

УДК 594.1 591.1

В. А. Крапивин¹, И. Н. Бахмет², П. А. Лезин³**ИССЛЕДОВАНИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ НЕМЕРТИНЫ
MALACOBDELLA GROSSA (MULLER, 1776) И ДВУСТВОРЧАТОГО
МОЛЛЮСКА *ARCTICA ISLANDICA* (L., 1767)**¹ Санкт-Петербургский государственный Университет, кафедра зоологии беспозвоночных;² Институт биологии КарНЦ РАН;³ Зоологический институт РАН

Отряд Vdellonemertea (класс Ecnopla) — специализированная группа немертин, обитающих в мантийной полости двустворчатых моллюсков. Самый распространенный представитель отряда — *Malacobdella grossa* (Muller, 1776) отмечен в 28 видах двустворчатых моллюсков. В Белом море известно два вида хозяев малакобделлы: *Mya truncata* L., 1758 и *Arctica islandica* (L., 1767). Немертину питается в основном фитопланктоном, отфильтровывая его из мантийной полости хозяина при помощи ресничного аппарата глотки [8]. Ряд авторов констатирует отсутствие повреждений эпителия у зараженных моллюсков [8, 12, 15]. На этом основании был сделан вывод о комменсальном характере взаимоотношений между немертиной и моллюском. В то же время присутствие крупного симбионта должно, по-видимому, отражаться на физиологическом состоянии хозяина.

В связи с этим целью данной работы являлась экспериментальная проверка гипотезы о влиянии *M. grossa* на *A. islandica*. При этом исследовались такие физиологические показатели моллюска, как сердечная ритмика и вододвигательная активность.

Материалы и методы исследования. Эксперименты проводились в течение летних сезонов 2006–2007 гг. на Беломорской биологической станции «Мыс Картеш» ЗИН РАН (губа Чупа, Кандалакшский залив Белого моря). Моллюски для исследования были собраны при помощи шлюпочной драги в сублиторали (глубина около 8 м) в районе Керетского архипелага Белого моря около о. Матренин. Причина выбора данного поселения *A. islandica* объясняется полученными ранее данными по экстенсивности инвазии моллюсков немертиной (около 50 %). В экспериментах использовали особей с длиной раковины более 28 мм, так как особи меньших размеров в этом районе обычно не заражены [3]. Перед началом исследований животных в течение 3-х суток акклиматизировали к лабораторным условиям (температура 10 °С, соленость — 24 ‰, постоянный уровень освещенности). Смена воды производилась один раз в сутки. По окончании экспериментов всех моллюсков вскрывали и обследовали на предмет зараженности немертиной. Длину раковины измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Кроме того, в первом эксперименте определяли влажный вес мягких тканей *A. islandica*, а во втором — живой вес моллюсков вместе с раковинной. У извлеченных из моллюсков немертин определяли влажный вес. Все взвешивания производились на электронных весах с точностью 1 мг. Характеристики моллюсков и немертин, использованных в нашей работе, приведены в табл. 1.

При изучении сердечной активности была использована стандартная методика дистантной регистрации сердечного ритма [5]. К раковинам моллюсков приклеивали цианокрилатным клеем инфракрасную оптопару CNY 70. При регистрации, в область сердечной мышцы от датчика направлялся поток инфракрасного излучения с последующим приемом отраженных лучей. При сокращениях сердца характер

Сведения об *Arctica islandica* и *Malacobdella grossa*, использованных в экспериментах

Физиологический параметр, изучавшийся в эксперименте	Сердечная активность	Вододвигательная активность
Сроки проведения эксперимента	август 2006	август 2007
Средняя длина моллюсков (мм)	35,0±0,53	35,5±0,50
Кол-во незараженных моллюсков	7	24
Кол-во зараженных моллюсков	6	25
Вес незараженных моллюсков (г)	1,47±0,123 (вес мягких тканей)	12,70±0,82 (вес мягких тканей с раковиной)
Вес зараженных моллюсков (г)	1,38±0,045 (вес мягких тканей)	12,66±0,66 (вес мягких тканей с раковиной)
Вес немертин (г)	0,071±0,021	0,073±0,010

отраженного излучения изменялся. После усиления и преобразования в цифровую форму, полученный сигнал обрабатывали на персональном компьютере с помощью программы Fluke View 3.0 [6]. Регистрацию сердечной активности проводили каждый час в течение 2 суток. Продолжительность каждой регистрации составляла около 30 с. Частота сердечных сокращений (ЧСС) рассчитывалась в ударах в минуту (уд./мин). В этом эксперименте было задействовано 6 зараженных и 7 незараженных моллюсков.

Для расчета вододвигательной активности ($v \cdot S$) определяли площадь открытого выводного сифона моллюсков (S) и скорость потока через этот сифон (v). Площадь сифона измеряли по фотографии. Скорость потока определяли, на основе методики, описанной в работе Лезина и соавторов [4]. Была использована установка для измерения скорости потоков жидкости [11, 9]. Микротермисторный датчик встраивался в несимметричный резисторный мост, подключенный к измерительному прибору. Перед началом работы прибор калибровали, искусственно создавая потоки воды с разной скоростью. Полученные значения падения напряжения на выходе моста (разность напряжений в спокойной воде и в потоке) использовали для построения калибровочной кривой. При измерениях датчик помещали в центре потока воды из выводного сифона животного на возможно близком от него расстоянии и последовательно регистрировали ряд показаний. Для стандартизации данных брались максимальные значения вододвигательной активности для каждой особи [4].

Для математической обработки данных использованы стандартные методы линейной статистики.

Результаты исследования. Частота сердечных сокращений у экспериментальных моллюсков варьировала от 0 до 8,1 уд./мин и в среднем составила $2,9 \pm 0,24$ уд./мин. Через неравные промежутки времени сердцебиения *A. islandica* прекращались с последующим возобновлением (рис. 1). Так называемые «периоды покоя» [1] наблюдались у всех моллюсков в количестве от 3 до 13 и имели продолжительность от 1 до 9 часов у разных особей. Было показано, что у зараженных моллюсков средняя продолжительность данных перио-

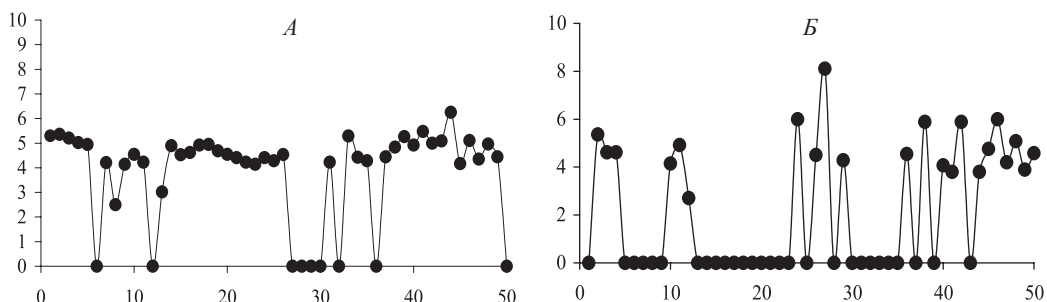


Рис. 1. Пример изменения частоты сердечных сокращений зараженной (А) и незараженной (Б) *Arctica islandica* в течение эксперимента.

По оси абсцисс: время эксперимента, час; по оси ординат: ЧСС, уд./мин.

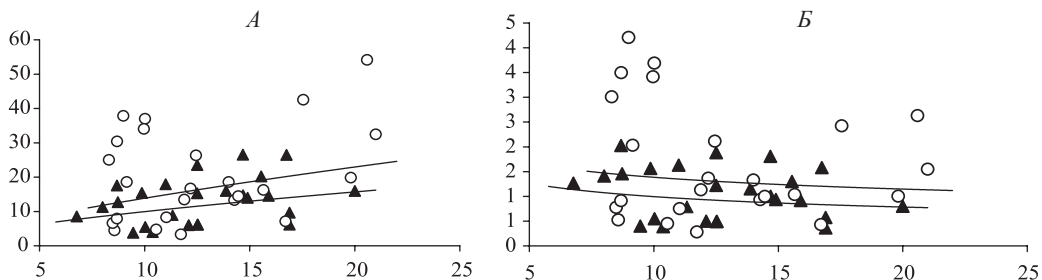


Рис. 2. Зависимость вододвигательной активности (А) и интенсивности фильтрации (Б) *Arctica islandica* от их веса.

По оси абсцисс (А и Б): влажный вес мягких тканей моллюска, гр.; по оси ординат: (А) вододвигательная активность, л/час.; (Б) интенсивность фильтрации, л/час./гр. Темными треугольниками обозначены особи, зараженные *Malacobdella grossa*; светлыми кружками – незараженные особи.

дов достоверно больше по сравнению с незараженными ($2,7 \pm 0,35$ и $1,7 \pm 0,34$ ч, соответственно, $t_{st} = 2,22$, $p = 0,048$). Различий между зараженными и незараженными особями по количеству периодов покоя и средней ЧСС (без учета периодов покоя) не выявлено (табл. 2). Таким образом, можно сказать, что сердечная активность зараженных моллюсков в среднем несколько ниже, чем незараженных.

Вододвигательная активность у зараженных особей колебалась в пределах от 3,8 до 26,5 л/ч, а у незараженных — от 3,3 до 54,1 л/ч. Среднее значение этого параметра у зараженных моллюсков достоверно ниже, чем у незараженных ($t_{st} = 2,42$, $p = 0,02$) (см. табл. 2; рис. 2). Интенсивность фильтрации (количество прокачанной воды в единицу времени на единицу массы особи) также была выше у незараженных моллюсков ($t_{st} = 2,44$, $p = 0,02$) (см. табл. 2; рис. 2).

Обсуждение результатов исследования. *Arctica islandica* демонстрирует более низкие значения средней ЧСС по сравнению с такими беломорскими *Mytilus edulis* L., 1758 ($13,6 \pm 0,3$ уд./мин) и *Hiatella arctica* (L., 1767) ($9,0 \pm 0,1$ уд./мин) [2]. Доказано, что сердечная активность моллюсков достоверно отражает изменение уровня их метаболизма [10, 13]. Таким образом, пониженная сердечная ритмика у *A. islandica* отражает относительно низкий уровень метаболизма, что также косвенно подтверждается низкой скоростью роста этих моллюсков [14]. Кроме того, периоды прекращения сердечной деятельности, наблюдаемые у *A. islandica*, описаны и для *Mytilus edulis*, однако у последних длительность «периодов покоя» была существенно ниже и не превышала 6 ч [1]. Этот факт также подтверждает предположение о сравнительно низком уровне обмена веществ у *A. islandica*.

Интенсивность фильтрации *A. islandica* оказалась сопоставима с таковой *Mytilus edulis* и несколько выше чем *Hiatella arctica* и *Styela rustica* L., 1767 [4].

Таблица 2
Значения, характеризующие сердечный ритм и вододвигательную активность зараженных и незараженных особей *Arctica islandica*

	Зараженные	Незараженные
ЧСС (между периодами покоя) (уд./мин)	4,4±0,14	4,4±0,09
Продолжительность периода покоя (ч)	2,7±0,35	1,7±0,34
Кол-во периодов покоя	7,5±1,06	7,3±1,10
Вододвигательная активность (л/ч)	13,0±1,53	23,1±3,22
Интенсивность фильтрации (л/ч/гр)	1,06±0,10	1,69±0,24

(Примечание. Подчеркиванием выделены значения, достоверно ($p < 0,05$) различающиеся у зараженных и незараженных моллюсков.)

Более длительные периоды покоя у зараженных моллюсков, по-видимому, отражают пониженный уровень обмена веществ по сравнению с незараженными животными. Это косвенно подтверждается и пониженной интенсивностью фильтрации у зараженных *A. islandica*. Несмотря на то, что диапазоны значений вододвигательной активности для зараженных и незараженных моллюсков сильно перекрываются (см. рис. 2), среди незараженных животных встречаются более активно фильтрующие особи, что выражается в различии средних значений вододвигательной активности и интенсивности фильтрации зараженных и незараженных *A. islandica* (см. табл. 2). Наблюдаемые различия могут быть связаны с тем, что прикрепившийся симбионт, по-видимому, выступает в роли чисто механического препятствия или же нарушает токи воды в мантийной полости.

Следует отметить, что эффект пониженной скорости фильтрации может быть и следствием более низкой вероятности заражения интенсивно фильтрующих моллюсков. Из литературных данных и наших собственных наблюдений известно, что иногда немертинам не удается удержаться в мантийной полости хозяина и потоком их выбрасывает наружу [7]. Возможно, чем интенсивнее моллюск перекачивает воду, тем сложнее *M. grossa* заразить такого моллюска и удержатся в его мантийной полости. Следовательно, пониженные показатели обмена веществ (низкие значения ЧСС) и вододвигательной активности зараженных моллюсков, возможно, являются не следствием зараженности, а ее причиной. Однако, для проверки этой гипотезы необходимы дальнейшие исследования.

Таким образом, показано, что в условиях лабораторного эксперимента зараженные моллюски демонстрируют более низкие значения исследованных физиологических параметров, чем незараженные. Полученные данные свидетельствуют, что высказанное в литературе мнение об отсутствии влияния *M. grossa* на хозяина может быть недостаточно обосновано. С другой стороны, нельзя не учитывать гипотезу об изначальной связи уровня обмена веществ с возможностью заражения.

Авторы выражают благодарность коллективу ББС ЗИН РАН и лично В. Я. Бергеру за возможность работы на станции, а также В. В. Халаману за помощь в работе и полезные советы.

Summary

Krapivin V. A., Bakhmet I. N., Lezin P. A. Investigation of interactions between Nemertine, *Malacobdella grossa*, (Muller, 1776) and Bivalve mussels *Arctica islandica* (L., 1767), *Bivalvia*.

Heart rate and pumping activity of infested and uninfested specimens of *A. islandica* are compared. Regular cardiac arrests are noted for both infested and uninfested specimens. However they were longer in the infested mollusks. Infested *A. islandica* have a lower level of pumping activity than uninfested. It is suggested that there is a connection between the basic level of metabolism and possibility of invagination.

Key words: bivalve mollusks, nemertean, pumping rate, heart rate, symbiosis.

Литература

1. Бахмет И. Н., Бергер В. Я., Халаман В. В. Сердечный ритм у мидии *Mytilus edulis* L. (*Bivalvia*) при изменении солености // Биология моря. 2005. Т. 31. № 5. С. 363–366.
2. Бахмет И. Н., Халаман В. В. Особенности варьирования сердечного ритма у некоторых представителей *Bivalvia* // Известия РАН. Серия биологическая. 2006. № 3. С. 1–6.
3. Кративин В. А., Полоскин А. В. Эксенсивность и интенсивность инвазии немертиной *Malacobdella grossa* (Muller, 1776) в популяции двустворчатого моллюска *Arctica islandica* (L., 1767) в районе

Керетского архипелага Кандалакшского залива Белого моря // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 2006. Вып. 3. С. 3–11.

4. Лезин П. А., Агатьева Н. А., Халаман В. В. Сравнительное исследование вододвигательной активности некоторых животных — обростателей из Белого моря. // Биол. Моря. 2006. Вып 32 (№ 4). С. 286–290.

5. Depledge M. H., Andersen B. B. A computer-aided physiological monitoring system for continuous, long-term recording of cardiac activity in selected invertebrates // J. Comp. Biochem. Physiol. 1990. Vol. 96. P. 474–477.

6. De Pirro M., Santini G., Chelazzi G. Cardiac responses to salinity variations in two differently zoned Mediterranean limpets // J. Comp. Physiol. B. 1999. Vol. 169. P. 501–506.

7. Gibson R. Studies on the biology of the entocommensal rhynchocoelan *Malakobdella grossa* // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1968. Vol. 48. P. 637–656.

8. Gibson R., Jenning J. B. Observations on the diet, feeding mechanisms, digestion and food reserves of the entocommensal rhynchocoelan *Malacobdella grossa* // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1969. Vol. 49. P. 17–32.

9. LaBarbera, Vogel. An inexpensive thermister flowmeter for aquatic biology // Limnol, Oceanol. 1976. Vol. 21. N 5. P. 750–756.

10. Marshall D. J., McQuaid C. D. Relationship between heart rate and oxygen consumption in the intertidal limpets *Patella granularis* and *Siphonaria oculus* // Comp Biochem Physiol. 1992. A 103. P. 297–300

11. Riedl R. J., Machan R. Hydrodynamic patterns in lotic intertidal sands and their bioclimatological implications // Mar. Biol. 1972. Vol. 13. P. 179–209.

12. Roe P. Ecological implications of the reproductive biology of symbiotic nemerteans // Hydrobiologia. 1988. Vol. 156. P. 13–22.

13. Stickle W. B., Sabourin T. D. Effects of salinity on the respiration and heart rate of the common mussel, *Mytilus edulis* L., and the black chiton, *Katherina tunicata* (Wood) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1979. Vol. 41. P. 257–268.

14. Strahl J., Philipp E., Brey T., Broeg K., Abele D. Physiological aging in the Icelandic population of the ocean quahog *Arctica islandica* // Aquat. Biol. 2007. Vol. 1. P. 77–83.

15. Sundet J. H., Jobling M. An investigation of the interactions between the Nemertine, *Malacobdella grossa*, and its Bivalve host, *Arctica islandica* // Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms / Ed. by J. S. Gray and M. E. Christiansen. 1985. P. 185–197.