

УДК 576.895.122 : 594.32 : 577.472 (26)

ВЛИЯНИЕ ТРЕМАТОДНОЙ ИНВАЗИИ НА ВЫЖИВАЕМОСТЬ
МОЛЛЮСКОВ *LITTORINA OBTUSATA* (L)
И *L. SAXATILIS* (OLIVI)
В УСЛОВИЯХ ЭКСТРЕМАЛЬНО НИЗКОЙ СОЛЕННОСТИ СРЕДЫ

С. О. Сергиевский, А. И. Гранович, Н. А. Михайлова

Проанализировано влияние заражения партенитами трематод (преимущественно *Microphallus* группы «*pygmaeus*») на выживаемость моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* в условиях полного опреснения. Показано, что устойчивость к опреснению у зараженных моллюсков понижена. Устойчивость *L. saxatilis* выше, чем *L. obtusata*. У обоих видов устойчивость выше у особей, собранных в верхней зоне пояса макрофитов. Устойчивость также зависит от температурных условий опыта. Обсуждается вопрос о сезонных колебаниях солености как возможного фактора регуляции экстенсивности заражения популяций литторин, а также их фенотипической и демографической структур.

Значительное влияние партеногенетических поколений трематод на физиологию моллюсков-хозяев не вызывает сомнения (Гинецинская, 1968; Cheng, 1967). Большинство работ посвящено анализу защитных реакций и патологических изменений в организме моллюсков (Герман и др., 1983; Venex, Matricon-Gondran, 1981; Herberts, 1978). Работы, рассматривающие изменение нормальных физиологических процессов у зараженных моллюсков, немногочисленны (в особенности по морским моллюскам). Специальному рассмотрению подлежит вопрос о влиянии трематодной инвазии на выживаемость моллюсков при экстремальных воздействиях факторов внешней среды. Имеющиеся исследования выполнены на моллюсках, зараженных трематодами, которые выделяют свободноживущие церкарии. Это позволяет определять зараженность моллюсков без вскрытия (Бергер, Кондратенков, 1974; Белякова, 1976; Стадниченко, 1983; Чубрик, 1966, и др.). Литоральные гастроподы рода *Littorina* в Белом и Баренцевом морях заражены в основном партенитами *Microphallus* группы «*pygmaeus*». Для этих трематод характерно формирование метацеркарий в дочерних спороцистах (Галактионов, 1982). Экспериментально-физиологическое изучение системы «микрофаллиды—литторины» до настоящего времени практически не проводилось, так как определение зараженности возможно только при вскрытии моллюсков. В ходе комплексного паразитологического обследования популяций *L. obtusata* и *L. saxatilis* обнаружен эффект нарушения приливо-отливной ритмики миграций у зараженных микрофаллидами моллюсков: во время отлива незараженные моллюски прячутся в толщу макрофитов, а зараженные преимущественно остаются на поверхности — в результате происходит «расслоение» популяции по степени зараженности (Сергиевский, 1983; Сергиевский и др., 1984). Использование этого эффекта дает возможность получения выборки моллюсков из одной популяции и с одного горизонта, существенно различающихся по экстенсивности заражения. Настоящая работа посвящена анализу воздействия экстремально низкой солености на выживаемость литторин из выборок с разным уровнем зараженности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Основная часть экспериментов выполнена на материале, собранном в августе 1982 г. на оконечности Западной косы Южной губы о. Рязжова (Северный Архипелаг Кандалакшского залива, Белое море). Моллюсков собирали во время отлива в нижней и в верхней зоне пояса литоральных макрофитов. В каждой зоне отдельно собирали литторин с поверхности макрофитов и из их толщи. Для сделанных таким образом выборок определяли экстенсивность заражения путем вскрытия части моллюсков. Остальных особей использовали для постановки экспериментов. Порции моллюсков помещали в пресную воду; через определенные промежутки времени часть моллюсков изымали и помещали в морскую воду нормальной солености, после чего определяли долю погибших особей. Критерием гибели служило отсутствие сокращения ноги при уколе иглой. Эксперименты проводили при разной температуре: в изотермических условиях (+5 °С и +10 °С — для *L. obtusata*; +10 °С — для *L. saxatilis*) и при нестабильных температурных условиях (+8—18 °С — для обоих видов). Дополнительно использованы данные экспериментов, полученные в июне 1981 г. при сравнении материала из разных популяций в районе губы Чула: для *L. obtusata* и *L. saxatilis* были получены выборки с очень высокой зараженностью с центрального валуна корги у Левин-наволока, которых сравнивали с выборками из популяций с низким уровнем инвазии (мыс Картеш — для *L. saxatilis* и Иванов-наволока — для *L. obtusata*). Эти эксперименты проводили при температуре +5 °С. Опыты в изотермических условиях были поставлены в холодильных камерах Беломорской биологической станции ЗИН АН СССР. Соленость естественных местообитаний литторин, использованных в экспериментах: 16—18 ‰ — в районе о. Рязжова; 23—25 ‰ — в районе губы Чула (Луканин, Ошурков, 1981).

Экстенсивность инвазии партенитами трематод выборок *L. obtusata* и *L. saxatilis*, использованных в экспериментах

Место сбора	Дата	Расположение пробы в поясе макрофитов	<i>L. obtusata</i>		<i>L. saxatilis</i>	
			зараженность (%)	вскрыто (экз.)	зараженность (%)	вскрыто (экз.)
Западная коса Южной губы о. Рязжова	Август 1982	Верхняя зона с поверхности из толщи	93.3 ± 3.23	60	84.9 ± 4.92	53
			23.2 ± 4.66	82	36.4 ± 4.50	110
		Нижняя зона с поверхности из толщи	61.0 ± 4.76	105	85.9 ± 4.35	64
Иванов-наволока	Июнь 1981	19.7 ± 3.68	117	46.9 ± 6.24	64	
		Суммарно по всем зонам	8.7 ± 1.52	345	—	—
Мыс Картеш Корга у Левин-наволока		—	—	4.8 ± 3.30	42	
		91.3 ± 4.18	46	89.7 ± 5.64	29	

В общей сложности в экспериментах использовано около 4000 экз. обоих видов. В работе приведено графическое изображение результатов экспериментов (во всех случаях на графиках указана ошибка процента погибших моллюсков ($P \pm m_p$)). Данные по уровню зараженности выборок, использованных в экспериментах, приведены в таблице.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрение рис. 1—3 показывает, что в эксперименте для обоих видов литторин характерен более высокий темп смертности моллюсков из выборок с высоким уровнем заражения партенитами. Существенно, что эти различия выявляются при попарном сравнении выборок, сделанных в одной популяции и с одного горизонта (рис. 1—2), что исключает влияние топографической принадлежности на полученные различия. Необходимо отметить, что ряд экспериментов (рис. 1, а, в) выявляет лишь тенденцию к большей смертности

моллюсков из выборок с высокой зараженностью (различия статистически недостоверны). Эти данные получены для выборок *L. obtusata* из верхней зоны пояса фукоидов (эксперименты в изотермических условиях). Отсутствие хорошо выраженных различий в темпах смертности в данном случае связано, вероятно, с большей резистентностью моллюсков из этой зоны к опреснению (см. ниже). Анализ экспериментов, поставленных на материале из разных популяций (что методически менее корректно), также выявляет более высокий темп смертности моллюсков из популяций с высокой зараженностью (рис. 3). Для *L. obtusata* эти различия опять же выражены в более слабой степени. Совокупность дан-

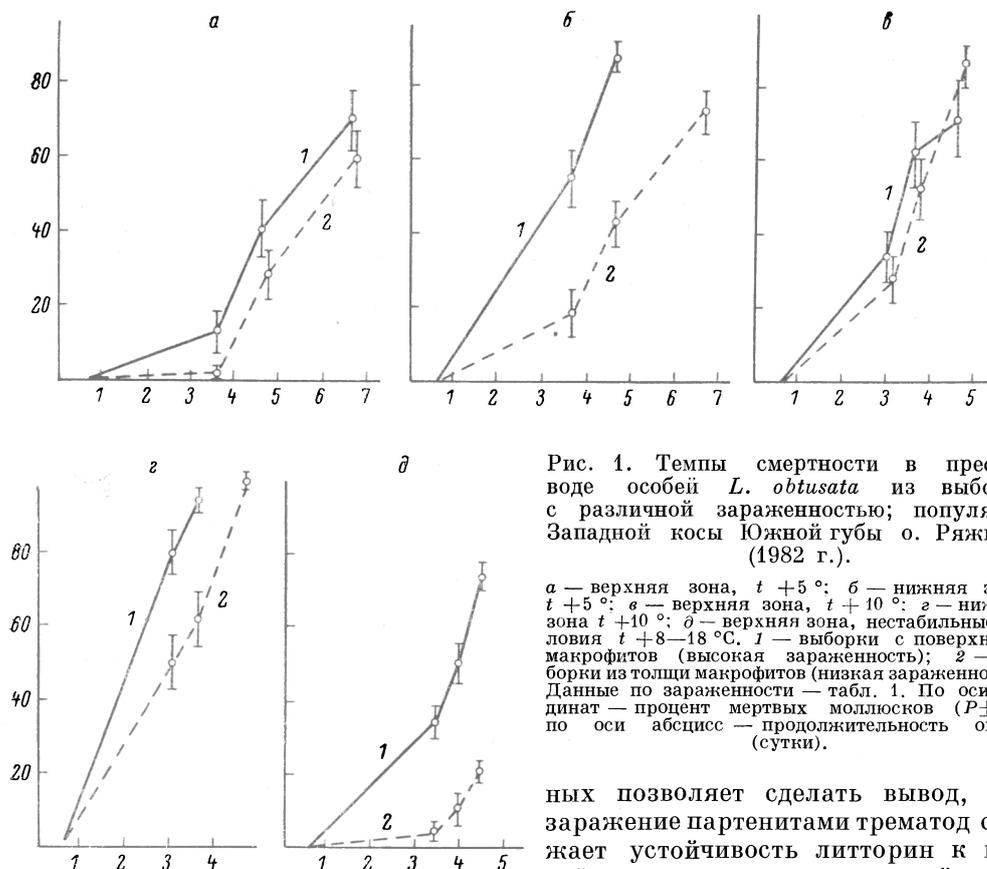


Рис. 1. Темпы смертности в пресной воде особей *L. obtusata* из выборок с различной зараженностью; популяция Западной косы Южной губы о. Ряжкова (1982 г.).

а — верхняя зона, $t + 5^{\circ}$; б — нижняя зона, $t + 10^{\circ}$; в — верхняя зона, $t + 10^{\circ}$; г — нижняя зона $t + 10^{\circ}$; д — верхняя зона, нестабильные условия $t + 8-18^{\circ}\text{C}$. 1 — выборки с поверхности макрофитов (высокая зараженность); 2 — выборки из толщи макрофитов (низкая зараженность). Данные по зараженности — табл. 1. По оси ординат — процент мертвых моллюсков ($P \pm m_p$); по оси абсцисс — продолжительность опыта (сутки).

ных позволяет сделать вывод, что заражение партенитами трематод снижает устойчивость литторин к воздействию экстремально низкой солености. Следует отметить, что различия попарно сравниваемых выборок моллюсков по экстенсивности заражения (см. таблицу) связаны исключительно с видами *Microphallus* группы «*pygmaeus*» (в основном *M. piriformes*). Экстенсивность заражения группой видов со свободноживущими церкариями (*Himasthla*, *Renicola* и др.) низка (1—4 %) и достоверно не различается для всех выборок. Таким образом, можно говорить именно о влиянии партенит *Microphallus* группы «*pygmaeus*» на выживаемость литторин. Разными авторами показано, что заражение партенитами трематод снижает адаптационные возможности моллюсков (Бергер, 1969; Бергер, Кондратенков, 1974; Белякова, 1976; Стадниченко, 1983; Чубрик, 1966; Tallmark, Norrgren, 1976). В частности, зараженные моллюски быстрее гибнут при экстремальных воздействиях абиотических факторов (температуры, солености, обсыхания). Все эти данные касаются заражения моллюсков трематодами со свободноживущими церкариями. Наши данные по влиянию заражения партенитами *Microphallus* группы «*pygmaeus*» на выживаемость литторин в условиях полного опреснения подтверждают общую закономерность.

Данные экспериментов позволяют сделать ряд дополнительных выводов о факторах, влияющих на устойчивость литторин к опреснению. Темпы смертности моллюсков в экспериментах, поставленных при более высокой температуре, выше, чем в условиях низкой температуры. Наиболее явные различия

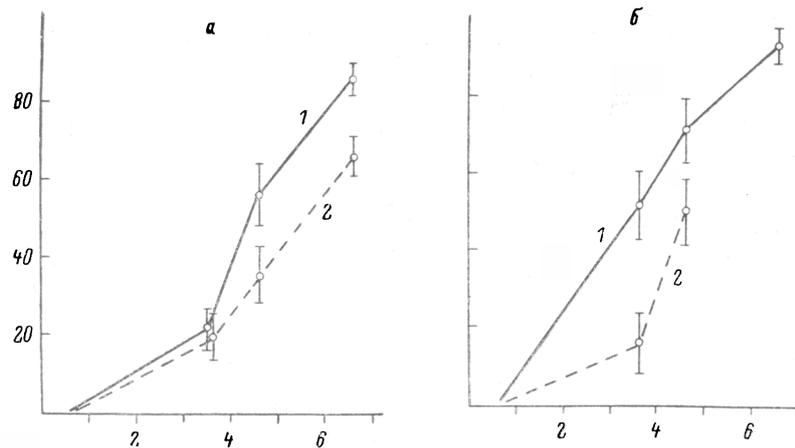


Рис. 2. Темпы смертности в пресной воде особей *L. saxatilis* из выборок с различной зараженностью; популяция Западной косы Южной губы о. Ряжкова (1982 г.).

а — верхняя зона; $t + 10^\circ$; б — нижняя зона; $t + 10^\circ$;
в — верхняя зона, нестабильные условия — $t + 8 - 18^\circ\text{C}$.

Остальные обозначения, как на рис. 1.

в темпах смертности между моллюсками из выборок с разной зараженностью проявляются в опытах, поставленных в непостоянных температурных условиях. Выживание моллюсков в условиях полного опреснения зависит от многих факторов: эффективности герметизации мантийной полости, поддержания солевого баланса, сохранения кислотного состава гемолимфы. Повышение температуры сопряжено с интенсификацией обмена, что обуславливает более быструю

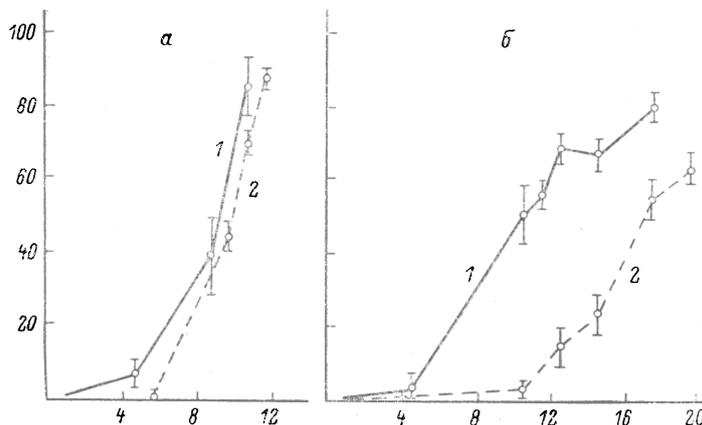
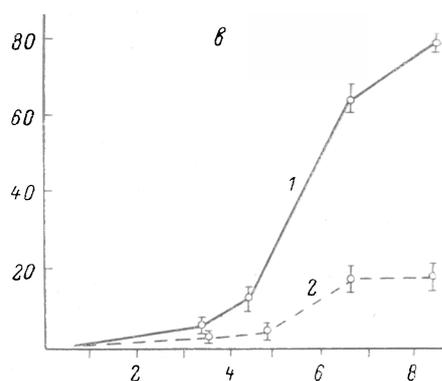


Рис. 3. Темпы смертности в пресной воде особей *L. obtusata* и *L. saxatilis* из популяций с разным уровнем зараженности (1981 г.).

а — *L. obtusata*; 1 — корга у Левин-наволока (высокая зараженность), 2 — Иванов-наволоки (низкая зараженность), б — *L. saxatilis*: 1 — корга у Левин-наволока (высокая зараженность); 2 — мыс Картеж (низкая зараженность). Эксперименты поставлены при $t + 5^\circ\text{C}$.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

гибель моллюсков, вероятно, вследствие самоотравления продуктами анаэробного обмена (Алякринская, 1979; Бергер, 1976а; Gilles, 1972). Возможно, что нестабильные температурные условия приводят к большей напряженности физиологических процессов и провоцируют гибель зараженных моллюсков (рис. 1, в; 2, в). Отчетливо выявляются межвидовые различия в темпах смерт-

ности: *L. saxatilis* более устойчива, чем *L. obtusata*, что соответствует эколого-физиологическим особенностям этих видов (Бергер, 1976а). Значительное влияние на устойчивость оказывает принадлежность моллюсков к определенной зоне литорали: имеется явно выраженная тенденция к большей устойчивости моллюсков, собранных в верхней зоне пояса фукоидов, несмотря на большую зараженность (наиболее явно проявляется для *L. obtusata*) (сравнение рис. 1, а—б; 1, в—г; 2, а—б). Существование физиологических различий для моллюсков, занимающих разные зоны литорали, известно достаточно хорошо. Эти различия проявляются как при сравнении видов, занимающих разные горизонты, так и разных частей популяции одного вида — вплоть до формирования «физиологических рас» на разных горизонтах (Бергер, Ковалева, 1974; Полянский, 1953; Murphy, 1979; Segal, 1956; Vermeij, 1972, и др.). Обитатели нижней зоны литорали Белого моря в наименьшей степени подвержены действию периодического опреснения (дожди и весеннее таяние льдов). Наши данные о меньшей устойчивости литторин, собранных вдоль уреза воды к действию низкой солености служат дополнительным подтверждением этой закономерности.

Полученные данные о влиянии заражения партенитами трематод на выживаемость литторин в условиях экстремально низких соленостей имеют важное значение для комплексных исследований популяционной организации этих моллюсков. В частности, нами обнаружено явление дифференциальной зараженности особей *L. obtusata*, различающихся по окраске раковины и показано, что возрастная динамика фенотипа популяции в значительной степени обусловлена воздействием пресса паразитов (Сергиевский, 1982, 1986). В популяциях *L. obtusata* и *L. saxatilis* Белого моря обнаружена более низкая экстенсивность инвазии в начале лета по сравнению с поздней осенью. Для обоих видов литторин характерна возрастная динамика зараженности, различная зараженность самцов и самок и возрастная динамика соотношения полов (Галактионов, 1982; Зеликман, 1966; Сергиевский, 1983; Чубрик, 1966). Популяции литторин в Белом море в период весеннего таяния льдов (конец мая—начало июня) в течение 2—3 недель подвергаются воздействию экстремально низких соленостей (Бергер, 1976б). Этого времени достаточно, чтобы в значительной мере снизить уровень зараженности популяций (данные настоящей работы). Представляется вероятным, что преимущественная гибель зараженных моллюсков в этот период может быть одним из факторов, определяющих сезонную и возрастную динамику зараженности, а также возрастные изменения демографической и фенотипической структур популяций литторин.

Л и т е р а т у р а

- А л ь к р и н с к а я Н. О. Гемоглобины и гемоцианины беспозвоночных (биохимические адаптации к условиям среды). М., Наука, 1979. 153 с.
- Б е л я к о в а Ю. В. Влияние зимовки на жизнеспособность партенит сем. Psilostoniidae и Notocotyliidae и их промежуточных хозяев — моллюсков. — В кн.: 2-й Всес. симпоз. по болезням и параз. водн. беспозв. Л., Наука, 1976, с. 8—9.
- Б е р г е р В. Я. Сопоставление солевой резистентности беломорского моллюска *Hydrobia ulvae* (Pennant) и паразитирующих в нем личинок трематод. — Паразитология, 1969, т. 3, с. 158—163.
- Б е р г е р В. Я. О приспособлениях к меняющейся солености некоторых литоральных беломорских моллюсков. — В кн.: Исследование фауны морей. Т. 17 (25). Л., Наука, 1976а, с. 59—111.
- Б е р г е р В. Я. Сезонные изменения чувствительности беломорского моллюска *Littorina obtusata* (L.) к солености среды обитания. — Там же, с. 155—159.
- Б е р г е р В. Я., К о в а л е в а Н. М. Исследование адаптаций литторин Японского моря к изменениям солености среды в связи с эволюцией рода *Littorina*. — Зоол. журн., 1974, т. 53, с. 1459—1465.
- Б е р г е р В. Я., К о н д р а т е н к о в А. П. Влияние зараженности *Hydrobia ulvae* личинками трематод на устойчивость ее к обсыханию и опреснению. — Паразитология, 1974, т. 8, с. 563—564.
- Г а л а к т и о н о в К. В. Сезонная динамика развития микрофаллид группы «ругмаеус» (Trematoda, Microphallidae) в моллюсках *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* Баренцева и Белого морей. — В кн.: Планктон прибрежных вод Восточного Мурмана, Апатиты, изд. Кольск. фил. АН СССР, 1982, с. 89—105.
- Г е р м а н С. М., Б е э р С. А., З е л я О. П. Проблема совместимости у промежуточных

- хозяев и партенит, патогенных для животных трематод. — Мед. паразитол., 1983, № 2, с. 65—71.
- Г ж н е ц и н с к а я Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л., Наука, 1968. 411 с.
- З е л и к м а н Э. А. Некоторые эколого-паразитологические связи на литорали северной части Кандалакшского залива. — Тр. ММБИ, 1966, вып. 10 (14), с. 7—77.
- Л у к а н и н В. В., О ш у р к о в В. В. Структура литоральных поселений мидии в Кандалакшском заливе Белого моря. — Биология моря (Владивосток), 1981, № 5, с. 33—38.
- П о л я н с к и й Ю. И. Дальнейшие наблюдения над холодоустойчивостью некоторых массовых видов литоральных беспозвоночных. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1953, т. 13, с. 190—206.
- С е р г и е в с к и й С. О. Дифференциальная зараженность фенотипов переднежаберного моллюска *Littorina obtusata* (L.) партенитами трематод. — ДАН СССР, 1982, т. 267, с. 246—249.
- С е р г и е в с к и й С. О. Комплексный анализ зараженности популяций литорального моллюска *Littorina obtusata* партенитами трематод. — В кн.: 2-й Всес. съезд паразитологов, Киев, Наукова Думка, 1983, с. 310—311.
- С е р г и е в с к и й С. О. Различие в зараженности партенитами трематод особей разных фенотипов у литорального моллюска *Littorina obtusata*. — Паразитология, 1986, т. 20, с. 61—65.
- С е р г и е в с к и й С. О., Г р а н о в и ч А. И., М и х а й л о в а Н. А. Неравномерное распределение на литорали моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* (Gastropoda, Prosobranchia), зараженных партенитами трематод. — Зоол. журн., 1984, т. 63, с. 929—931.
- С т а д н и ч е н к о А. П. Влияние трематодной инвазии на адаптационные возможности моллюсков. — В кн.: 2-й Всес. съезд паразитологов. Киев, Наукова Думка, 1983, с. 323—324.
- Ч у б р и к Г. К. Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей. — Тр. ММБИ, 1966, вып. 10 (14), с. 78—159.
- В е н е х J., M a t r i c o n - G o n d r a n M. Les mecanismes de defense des mollusques vis a vis des trematodes: point des connaissances actualles. — Haliotis, 1981, vol. 11, p. 47—62.
- C h e n g T. C. Marine molluscs as hosts for symbioses. — Adv. Mar. Biol., 1967, vol. 5, p. 424.
- H e r b e r t s C. Donnes recents sur les mecanismes de reconnaissance et de defence de type immunitaire chez les mollusques. — Ann. Inst. Michel Pacha, 1978, vol. 11, p. 38—66.
- G i l l e s R. Biochemical ecology of Mollusca. — In: Chemical Zoology, ed. M. Florkin, B. T. Sheer, 1972, N. Y.—L., vol. 7, p. 467—499.
- M u r p h y D. J. A comparative study of the marine snails *Littorina littorea* (L.) and *Nassarius obsoletus* (Say). — Physiol. Zool., 1979, vol. 52, p. 219—230.
- S e g a l E. Microgeographic variation as thermal acclimation in an intertidal Molluscs. — Biol. Bull., 1956, vol. 111, p. 129—152.
- T a l l m a r k B., N o r r g r e n G. The influence of parasitic trematodes on the ecology of *Nassarius reticulatus* (L.) in Gullmar Fjord (Sweden). — Zoon. 1976, vol. 4, p. 149—154.
- V e r m e i j G. J. Intraspecific shore-level size gradients in intertidal molluscs. — Ecology, 1972, vol. 53, p. 693—700.

ЗИН АН СССР, Ленинград; ЛГУ

Поступила 7 III 1984

EFFECT OF TREMATODE INFECTION ON THE SURVIVAL
OF PERIWINKLES *LITTORINA OBTUSATA*
AND *L. SAXATILUS* UNDER THE CONDITIONS
OF EXTREMELY LOW SALINITY

S. O. Sergievsky, A. I. Granovich, N. A. Mikhailova

S U M M A R Y

Effect of the infection with parthenits of trematodes (mainly by *Microphallus* species-complex «pygmaeus») on the survival of *L. obtusata* and *L. saxatilis* under the conditions of extremely low salinity was studied experimentally in 1981—1982. The periwinkles samples with different infection rate both from one population and from different populations of the Kandalaksha Bay (the White Sea) were analysed. It has been shown that infected snails possess low resistance to freshening. Resistance of periwinkles to low salinity depends on species of periwinkle, horizon of intertidal zone and temperature conditions of the experiment. The question of the effect of seasonal changes in salinity as possible factor of the regulation of the infection rate of periwinkles populations and the dynamics of their structure is discussed.