

УДК 595.122 : 59.084

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ОСВЕЩЕННОСТИ ВОДЫ
НА РИТМ СУТОЧНОЙ ЭМИССИИ ЦЕРКАРИЙ
PODOCOTYLE ATOMON (ТРЕМАТОДА: ОПЕСОЕАЛИДАЕ)

© В. В. Прокофьев

Исследован ритм суточной эмиссии литоральной церкарии *Podocotyle atomon*. Выяснено, что эмиссия носит циркадный характер с одним пиком выхода личинок в вечернее время. Ведущим фактором, регулирующим процесс эмиссии церкарий, служит температура воды.

Характерная черта жизненного цикла трематод – наличие особых расселительных фаз, одна из которых представлена церкарией – личинкой мариты. Биологическая роль церкарии – заражение второго промежуточного или окончательного хозяина. При этом успех инвазии связан с наличием у личинок ряда специальных адаптаций, в частности особого ритма выхода церкарий во внешнюю среду, который, как правило, тесно связан с суточной активностью заражаемого животного (Гинецинская, 1968; Гинецинская, Добровольский; 1983; Theron, 1985, и др.). Регуляторами ритма эмиссии личинок чаще всего служат абиотические факторы (освещенность, температура и др.) (Гинецинская, 1968; Прокофьев, 1990, 1991; Williams e. a., 1984; Kawashima e. a., 1985, и мн. др.). Однако в природе эти факторы зачастую тесно связаны между собой, и порой без применения специальных методов сложно выяснить, какой из них выступает в роли ведущего и каков вклад остальных в регуляцию ритма выхода церкарий.

В настоящей работе мы попытались оценить с помощью метода дисперсионного анализа дифференциальное влияние температуры и освещенности на суточный ритм эмиссии церкарии *Podocotyle atomon* Rudolphi, 1902 (Опесоеалидае).

Жизненный цикл этого сосальщика относится к треххозяйному типу и реализуется в условиях морской литорали (Чубрик, 1966). Окончательным хозяином для *P. atomon* служат различные виды рыб. Первый промежуточный хозяин – литоральные моллюски *Littorina saxatilis* (Gastropoda: Littorinoidae), а в качестве второго промежуточного хозяина выступают литоральные амфиподы рода *Gammarus* (*G. oceanicus*, *G. duebeni* и др.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа была проведена на базе Мурманского морского биологического института в сентябре 1990 г. Моллюсков *L. saxatilis* собирали на побережье Баренцева моря в кутовой части губы Ярнышная (в районе пос. Дальние Зеленцы) с нижних горизонтов каменистой литорали.

Для выявления особей, зараженных партенитами *P. atomon*, моллюсков сразу

после сбора рассаживали поодиночке в чашки (диаметром 12 и высотой 5 см) с морской водой. Последние в течение 2–3 ч освещали светом настольной лампы (освещенность 30 000 Лк). Затем чашки просматривали под биноклем МБС-9 и по обнаруженным в них церкариям выявляли зараженных особей. Отобранные таким способом экземпляры не позднее, чем через 12 ч, были использованы в наблюдениях за суточным ритмом эмиссии личинок. Для каждого нового наблюдения проводили отдельный сбор моллюсков.

Необходимо отметить, что инвазированных *L. saxatilis* находили лишь на нижних горизонтах литорали, близких к нулевой отметке.¹ Зараженные особи принадлежали, как правило, к средней размерной категории (высота раковины 4–6 мм). Более мелкие или крупные моллюски были в основном свободны от паразитов *P. atomon*.

Для определения ритма эмиссии личинок было выполнено три суточных полевых наблюдения (in situ) за выходом церкарий из моллюсков. Перед проведением каждого из них среди зараженных особей *P. atomon* случайным образом выбирали 6 экз. Отобранных моллюсков поодиночке рассаживали в чашки с морской водой объемом 100 мл. Последние размещали в фотокуветы (50 × 50 см), наполненные водой. Это позволяло получить более плавное изменение температуры воды за счет массы жидкости в кюветах и тем самым приблизить условия к естественным. Кроме того, заменяя жидкость в кюветах, можно было регулировать (при необходимости) температуру воды в чашках в соответствии с естественной.

Кюветы выставляли на литорали, но затеняли их таким образом, чтобы освещенность чашек с моллюсками в самое светлое время суток (в полдень при открытом солнце) была не более 200 Лк.² При этом следили, чтобы значения температуры воды в верхних (до 50 см) слоях прибрежной зоны и в чашках отличались не более чем на 0.5°. Таким образом, в наблюдениях имитировали температурные условия соответствующие „постоянному приливу“.

Подобная схема постановки опытов принята нами не случайно. Очевидно, что полностью смоделировать в эксперименте естественные условия литорали на разных стадиях приливного цикла и одновременно вести подсчет выделяющихся личинок невозможно. При выборе оптимальной методики мы исходили из того, что в районе сбора гастропод *L. saxatilis* и проведения опытов зона осушки узкая (20–30 м), литоральные ванны практически отсутствуют, а сами моллюски, как отмечалось выше, обитают в нижних горизонтах литорали. Поэтому большую часть времени между двумя отливами животные находятся в воде, температурный режим которой целиком определяется температурой воды на литорали.

Продолжительность экспериментов составляла 26 ч. Подсчет выделившихся личинок производили через каждые 2 ч. Таким образом, для одного моллюска число вышедших церкарий регистрировали 13 раз (табл. 1).

Освещенность и температуру воды в чашках измеряли через каждый час и на момент подсчета церкарий принимали среднее значение этих показателей (начало данного двухчасового периода, середина и конец). Параллельно с этим определяли температуру верхних слоев воды (до 50 см) и при необходимости корректировали температуру воды в кюветах. Средние значения освещенности и температуры

¹ Аналогичные сведения имеются и в литературе (Русанов, Галактионов, 1984).

² Необходимость затенения была вызвана тем, что при сборе моллюсков мы находили последних лишь под камнями или под слоем фукоидов и никогда не встречали их на открытой поверхности. Замеры освещенности в местах обнаружения моллюсков показали, что она не превышает 200 Лк в наиболее светлое время дня.

Таблица 1

Схема проведения наблюдений за характером суточной эмиссии церкарий *Podocotyle atomon*
 Table 1. Scheme of observations of the diurnal emission of the cercariae *Podocotyle atomon*

Количество суточных наблюдений	Число моллюсков в одном наблюдении	Количество подсчетов церкарий на одного моллюска	Всего подсчетов церкарий в трех наблюдениях
3	6	13	234

за 2 ч давали более адекватную картину изменения этих факторов в течение суток, чем разовые замеры с двухчасовым интервалом. Суточные диапазоны освещенности и температуры воды в чашках при наблюдениях составили 0–200 Лк и 6–10° соответственно. Время начала наблюдений выбирали таким образом, чтобы оно совпадало с большой или малой водой (табл. 2).

Для подсчета церкарий в чашку с вышедшими из моллюска личинками добавляли спиртовой раствор йода. При этом церкарии окрашивались в коричневый цвет и оседали на дно, что значительно облегчало их подсчет, который проводили под биноклем МБС-9 с помощью капиллярной пипетки. Освещенность измеряли высокоточным фотоэкспонетром „Свердловск-4“. Температуру воды определяли ртутным лабораторным термометром с точностью до 1°.

Результаты наблюдений были обработаны на ПК IBM AT методом дисперсионного анализа с помощью программы „MICROSTAT“ (Ecosoft, Inc., 1978–1985). Критический уровень значимости во всех случаях был принят равным 95 % ($P \ll 0.05$). Сравнение $F_{\text{экс.}}$ с $F_{\text{таб.}}$ проводилось по таблицам Оуэна (1966).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты наблюдений за суточной динамикой выхода церкарий *P. atomon* приведены на рисунке. Для наглядности здесь же указана зависимость температуры воды (в чашках) от времени суток и приведена шкала освещенности,

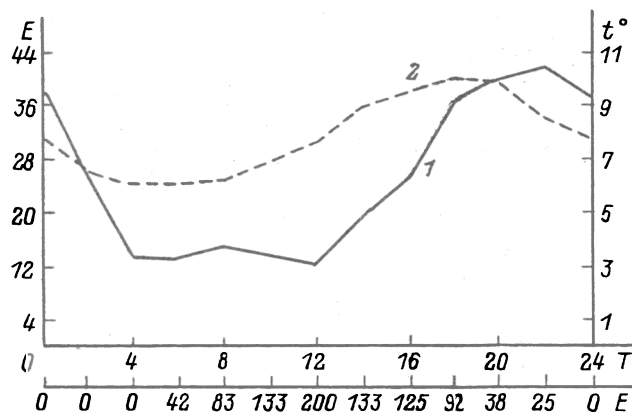
Таблица 2

Время начала полевых наблюдений за ритмом суточной эмиссии церкарий *Podocotyle atomon* и фаза приливного цикла в районе ММБИ на литорали губы Ярнышная (пояснения в тексте)

Table 2. Start time of observations of the diurnal emission of the cercariae *Podocotyle atomon* and phases of a tide cycle near ММБИ in the littoral of the Yarnyshnaya bay

Дата	Начало наблюдения, час/мин	Фаза приливного цикла	
		малая вода	большая вода
05.09.90	16.00	03.00 и 15.20	09.10 и 21.35
07.09.90	10.00	04.15 и 16.35	10.25 и 22.50
09.09.90	18.00	05.35 и 17.55	11.45 и 00.15

Примечание. Числа полужирным шрифтом — ближайшая к началу наблюдения фаза приливо-отливного цикла.



Динамика суточной эмиссии церкарий *Podocotyle atomon*.

N – количество церкарий; t° – температура; T – время суток, час.; E – освещенность, Лк; 1 – зависимость эмиссии церкарий от времени суток; 2 – зависимость температуры воды от времени суток.

The dynamics of the daily emission of cercariae *Podocotyle atomon*.

соотнесенная с суточным временем. Значения освещенности и температуры на графике (см. рисунок) – средние по результатам трех наблюдений. Число выделившихся церкарий также среднее по результатам трех суточных наблюдений. Кривая эмиссии личинок на рисунке практически идентична аналогичным кривым в каждом отдельном наблюдении.

Во избежание ошибок при оценке воздействия абиотических факторов на точную динамику эмиссии церкарий предварительно было выяснено, какое влияние оказывают на изучаемый процесс индивидуальные особенности хозяина (возраст, пол, физиологическое состояние и т. д.). С этой целью результаты наблюдений были обработаны методом однофакторного дисперсионного анализа. При проведении последнего фактор, условно названный нами индивидуальными особенностями хозяина, был разбит на градации по числу особей моллюсков, использованных в трех наблюдениях ($A = 3 \times 6 = 18$) (табл. 1). Число наблюдений (т. е. число подсчетов церкарий) в полученном комплексе составило 234 (табл. 1). Анализ показал, что при выбранном уровне значимости достоверных отличий между числом личинок, выходящих из разных экземпляров моллюсков, нет (табл. 3).

При сопоставлении ритма эмиссии личинок (см. рисунок) с фазами приливного цикла (табл. 2) четкой связи между выходом церкарий и временем наступления прилива или отлива не обнаружено. Рост (как и снижение) числа выходящих из моллюсков личинок может приходиться на любую стадию приливного цикла. Необходимо заметить, что если во время отлива моллюск попадает в зону осушки, то выход церкарий становится невозможным. Поэтому можно было бы ожидать, что у исследованных личинок ритм выхода определенным образом скоррелирован с фактором осушки, т. е. с приливным циклом. Однако напомним, что инвазированные *L. saxatilis* мы встречали на самых нижних горизонтах литорали, в районе нулевой отметки. Эти горизонты обнажаются во время наиболее сильных сизигийных отливов, которые для района губы Ярнышная отмечаются лишь в июле–октябре на протяжении 3–4 сут в каждом месяце. Таким образом, зараженные моллюски могут быть подвержены воздействию периодической осушки практически только 15–20 дней в году. Трудно представить, чтобы за столь короткий

Таблица 3

Влияние различных факторов на эмиссию церкарий *Podocotyle atomon*
 Table 3. An effect of different factors on the emission of cercariae *Podocotyle atomon*

Вид церкарии	Доля дисперсии, объясняемая влиянием факторов, %			
	индивидуальное различие моллюсков	температура	освещенность	температура + освещенность
<i>P. atomon</i>	Н	34.5	14	Н

Примечание. Н – различия дисперсий недостоверны при выбранном уровне значимости ($P \leq 0.05$); достоверность доли дисперсии – $P \leq 0.005$.

срок у церкарий смог выработаться ритм выхода, связанный с приливным циклом, т. е. с периодической осушкой. Поэтому мы посчитали возможным при проведении дисперсионного анализа исключить воздействие приливного цикла из числа абиотических факторов, которые потенциально могут регулировать эмиссию личинок *P. atomon*.

Отсутствие корреляции между освещенностью и температурой воды при наблюдениях за ритмом эмиссии *P. atomon* ($r = 0.2$, при $N = 39$) позволило рассматривать эти факторы, как действующие независимо друг от друга. Оценка вклада каждого из них в регуляцию эмиссии личинок производилась путем обработки полученных в наблюдениях результатов методом двухфакторного дисперсионного анализа. При проведении последнего выделяли следующие градации (А) факторов: температура $6-9^\circ$ ($A_{\phi 1} = 4$) и освещенность 0, 50, 100 и 150 Лк ($A_{\phi 2} = 4$). Общее число наблюдений в полученном комплексе составило 96 (комплекс равномерный, с числом наблюдений в ячейке, равным 6). Результаты анализа показали, что на ритм эмиссии личинок достоверно оказывают влияние оба фактора (табл. 3), но ведущим служит температура. При этом совместное влияние факторов недостоверно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований показали, что суточная эмиссия церкарий *P. atomon* регулируется главным образом абиотическими факторами и в первую очередь температурой воды (табл. 3). С повышением последней увеличивается число выходящих из моллюска церкарий. Рост освещенности, напротив, тормозит выход личинок (см. рисунок). В результате максимум эмиссии приходится на вечерние часы, когда в условиях баренцевоморской литорали температура воды максимальна, а освещенность уже ослаблена.

На наш взгляд, такой характер эмиссии напрямую связан с особенностями биологии гаммарусов, которых заражают церкарии *P. atomon*. Личинки *P. atomon*, обладая „засадным” поведением (Прокофьев, 1994), ожидают хозяев, которые благодаря своей высокой двигательной активности рано или поздно окажутся на такой дистанции от личинки, когда станет возможной реакция „атаки” и прикрепление к гаммарусу. Вероятность этого события несомненно возрастает в период, когда бокоплав наиболее активен и перемещается по микростациям литорали в поисках пищи, т. е. в сумерках (Прокофьев, 1990). Именно к этому времени

и приурочена максимальная эмиссия личинок из моллюска-хозяина. Днем на ярком свете двигательная активность амфипод минимальна и соответственно выход церкарий *P. atomon* приостанавливается.

Отсутствие связи между ритмом выхода церкарий *P. atomon* (см. рисунок) и приливным циклом (табл. 2) в экспериментальных условиях позволяет говорить лишь о том, что эмиссия личинок не зависит от времени наступления прилива или отлива. В реальных условиях приливной цикл несомненно оказывает косвенное влияние на ритм выхода церкарий за счет изменения температуры воды приливно-отливными течениями. Летом, по нашим наблюдениям, верхние слои воды (1–1.5 м), как правило, прогреты сильнее, чем нижние. Поэтому во время прилива моллюски, обитающие на нижних горизонтах литорали, в частности *L. saxatilis*, оказываются в более прохладной воде. Однако факторами, непосредственно регулирующими выход церкарий во внешнюю среду, все равно остаются температура и освещенность воды.

Результаты дисперсионного анализа позволяют предположить, что индивидуальные особенности моллюсков не оказывают значительного воздействия на суточный ритм эмиссии исследованных церкарий (табл. 1). Аналогичные данные есть и для церкарий других видов трематод (Williams, Gilbertson, 1983; Mouahid, Theron, 1986). Вместе с тем в ряде работ (Добровольский, 1965; Гинецинская, 1968; Appleton, 1983; Атаев, 1991, и др.) показано, что изменение физиологического состояния хозяина (при значительных колебаниях солености и температуры воды, длительном голодании моллюска и т. д.) может существенно влиять на выход церкарий и даже полностью нарушать ритм их эмиссии (массовая эмиссия личинок в любое время суток перед гибелью моллюска, выход церкарий из хозяина по мере созревания и др.).

Поэтому полностью исключать возможность влияния индивидуальных особенностей моллюсков-хозяев на характер суточной эмиссии церкарий *P. atomon*, безусловно, нельзя. Можно лишь утверждать, что в нормальных условиях вклад этого фактора в регуляцию выхода личинок минимален и полностью маскируется влиянием более мощных абиотических факторов – температуры и освещенности воды.

Список литературы

- Атаев Г. Л. Развитие редий и церкарий *Philophthalmus thionica* (Trematoda) в условиях голодания моллюска-хозяина // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 5. С. 456–461.
- Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. 410 с.
- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. Жизненный цикл трематод как система адаптаций // Свободноживущие и паразитические беспозвоночные (морфология, биология, эволюция) // Тр. БНИИ ЛГУ. 1983. № 34. С. 112–157.
- Добровольский А. А. Некоторые новые данные о жизненном цикле сосальщика *Opisthio-gluphe ranae* Frohl., 1791 (Plagiorhiidae) // Хельминтология. 1965. Т. 6, вып. 3. С. 205–221.
- Оуэн Д. Б. Сборник статистических таблиц. М.: изд. Вычислит. центра АН СССР, 1966. 586 с.
- Прокофьев В. В. Влияние факторов внешней среды на суточный ритм эмиссии церкарий некоторых видов литоральных трематод // Экология и морфология паразитов морских животных. Апатиты: изд. Кольск. науч. центра АН СССР, 1990. С. 85–92.
- Прокофьев В. В. Влияние температуры и освещенности на ритм суточной эмиссии церкарий *Sergaria genicola* sp. (Trematoda, Rencolidae) // Применение методов информатики и статистики в биологических исследованиях. Апатиты, 1991. С. 100–105.
- Прокофьев В. В. „Засадный“ тип поведения церкарий некоторых морских трематод // Зоол. журн. 1994. Т. 7, № 5. С. 13–20.
- Русанов Н. И., Галактионов К. В. Сезонная динамика развития и размножения партенит *Podocotyle atomon* (Rudolphi, 1802) (Trematoda: Opocoelidae) // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты, 1984. С. 41–51.

- Чубрик Г. К. Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей // Тр. ММБИ. 1966. Вып. 10, № 14. С. 78–158.
- Appleton C. C. Studies on *Austrobilharzia terrigalensis* (Trematoda: Schistosomatidae) in the Swan Estuary, Western Australia: Observations on the biology of the cercaria // Int. J. Parasitology. 1983. Vol. 13, N 3. P. 239–247.
- Kawashima K., Blas B. L., Santos A. T. The cercarial emergence of *Schistosoma japonicum* from *Oncomelania quadrasi* under outdoor conditions in the Philippines // J. Helminthol. 1985. Vol. 59, N 3. P. 225–231.
- Mouahid A., Theron A. *Schistosoma bovis*: patterns of cercarial emergence from snails of the genera *Bulinus* and *Planorbarius* // Exp. Parasitol. 1986. Vol. 62, N 3. P. 389–393.
- Theron A. Polymorphisme du rythme d'émission des cercaires de *Schistosoma mansoni* et ses relations avec l'écologie de la transmission du parasite // Vie et Milieu. 1985. T. 35, N 1. P. 23–31.
- Williams C. L., Wessels W. S., Gilbertson D. E. Comparison of the rhythmic emergence of *Schistosoma mansoni* cercariae from *Biomphalaria glabrata* in different lighting regimens // J. Parasitol. 1984. Vol. 70, N 3. P. 450–452.
- Williams C. L., Gilbertson D. E. Effects of alterations in the heartbeat rate and locomotor activity of *Schistosoma mansoni* infected *Biomphalaria glabrata* on cercarial emergence // J. Parasitol. 1983. Vol. 69, N 4. P. 677–681.

ММБИ, 184631

Поступила 23.05.1995

THE EFFECT OF TEMPERATURE AND LIGHT ON THE DAILY EMISSION DYNAMICS
OF THE CERCARIAE *PODOCOTYLE ATOMON* (TREMATODA: OPECOEALIDAE)

V. V. Prokofyev

Key words: *Podocotyle atomon*, cercariae, daily emission dynamics.

SUMMARY

The daily emission dynamics of the intertidal cercariae *P. atomon* was studied in situ. *P. atomon* larvae have a circadian emission rhythm with an evening maximum. The temperature affects the process positively and the light does it negatively. The emission rhythm of the cercariae corresponds to the biology of their second intermediate host, intertidal gammarides.