Wessels W.S., Gilbertson D.E. 1984. Comparison of the rhythmic emergence of *Schistosoma mansoni* cercariae from *Biomphalaria glabrata* in different lighting regimens. The Journal of Parasitology 70 (3): 450–452.
- Zimmer R.K., Fingerut J.T., Zimmer C.A., 2009. Dispersal pathways, seed rains, and the dynamics of larval behavior. Ecology 90 (7): 1933–1947.

## LIGHT OR TEMPERATURE? WHAT REGULATES THE EMERGENCY OF TREMATODE CERCARIAE FROM THE MOLLUSCAN HOSTS AND HOW IT IS DONE

V. V. Prokofiev, K. V. Galaktionov, I. A. Levakin, K. E. Nikolaev

**Keywords:** trematodes, cercarial emergency, light, temperature, White Sea, Lake Chudskoe

### SUMMARY

The aim of the study was to reveal the differential effect of light and temperature on the regulation of daily cercarial emergency of littoral trematodes transmitted in the subarctic White Sea (66°20' N, 33°38' E) and the Lake Chudskoe (58°13' N, 27°31' E) from their molluscan hosts. Cercariae of 10 species of marine trematodes – *Cryptocotyle lingua*, *C. concava* (Heterophyidae), *Himasthla elongata*, *H. continua* (Himasthidae), *Cercaria parvicaudata* (Rencolidae), *Levinseniella brachysoma*, *Maritrema subdolum*, *Microphallus claviformis*, *M. similis* (Microphallidae), *Paramonostomum alveatum* (Notocotylidae) and two freshwater species – *Diplostomum pseudospathaceum* (Diplostomidae) and *Moliniella anceps* (Echinostomatidae) were involved in the study. A short-term (2 h) effect of darkness and illumination (800 lux) and temperature (10, 20, and 25 °C) on the intensity of cercarial emergency from the infested molluscan hosts has been tested. The experimental setup and scheme of experiments allowed separating the influence of the investigated factors of all gradations.

The results of the experiments showed that light played a significant role only in the stimulation of emergency of cercariae with pigment eyespots and for which the presence of non-pigmented photoreceptors was assumed. However, the emergency of these larvae was temperature-controlled in the darkness, and in *Himasthla* spp. this factor was more significant than light. For all other cercariae, including *D. pseudospathaceum* larvae with non-pigmented photoreceptors, the emergence rate was almost completely controlled by temperature with minimal contribution of light in regulation of this process. Statistically reliable significance of interaction of factors of temperature and illumination in regulation of cercarial emergency was revealed virtually for all studied species. Illumination had an inhibitory effect on the emergency of *C. parvicaudata*, *L. brachysoma* and *M. similis* cercariae, whose daily emergency maximum under natural conditions was timed to twilight hours. In combination with a temperature close to the supra-optimal for cercarial emergency, light reduced its intensity in *H. elongata* and a number of larvae without photoreceptors. The temperature dependence of the rhythm and intensity of the daily cercarial output is particularly important in polar latitudes, where a significant part of the seasonal ‘transmission window’ for trematodes falls on the period of polar day with minor daily changes in illumination.