

О ВЛИЯНИИ НЕКОТОРЫХ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ
НА РАЗВИТИЕ *ERGASILUS SIEBOLDI*
(CRUSTACEA, COPEPODA)

Б. И. Куперман, Р. Е. Шульман

Институт биологии внутренних вод АН СССР;
Ленинградский государственный университет

Приводятся экспериментальные данные по влиянию длины дня на развитие *Ergasilus sieboldi*.

Ergasilus sieboldi — широко распространенный паразит пресноводных рыб Палеарктики. Подробное исследование его жизненного цикла осуществлено для северо-запада СССР Змерзлой (1972). По ее данным, в конце апреля, когда температура воды повышается до 5—7°, появляются первые самки со сформированными яйцевыми мешками; к концу 2-й декады мая (температура воды ~14°) этот процесс носит массовый характер, и самок без яйцевых мешков не наблюдается. I генерация рачков нового поколения появляется к концу июня (температура 18—19°). Прикрепление молодых самок этой генерации длится до начала июля. К концу июня перезимовавшее поколение отмирает. У молодых самок I генерации очень быстро (при 20—21° в 5—7 дней) формируются яйцевые мешки, которые возобновляются каждые 24 часа (скорость формирования зависит от температуры).

Самки II генерации появляются в конце августа—начале сентября. В конце августа при 21.4° наблюдается значительное увеличение интенсивности заражения рыб *Ergasilus*, но процент особей с яйцевыми мешками резко падает и составляет всего 36.4. К началу сентября, хотя температура остается такой же высокой, как в августе, процесс образования яйцевых мешков прекращается и возобновляется только весной следующего года. В течение осени и зимы происходит накопление яиц в яичнике. Таким образом, у *E. sieboldi* наблюдаются два поколения в год: I генерация — в конце июня—начале июля, II — в конце августа—начале сентября. Лишь 1-е летнее поколение продуцирует яйцевые мешки. У 2-го поколения, несмотря на достаточно высокую температуру осенью, яйцевые мешки в данном году не формируются, а у самок 1-го поколения этот процесс постепенно затухает и прекращается к сентябрю. В течение зимы происходит постепенное вымирание летнего поколения. Большую роль в жизненном цикле *Ergasilus* играет температура, которая замедляет или ускоряет отдельные этапы развития рачка. В процессе наших экспериментальных исследований по изучению влияния температуры на развитие и физиологическое состояние *E. sieboldi* было обнаружено, что при одних и тех же температурных условиях опытов, поставленных в разные сезоны, рачки ведут себя по-разному (Куперман и Шульман, 1972). Так во 2-ю половину зимы, а также в апреле и мае повышение температуры воды от 7° до весенне-летней влечет за собой сравнительно быстрое формирование яйцевых мешков. Чем температура воды в опыте выше, тем быстрее идет этот процесс (табл. 1). В то же время осенью такое же повышение температуры воды не стимулирует формирование яйцевых мешков. Только содер-

Т а б л и ц а 1
Влияние температуры на развитие *E. sieboldi*

Месяцы	Температура воды, град.	Продолжительность опыта, дни	Процент особей	
			без яйцевых мешков	с яйцевыми мешками
Октябрь	7—8	67	100	0
	12—14	56—58	100	0
	14—16	10—13	100	0
	14—16	40	88	12
Январь	7—8	20—22	100	0
	12—14	12—14	46	54
Февраль	7—8	26—30	76	26
	16—18	6	45	55
Апрель	7—8	34	0	100

жание зараженных щук при температуре 14—16° вызвало через 40 дней образование яйцевых мешков всего у 12% рачков (табл. 1).

Такой же процесс наблюдается в природе в наших широтах (Змерзлая, 1972). То же наблюдали Тэдла и Фернандо (Tedla, Fernando, 1970) у *E. confusus*, паразитирующего на окунях оз. Онтарио (Канада). В этом районе температура воды в октябре такая же, как в мае (+12°). Тем не менее в мае процесс формирования яйцевых мешков у *E. confusus* носит массовый характер, а в октябре полностью прекращается. Это приводит к мысли, что к влиянию температуры примешивается другой мощный фактор, в одном случае стимулирующий, в другом — задерживающий развитие *Ergasilus*. Наиболее заметное отличие природных условий в мае, когда начинается развитие, от сентября, когда оно кончается, — длина светового дня.

Для проверки этого предположения был проведен ряд рекогносцировочных опытов. Зараженным *Ergasilus* щукам, выловленным в разные сезоны года, создавали особые условия температуры и фотопериода, не свойственные данному сезону. Так, зимой и осенью создавали весенне-летние температуры и удлиненный световой день, а весной — при высоких температурах укороченный световой день. Контролем служили рачки, собранные со щук, находящихся в тех же температурных условиях, но при естественном освещении, а также рачки, собранные со щук, взятых непосредственно из естественных водоемов. Всего было поставлено семь вариантов опытов, в которых было использовано около 700 особей *Ergasilus*. От щук, выловленных из природных водоемов, было просмотрено еще 900 экз. рачков.

В опытах, поставленных в январе—марте,¹ использованы рачки, взятые из природы в январе, яичники которых были полностью набиты яйцами (III стадия по Куперману и Шульман, 1972). В это время у рачков не наблюдалось существенной разницы в темпе формирования яйцевых мешков в условиях дополнительного и естественного освещения. В обоих случаях от 70 до 80% особей развивали яйцевые мешки даже при сравнительно низких температурах (8—10°) (табл. 2).

Следующие опыты были поставлены в начале мая, когда в природе температура воды еще сравнительно низкая (9—10°), а длина светового дня достигает 15.5—16 час. В природе в это время у рачков еще только начинается формирование яйцевых мешков. Щуки, выловленные из природных водоемов в начале мая, были помещены на 15—17 дней в условия летней температуры (14—16°) и укороченного дня (9 час.). За этот срок у 78% подопытных рачков и у 89% контрольных сформировались яйцевые мешки. Эти эксперименты показали, что весной яйцевые мешки обра-

¹ В естественных условиях в это время длина дня варьирует от 7—8 час. в январе до 10 час. в феврале и 12.5 час. в марте. Однако в течение всего этого времени в нашем опыте поддерживался постоянный 12-часовой день.

Т а б л и ц а 2
Влияние фотопериода на развитие яйцевых мешков *E. sieboldi*
при температуре 8—10°

	Естественное освещение		12-часовой день	
	7 I—18 III	69	7 I—10 III	53
Сроки опыта	17 I—28 II	41		
Продолжительность опыта (в днях)				
Процент особей <i>Ergasilus</i> : без яйцевых мешков	19		28	
с яйцевыми мешками	81		72	

Т а б л и ц а 3
Влияние фотопериода на развитие яйцевых мешков у *E. sieboldi*
в мае при температуре 14—16°

	Естественное освещение		9-часовой день	
	7 V—24 V	15—17	7 V—24 V	15—17
Сроки опыта				
Продолжительность опыта (в днях)				
Процент особей <i>Ergasilus</i> : без яйцевых мешков	11		22	
с яйцевыми мешками	89		88	

зуются примерно одинаково как при естественном освещении, так и при укороченном световом дне (табл. 3).

Иная картина наблюдается осенью (табл. 4). В октябре у рачков, взятых из природных условий, никогда не бывает яйцевых мешков, а яичники почти не наполнены яйцами (I—II стадия по Куперману и Шульман, 1972). В это время наполнение яичников идет сравнительно медленно, так как и в декабре встречаются особи, находящиеся на II стадии. Температура воды в октябре 6—8°, а длина светового дня 9—11 час.

Т а б л и ц а 4
Влияние фотопериода на развитие яйцевых мешков *E. sieboldi*
в октябре—декабре при температуре 12—14°

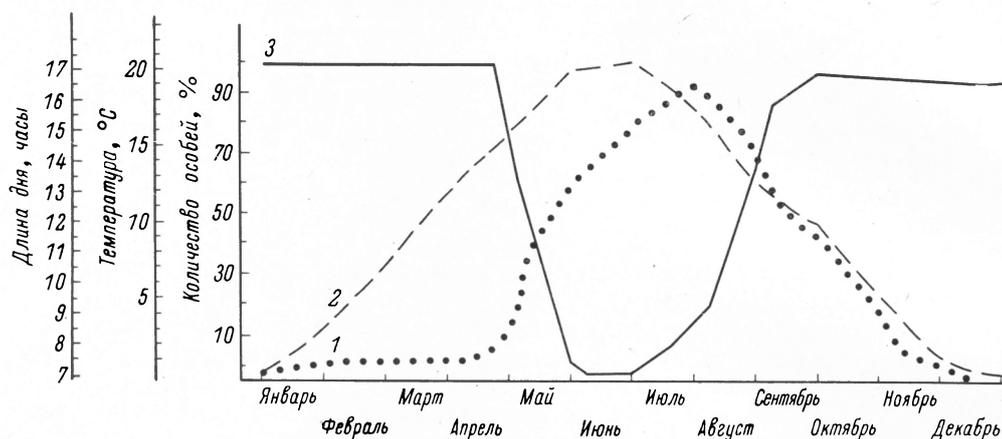
	Естественное освещение		12-часовой день			16-часовой день	
	14 X—12 XII	5 XI—11 XII	22 IX—2 XI	22 IX—30 XII	22 IX—20 XII	30 X—2 XI	30 X—30 XII
Сроки опыта	56—58	36	42	72	90	31	60
Продолжительность опыта (в днях)							
Процент особей <i>Ergasilus</i> : без яйцевых мешков	100	100	100	82	83	80	24
с яйцевыми мешками	0	0	0	18	17	20	76

Как уже упоминалось, повышение температуры воды не стимулирует образование яйцевых мешков у *Ergasilus*, взятых из природы в октябре. Однако повышение температуры до 12—14° и удлинение светового дня до 12 час. приводит к образованию у 17—18% особей яйцевых мешков. Хотя процент этот невелик, но среди этих рачков обнаружены единичные особи с уже готовыми науплиями, что говорит о том, что при длительной (90 дней) экспозиции возможно не только формирование яйцевых мешков, но и развитие в них яиц. Но нужно отметить, что сам процесс реакции идет замедленными темпами.

В контроле формирования яйцевых мешков не наблюдалось.

В ноябре процесс накопления яиц в яичнике *Ergasilus* продолжается. В природе температура падает до 2.6°, а длина светового дня до 7.5 час.

Опыты, проведенные с ноября до 1 января с увеличением фотопериода до 16 час. при той же температуре (12—14°), показали, что в это время очень небольшой процент рачков формирует яйцевые мешки даже при естественном освещении, а при удлинении светового дня уже большинство *Ergasilus* способно к образованию яйцевых мешков. При этом чем дольше влияние света, тем процесс идет интенсивнее и в конечном итоге приводит к образованию науплиусов (у 11% особей с яйцевыми мешками при продолжительности опыта 60 дней) (табл. 4). По-видимому, для организма *Ergasilus* не безразлично, подвергался ли он перед экспериментом воздействию пониженных температур или нет. Это явствует из сравнения развития *Ergasilus*, высаженных в теплую воду в сентябре и к началу ноября. В первом случае формирование яйцевых мешков идет медленнее. Этот факт можно объяснить тем, что в первом случае рачки не подвергались охлажде-



Зависимость формирования яйцевых мешков у особей *Ergasilus sieboldi* от температуры воды и длины светового дня в природных условиях.

1 — температура воды; 2 — длина дня; 3 — количество особей *E. sieboldi* без яйцевых мешков (%).

нию, а во втором — подвергались. По аналогии с насекомыми у них прошел период реактивации и поэтому они более активно реагируют на летние температуры, но еще чувствительны к увеличению фотопериода.

Полученные данные несомненно связаны как с сезонными изменениями условий в природе, так и с адаптацией к ним рачков. Так, в опытах, проведенных осенью при оптимальных для развития температурах, образование и развитие яйцевых мешков у *Ergasilus* может происходить только в условиях удлиненного светового дня. Это явление имеет большое адаптивное значение. Если бы образование яйцевых мешков осенью стимулировалось только высокой температурой, то это привело бы к появлению нового поколения и неминуемой его гибели как раз к концу осени, когда наступает резкое снижение температуры. Зависимость возникновения яйцевых мешков еще и от длины светового дня можно рассматривать как адаптацию, предохраняющую от случайного появления генераций, обреченных на гибель зимой.

В природе эта адаптация определяется чувствительностью к фотопериоду, которая появляется задолго до снижения температуры, и стимулируется только начавшимся уменьшением длины дня. Так, по Змерзлой (1972) этот процесс начинается уже в середине июля (появляются 10% особей без яйцевых мешков). С последующим сокращением длины дня эта цифра неуклонно растет и к концу августа достигает 63.6%. Формирование яйцевых мешков прекращается к концу первой декады сентября, хотя в это время температура воды еще достаточно высока, чтобы обеспе-

чить развитие *Ergasilus*. Только в октябре температура снижается настолько, что оно становится невозможным. Далее снижение температуры продолжается и достигает своего минимума к декабрю. На этом уровне температура держится до конца апреля. Уже в первой декаде мая при температуре 7° появляются первые особи с яйцевыми мешками, а к концу декады при 10—12° идет бурное развитие *Ergasilus* (см. рисунок).

Таким образом, наши эксперименты и наблюдения в природе показывают, что с января до середины лета формирование яйцевых мешков стимулируется только температурой, а с середины лета и осенью оно в основном зависит от длины светового дня. Такая закономерность развития на фоне сезонных изменений температуры и фотопериода типична для явления фотопериодической реакции, свойственной многим насекомым, клещам и некоторым другим другим беспозвоночным.

Картина взаимозависимости образования яйцевых мешков *E. sieboldi* от температуры воды и длины дня, изображенная на рисунке, аналогична тому, что приводится для насекомых и клещей, развитие которых проходит с диапаузой. Интересно отметить, что диапауза большинства паразитических насекомых хотя и происходит синхронно с диапаузой хозяина, но не зависит от его физиологического состояния, и факторы, обуславливающие ее, действуют на паразита в большинстве случаев непосредственно (Масленникова, 1968). Насекомые, обладающие фотопериодической реакцией, реагируют не на силу освещенности (она может быть минимальной), а на продолжительность освещения. Поэтому многим почвенным и водным насекомым, получающим минимальное освещение, также присуща фотопериодическая реакция (Данилевский, 1961). Все вышеизложенные данные говорят о том, что у *E. sieboldi* существует состояние диапаузы, которая, по-видимому, не связана с физиологическим состоянием хозяина.

Л и т е р а т у р а

- Д а н и л е в с к и й А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Изд. ЛГУ.
- З м е р з л а я Е. И. 1972. *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832, его развитие, биология и эпизоотологическое значение. Известия ГосНИОРХ, т. 80 : 132—177.
- К у п е р м а н Б. И. и Ш у л м а н Р. Е. 1972. Опыт экспериментального исследования влияния температуры на некоторых паразитов леща и щуки. Вестник ЛГУ, 3, Биология, вып. 1 : 5—16.
- М а с л е н н и к о в а В. А. 1968. Регуляция сезонного развития паразитических насекомых. В сб.: «Фотопериодические адаптации у насекомых». Изд. ЛГУ : 129—149.
- T e d l a S. and C. H. F e r n a n d o, 1970. On the biology of *Ergasilus confusus* Bera (Copepoda) infesting yellow perch *Perca fluviatilis* L. in the Bay of Quinte, Lake Ontario, Canada. *Crustaceana*, 19 (1) : 1—15.

ON THE INFLUENCE OF SOME ABIOTIC FACTORS ON THE DEVELOPMENT OF *ERGASILUS SIEBOLDI* (CRUSTACEA, COPEPODA)

B. I. Kuperman, R. E. Shulman

S U M M A R Y

Conducted experiments and observations in nature have shown that in spring and early summer the formation of egg sacs of *Ergasilus sieboldi* is stimulated only by temperature while from midsummer and in autumn it depends to a considerable extent on a day length. This suggests that parasitic crustaceans of the genus *Ergasilus* have a state of diapause.