

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ МОРСКИХ
ЦИСТОФОРНЫХ ЦЕРКАРИЙ ВО ВНЕШНЕЙ СРЕДЕ

Т. А. Тимофеева

Мурманский морской биологический институт АН СССР,
Дальние Зеленцы, Мурманской области

Приводятся результаты проведенных экспериментов по продолжительности жизни трех видов баренцевоморских цистофорных церкарий в морской воде. Прослежено расходование запасных питательных веществ (гликоген) в процессе жизнедеятельности церкарий.

Церкарии, свободноживущие личинки трематод, живут во внешней среде относительно короткое время. За этот период они должны отыскать подходящего хозяина и внедриться в него. Продолжительность жизни зависит от степени активности церкарий, их величины и количества запасных питательных веществ, накопленных в их тканях за время развития в теле моллюсков. На сроки жизни церкарий одного и того же вида влияют также температура и содержание кислорода в окружающей среде (Гинецинская, 1960; Гинецинская, Добровольский, 1963; Dutt a. Srivastava, 1962; Palm, 1962, и др.). Подавляющее число исследованных церкарий живет в воде не более суток. Однако отдельные виды могут оставаться живыми и до 3—5 суток (Гинецинская, 1968).

Цистофорные церкарии составляют в силу своего морфологического своеобразия особую группу. Хвост их видоизменен в полую капсулу или цисту, в которую прячется тело церкарии вместе с извергательной трубкой. Снаружи на капсуле, имеющей обычно округлую или удлинненную форму, располагаются различного рода придатки, играющие роль при движении или парении церкарий в воде. При попадании во второго промежуточного хозяина извергательная трубка, находящаяся в свернутом виде внутри капсулы, мгновенно выворачивается и как шприц вводит церкарию в полость тела рачка, что является важным приспособлением цистофорных церкарий для заражения промежуточных хозяев. Сами цистофорные церкарии мелкие, лишенные каких бы то ни было железистых образований, неподвижно лежат в полости капсулы.

При работе с баренцевоморскими цистофорными церкариями была отмечена их способность оставаться живыми в морской воде в течение нескольких дней. С целью выяснения особенностей периода свободной жизни цистофорных церкарий был поставлен ряд экспериментов. Материалом для работы послужили три вида: *Cercaria appendiculata* Pelsepner, 1906, *C. octocauda* Tschubrik, 1952 и *C. saccocaudata* Tschubrik, 1966. Все они обнаружены в переднежаберном моллюске *Tectonatica clausa*. Для опытов использовали живых, только что вышедших из моллюсков церкарий, втянувших свое тело в капсулу. В отдельные солонки в 15—25 мл чистой морской воды отсаживали около 2—3 сотен одновозрастных церкарий. Солонки находились в кюветах с проточной морской водой для поддержания нормальной для жизни церкарий температуры (6—10° С). Каждый день солонки просматривали под биноклем, при этом отмечали физиологическое состояние, активность и подвижность церкарий,

число живых и погибших. По мере надобности вода в солонках менялась. Параллельно часть материала была использована для изучения динамики запасных питательных веществ. Гликоген выявлялся с помощью гистохимической реакции ШИК и окраской церкарий жидкостью Люголя. Для выявления нейтральных жиров были применены окраски суданом черным и суданом III, а также осмирование.

Результаты проведенных опытов по выживаемости цистофорных церкарий в морской воде приведены в таблице.

Выживаемость цистофорных церкарий в морской воде (в сутках)

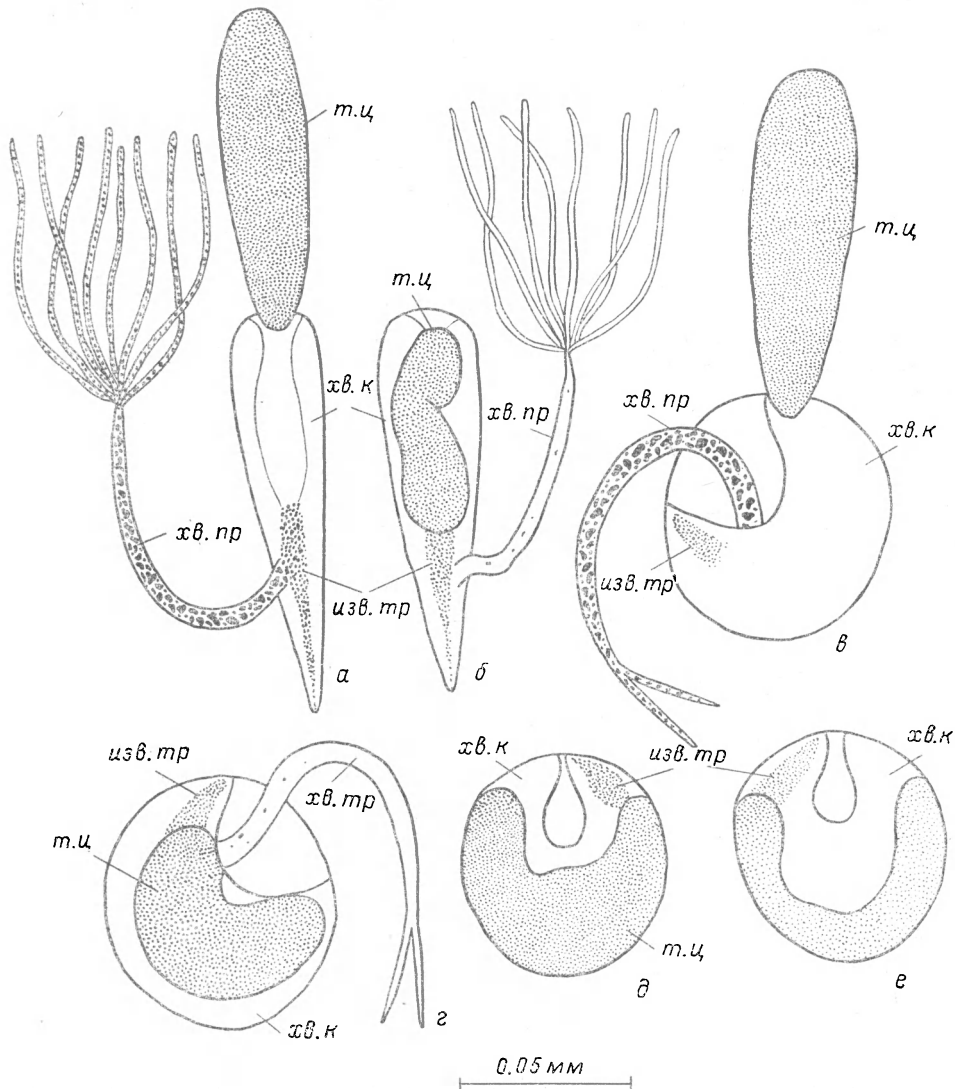
Вид церкарий	Период двигательной активности	Средняя продолжительность жизни	Максимальная продолжительность жизни
<i>C. appendiculata</i>	3—5	4—5	10—14
<i>C. octocauda</i>	2—3	2	6—7
<i>C. saccocaudata</i>	—	20—25	35—40

Наиболее короткое время живет *C. octocauda*. Тело этой церкарии помещается в конусовидной капсуле, от нижней части которой отходит длинный хвостовой придаток, заканчивающийся 8 тонкими нитями. Плавные сгибания и разгибания хвостового придатка вызывают маятникообразные колебания капсулы с церкарией. Активные движения хвостового придатка отмечались лишь в первые 2—3 дня. К концу 3-го дня все церкарии были неподвижны, хотя многие еще оставались живыми. Живые церкарии при надавливании на покровное стекло выстреливались через извергательную трубку, однако были малоподвижны и скоро погибали. Максимальная продолжительность жизни *C. octocauda* не превышала недели.

C. appendiculata энергично двигают хвостовым придатком, снабженным на конце фуркой и напоминающим по внешнему виду хвост типичных фуркоцеркарий. Быстрые огибания и разгибания хвостового придатка заставляют сферическую капсулу маятникообразно колебаться в толще воды. Подобный характер движений так же, как и у *C. octocauda*, служит, по-видимому, для привлечения промежуточных хозяев. *C. appendiculata* в течение первых 3—4 дней опыта энергично двигает своим хвостовым придатком. На 4—5-й день активность резко падает. Большая часть церкарий к этому времени совершенно неподвижна, и лишь отдельные особи при встряхивании солонки начинают слабо шевелить хвостовым придатком. К этому времени приурочено и начало их гибели. Начиная с 7-го дня оставшиеся в живых церкарии совершенно неподвижны. Их выстреливание происходит нормально, но они скоро гибнут и, вероятно, не способны к заражению вторых промежуточных хозяев. Максимальная продолжительность жизни *C. appendiculata* в наших опытах равнялась двум неделям.

Наиболее длительное время жила *C. saccocaudata*. Эта церкария совершенно неподвижно лежит в полости дисковидной капсулы. Хвостовой отросток в виде тонкого филамента, свисающего на одном из полюсов капсулы, двигательных функций не несет и, по-видимому, является рудиментом. Подавляющая часть церкарий жила в морской воде более 20 дней. К концу этого срока они нормально выстреливались при надавливании на покровное стекло препарата, а выстреленные церкарии несколько часов двигались и жили. В литературе отмечается, что пресноводные цистофорные церкарии рода *Halipegus* сохраняли свою жизнеспособность от 2 до 6 недель (Knull, 1935; Thomas, 1939). Эти церкарии, как и *C. saccocaudata*, неподвижны и заключены внутри хвостовой камеры. После 30 дней выживания *C. saccocaudata* начинают довольно быстро гибнуть, лишь отдельные особи доживали до 35—40 дней.

Поскольку в период свободной жизни церкарии не питаются, их активность обеспечивается наличием запасных питательных веществ. Показано, что содержание некоторых видов церкарий в среде с добавлением глюкозы увеличивает продолжительность их жизни в 2—3 раза (Гинецинская, 1968; Schreiber, Schubert, 1949). Однако вряд ли эти дан-



Распределение гликогена у цистофорных церкарий (реакция ШИК).

a — *Cercaria octocauda*, только что вышедшая из моллюска; *b* — *C. octocauda* после 4 дней жизни; *c* — *C. appendiculata*, только что вышедшая из моллюска; *г* — *C. appendiculata* после 4 дней жизни; *д* — 1-дневная *C. saccosaudata*; 20-дневная *C. saccosaudata*. (т. ц. — тело церкарии; хв. к. — хвостовая камера; хв. пр. — хвостовой придаток; изв. тр. — извергательная трубка).

ные представляют ценность при рассмотрении природных ситуаций. Характер запасных питательных веществ и их распределение в теле церкарий достаточно хорошо изучены (Лутта, 1939; Гинецинская, Добровольский, 1963; Palm, 1962; Cheng, 1962, и др.). Основным энергетическим веществом у церкарий является гликоген. Он обнаружен как в теле, так и в хвосте церкарий.

Изучение запасных питательных веществ у бarenцевоморских цистофорных церкарий показало, что в их теле содержится значительное количество диффузного гликогена (см. рисунок). В хвостовых придатках *C. appendiculata* и *C. octocauda*, только что покинувших тело моллюска, также сосредоточено большое количество гликогена в виде крупных глы-

бок и гранул (см. рисунок, а, в). Значительные запасы диффузного гликогена имеются и в извергательной трубке. В процессе развития церкарий в теле рений в зачатке капсулы концентрируются большие запасы гликогена, однако у зрелых церкарий бесструктурное вещество капсулы свободно от него. В процессе жизнедеятельности церкарий в первую очередь используется гликоген, локализующийся в активных и подвижных частях их тела, а именно в хвостовом придатке *C. appendiculata* и *C. octocauda*. У 1-дневных, активнодвигающихся церкарий этих видов в хвостовом придатке содержится значительное количество гликогена в виде гранул и глыбок. Однако уже на 4-й день жизни церкарий в морской воде гликогена в хвостовом придатке фактически не остается (см. рисунок, б, в). К этому времени наблюдали мы и резкий спад двигательной активности церкарий. *C. octocauda* уже на 3-й день совершенно неподвижны, и лишь отдельные экземпляры *C. appendiculata* после 4 дней слабо шевелили своим хвостовым придатком. В то же время количество диффузного гликогена в теле церкарий и в извергательной трубке практически оставалось неизменным. Так, 1- и 20-дневные *C. saccocaudata* показали лишь незначительное различие в запасах гликогена (см. рисунок, д, е). По-видимому, гликоген в извергательной трубке и в теле церкарий служит источником энергии главным образом при проникновении их в организм промежуточного хозяина и почти не расходуется во время жизни в воде.

Известно, что в теле некоторых видов церкарий содержится и жир, как правило, экскреторной природы. Для отдельных видов показано, что нейтральный жир может быть использован в качестве источника энергии и у церкарий (Гинецинская, Добровольский, 1963). В теле цистофорных церкарий жира не обнаружено. Для них гликоген является единственным запасным питательным веществом.

Цистофорные церкарии характеризуются более длительным периодом свободной жизни, чем большинство других церкарий. Это, по всей видимости, связано с тем, что они неподвижны и находятся в герметически закрытой капсуле, защищающей их от вредных воздействий внешней среды. Возможно, что на продолжительность жизни исследованных видов оказывает определенное влияние низкая летняя температура воды (8—11° С). Хорошо известно, какое большое влияние оказывает температура на продолжительность жизни церкарий. Так, *Cercaria limbaea ovatae* при 2° живут свыше 70 ч, но погибают уже через 10 ч при повышении температуры до 33° (Palm, 1962). Подобного рода данные приводят и другие авторы.

Различия в продолжительности жизни отдельных видов цистофорных церкарий хорошо объясняются различиями в их поведении во время свободной жизни. Активно двигающиеся виды, такие, как *C. appendiculata* и *C. octocauda*, живут в несколько раз меньше, чем неподвижные *C. saccocaudata*. Прекращение движений хвостового придатка у первых двух связано с расходом запасов гликогена. Андерсон и Уайтфилд (Anderson a. Whitfield, 1975), изучавшие популяции церкарий *Transversotrema patialensis*, отмечают, что активность церкарий прямо пропорциональна количеству резервных веществ (гликогена). Эта закономерность отмечается для всех исследованных видов (Гинецинская, Добровольский, 1963 и др.).

Гликоген, локализующийся в теле цистофорных церкарий, почти не расходуется во время жизни во внешней среде. У *C. appendiculata* и *C. octocauda* вообще не удалось уловить каких бы то ни было различий в окраске препаратов, обработанных на гликоген, у церкарий, только что покинувших тело моллюска, и у 4-дневных церкарий. У 20-дневных *C. saccocaudata* отмечено лишь очень незначительное изменение в окраске препаратов. По-видимому, церкарии, неподвижно лежащие в герметически закрытых капсулах, находятся в состоянии, близком анабиозу. Этим обстоятельством, вероятно, объясняется и большая продолжительность жизни *C. saccocaudata*. Понятно и закономерно высокое содержание гликогена в извергательной трубке, которая с большой быстротой и силой

выбрасывает церкарию в полость тела второго промежуточного хозяина, пронизывая при этом стенку его кишечника.

Большие вариации наблюдаются в сроках индивидуальной жизни церкарий одного вида. Максимальная продолжительность их жизни, по-видимому, не соответствует тому периоду, в течение которого они способны к заражению промежуточных хозяев. Выстреливание их через извергательную трубку наблюдалось нами в течение всей жизни церкарий. Вызывалось оно искусственно: надавливанием на покровное стекло препарата. Не ясно, происходит ли нормальное выстреливание «старых» церкарий в природных условиях или они уже не способны к этому. Во всяком случае церкарии, выстреленные через извергательную трубку во второй половине своей жизни, были малоподвижны и почти сразу же погибали. Можно предположить, что такие «старые» церкарии, даже попав в полость тела промежуточного хозяина, вряд ли смогут прижиться в нем. Способности церкарий к заражению более соответствует средняя продолжительность их жизни и период двигательной активности (см. таблицу). Обе эти характеристики почти совпадают по времени и в 2—3 раза короче максимальной продолжительности жизни. Время заражения рыб церкариями *Transversotrema patialensis* тесно связано с периодом, в течение которого личинки совершают активные плавательные движения (Anderson, Whitfield, 1975). Связь между активностью и способностью к заражению демонстрирует и выведенная авторами этой работы математическая модель, в которой способность к заражению прямо пропорциональна активности церкарий. У *Cercaria floridensis* способность к инфицированию на рыбах также уменьшается при старении личнок (Miller, McCoy, 1930). Закономерности периода свободной жизни цистофорных церкарий в целом соответствуют данным, полученным на большом числе видов церкарий других групп. Более высокая продолжительность жизни цистофорных церкарий связана с наличием у них герметически закрытой хвостовой капсулы, в которой неподвижно лежит тело церкарии.

Л и т е р а т у р а

- Г и н е ц и н с к а я Т. А. 1960. Гликоген в теле церкариев и зависимость его распределения от их биологии. ДАН СССР, 135 (4) : 1012—1015.
- Г и н е ц и н с к а я Т. А. 1968. Трематоды их жизненные циклы, биология и эволюция. Изд. «Наука». Л. : 1—411.
- Г и н е ц и н с к а я Т. А., Д о б р о в о л ь с к и й А. А. 1963. Гликоген и жир на разных фазах жизненного цикла сосальщиков. ч. II. Биологическое значение гликогена и жира. Вестн. ЛГУ. 3 : 23—33.
- Л у т т а А. С. 1939. Динамика запасных питательных веществ у паразитических червей в зависимости от цикла их развития. Уч. зап. ЛГУ. 43, сер. биол., 11 : 129—172.
- A n d e r s o n R. M., W h i t f i e l d P. Y. 1975. Survival characteristics of the free-living cercarial population of the ectoparasitic digeneans *Transversotrema patialensis* (Soparker, 1924). Parasitology, 70 (3) : 295—310.
- C h e n g T h. C. 1962. The effects of parasitism by the larvae of *Echinoparyphium* Dietz (Trematoda: Echinostomatidae) on the structure and glycogen deposition in the hepatopancreas of *Helisoma trivolvis* (Say). Amer. Zool., 2, 4 : 328—342.
- D u t t S. C., S r i v a s t a v a H. D. 1962. Biological studies on *Orientobilharzia dattai* (Dutt a. Srivastava, 1952) Dutt and Srivastava, 1955 — a blood fluke of ruminants. Indian. J. Veterinary Science., 32; 215—228.
- K r u l l W. H. 1935. Studies on the life history of *Halipegus occidialis* Stafford, 1905. Amer. Midl. Nat., 16 : 129—143.
- M i l l e r H. M., S. M c C o y. 1930. An experimental study of the behaviour of *Cercaria floridensis* in relation to its fish intermediate host. J. Parasitol., 16 : 185—197.
- P a l m V. 1962. Glycogen und Fett bei Trematodenlarvenstadien am Beispiel von *Dolichosaccus rastellus* und *Haplometra cylindraceum* (Plagiorchiidae). Acta parasitol. Polon., 10, 117—123.
- S c h r e i b e r F. G., M. S c h u b e r t. 1949. Experimental infections of the snail *Australorbis glabratus* with the trematoda *Schistosoma mansoni* and the production of cercaria. J. Parasitol., 35 : 91—100.
- T h o m a s L. J. 1939. Life cycle of a fluke *Halipegus excentricus* n. sp. found in the ears of frogs. J. Parasitol., 25 : 207—221.

THE DURATION OF LIFE OF MARINE CYSTOPHOROUS CERCARIAE
IN THE ENVIRONMENT

T. A. Timofeeva

S U M M A R Y

Experiments were conducted on the duration of life in sea water of three species of cystophorous cercariae from the Barents sea. The expenditure of reserve nutritive substances (glycogene) in the process of the vital activity of cercariae was followed. The life duration of cystophorous cercariae is considerably longer than that cited in literature for other groups of cercariae that is associated with their morphological and biological peculiarities.
