

УДК 595.122 : 594.32

**ВЛИЯНИЕ ИНВАЗИИ ТРЕМАТОДАМИ  
BUNOCOTYLE PROGENETICA (HEMIURIDAE)  
И CRYPTOCOTYLE CANCAVUM (HETEROPHYIDAE)  
НА СМЕРТНОСТЬ МОРСКИХ ЛИТОРАЛЬНЫХ МОЛЛЮСКОВ  
HYDROBIA ULVAE (GASTROPODA: PROSOBRANCHIA)  
ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ ЭКСТРЕМАЛЬНО ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ**

© И. А. Левакин

Изучено влияние инвазии 2 видов трематод (*Bunocotyle progenetica* — Hemiuridae, Bunocotylineae и *Cryptocotyle cancavum* — Heterophyidae) на жизнеспособность *Hydrobia ulvae* (Gastropoda, Prosobranchia). Сравнивалась смертность зараженных и незараженных моллюсков после разного по продолжительности (3, 6, 9 и 12 ч) воздействия экстремально высокой температуры (+42 °С). После 12-часового воздействия наблюдалась гибель всех особей, участвовавших в эксперименте. Смертность гидробий, зараженных *B. progenetica*, колебавшаяся от 60 до 100 %, оказалась достоверно ( $p < 0.01$ ) выше смертности зараженных *Cr. cancavum* и незараженных особей при 3-, 6- и 9-часовом действии высокой температуры. В то же время смертность гидробий, зараженных *Cr. cancavum*, оказалась достоверно ( $p < 0.05$ ) выше смертности незараженных особей только после 9-часового воздействия высокой температуры (13.33 и 3.05 % соответственно). Столь существенные отличия во влиянии этих паразитов на термостойкость хозяина, вероятно, объясняются различиями в локализации, подвижности и способе питания редий *B. progenetica* и *Cr. cancavum*, обуславливающими их разную патогенность для хозяина. Незначительное снижение устойчивости гидробий к перегреванию при инвазии *Cr. cancavum*, приводящей к кастрации и ускоренному росту хозяина, может быть объяснено компенсацией патогенного влияния паразита за счет перераспределения части энергии, затрачиваемой фертильной особью на репродукцию. Можно предположить, что отсутствие паразитарной кастрации моллюска в случае инвазии *B. progenetica* является ключевой особенностью, определяющей столь значительное падение его жизнеспособности. Возможно, высокая смертность хозяина является адаптивной для паразита с моноксенным жизненным циклом.

Антагонистический характер взаимоотношений в системах паразит-хозяин нередко выражается в снижении жизнеспособности инвазированного животного. Это проявляется, в том числе, при действии на организм хозяина неблагоприятных факторов внешней среды. Очевидно, что снижение жизнеспособности и адаптационных возможностей зараженных особей по сравнению с незараженными может существенно влиять на реализацию жизненного цикла паразита. Действительно, снижение устойчивости хозяина к действию неблагоприятных факторов внешней среды показано для многих систем моллюск-партениты трематод (Vernberg, Vernberg, 1963; Sousa, Glea-

son, 1989; Галактионов, 1990). Этот эффект может быть выражен в различной степени в зависимости от особенностей конкретной паразит-хозяинной системы.

Широко распространенный массовый литоральный моллюск-детритофаг — *Hydrobia ulvae* (Pennant) — служит хозяином для партенит многих видов трематод, реализующих свои жизненные циклы в экосистемах литорали Белого моря. Среди этих трематод встречаются виды с моноксенными, диксенными и триксенными жизненными циклами, партениты которых могут быть представлены как спороцистами, так и редиями. Последние могут быть как хищными гистиофагами, так и малоподвижными гематофагами (Gorbushin, 1997). Такое разнообразие партеногенетических поколений и типов жизненных циклов трематод, использующих гидробий в качестве первых промежуточных хозяев, делает этих моллюсков и их паразитов привлекательной моделью для экспериментальных исследований. В частности, гидробий уже неоднократно использовали для изучения влияния трематодной инвазии на устойчивость хозяина к воздействию неблагоприятных факторов внешней среды (Бергер, Кондратенков, 1974; Бергер и др., 2001; Галактионов и др., 2002). Как правило, в таких исследованиях оценивается резистентность зараженных и незараженных особей к действию фактора в течение продолжительного времени. Интересным представляется также вопрос об устойчивости животных к кратковременному воздействию фактора такой интенсивности, что при более длительной экспозиции неизбежно наступит гибель животного. Действительно, для литоральных экосистем характерны значительные и быстрые изменения значений факторов внешней среды, в частности температуры. Можно предположить, что ситуации, при которых температура будет временно превышать температуры, вызывающие гибель при длительном воздействии, будут складываться чаще, чем длительные повышения температуры до сублетального уровня. Возникновению этой ситуации может способствовать и то обстоятельство, что у многих животных зона верхнего температурного пессимума, отделяющая зону оптимальных температур от зоны летальных, может быть весьма узкой.

Поскольку порог реакции организма и, в частности, порог его гибели определяется не только силой воздействия, но и его длительностью, доза действующего фактора фиксированной интенсивности может выражаться через время, в течение которого оказывается воздействие. Этот подход и был использован для изучения влияния инвазии *Bunocotyle progenetica* (Hemiuiridae, Bunocotylineae) и *Cryptocotyle cancanum* (Heterophyidae) на смертность *Hydrobia ulvae* при воздействии экстремально высокой температуры.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

*Hydrobia ulvae* собирали в сентябре 2003 г. в кутовой части Сухой салмы губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря (в районе Беломорской Биологической Станции Зоологического института РАН). Собранные особи акклимировались к стандартным условиям путем содержания в 40 л аквариуме с морской водой при температуре 18–24 °С в течение 3 недель. Замену морской воды и пищевого субстрата (растертые зеленые нитчатые водоросли) проводили ежедневно.

Акклимированных гидробий рассаживали по 25–30 экз. в полузаполненные морской водой чашки Петри диаметром 9 см и помещали в термостат с температурой 42 °С на 3, 6, 9 и 12 ч (251, 250, 530 и 249 особей соответ-

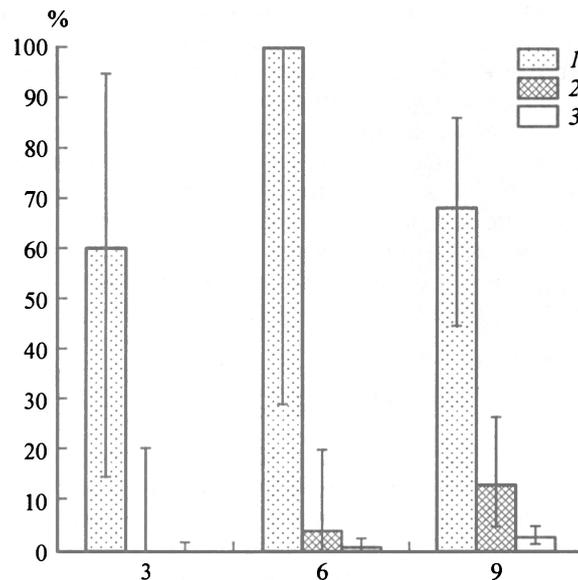
венно). После нагревания моллюсков перемещали в емкости, заполненные свежей морской водой, и держали при температуре 15 °С. Через 12 ч воду в емкостях с моллюсками меняли и подсчитывали количество подвижных и неподвижных особей, которые считались живыми и погибшими соответственно. Для каждой гидробии определяли возраст по линиям зимней остановки роста (Горбушин, 1993), после чего моллюсков вскрывали. При вскрытии для каждой особи хозяина отмечали пол, наличие трематодной инвазии, а также видовую принадлежность паразита. Во всех случаях использовали морскую воду естественной солености ( $\approx 24 \text{ ‰}$ ).

Для оценки влияния трематодной инвазии на устойчивость *H. ulvae* к временному перегреванию сравнивали доли погибших особей в 3 группах моллюсков: незараженных, зараженных *B. progenetica* и зараженных *C. cancavum*. Из анализа были исключены 4 особи, зараженные другими видами трематод. Статистическая значимость различий определялась при помощи точного критерия Фишера для 95 % уровня значимости. Все доверительные интервалы долей вычислялись по точной формуле Фишера для 95 % уровня значимости (Животовский, 1991).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая экстенсивность инвазии моллюсков *H. ulvae* трематодами составила 10.81 % (9.89—13.96 %); зараженность *B. progenetica* — 2.95 (2—4.19), а *C. cancavum* — 8.46 (9.89—13.96).

После 12-часового воздействия высокой температуры все моллюски погибли и были исключены из дальнейшего анализа. После 9-часового воздействия высокой температуры доля погибших гидробий оказалась досто-



Смертность моллюсков *Hydrobia ulvae*, незараженных и зараженных паразитами *Bunocotyle progenetica* и *Cryptocotyle cancavum*, после 3-, 6- и 9-часового действия высокой температуры (+42 °С).

1 — *Bunocotyle progenetica*, 2 — *Cryptocotyle cancavum*, 3 — незараженные/uninfected.

The mortality of *Hydrobia ulvae* infected with *Bunocotyle progenetica* and *Cryptocotyle cancavum* and uninfected ones after high temperature (+42 °С) exposure during 3, 6, and 9 hours.

верно ( $p < 0.05$ ) выше доли погибших при менее продолжительном воздействии — 3- и 6-часовом. Среди незараженных гидробий смертность после 9-часового перегревания оказалась достоверно ( $p < 0.05$ ) выше смертности после 3-часового (см. рисунок). Доля погибших гидробий, зараженных партенитами трематод, достоверно не возросла с увеличением времени воздействия.

После любой по продолжительности тепловой обработки (кроме 12-часовой) смертность зараженных моллюсков всегда оказывалась достоверно ( $p < 0.01$ ) выше смертности незараженных. Смертность гидробий, зараженных *B. progeneretica*, оказалась достоверно ( $p < 0.01$ ) выше смертности зараженных *C. cancavum* и незараженных особей при 3-, 6- и 9-часовом действии высокой температуры. В то же время смертность гидробий, зараженных *C. cancavum*, была достоверно ( $p < 0.05$ ) выше смертности незараженных особей только после 9-часового воздействия высокой температуры (см. рисунок). Достоверного влияния пола и возраста гидробий на их смертность обнаружено не было.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Незараженные гидробии демонстрируют высокую устойчивость к кратковременному действию при температуры (см. рисунок). Однако температура 42 °С является, по-видимому, летальной для *H. ulvae* — уже через 12 ч действия этой температуры наблюдается тотальная гибель моллюсков. С увеличением времени воздействия смертность гидробий, свободных от заражения, возрастает, а отсутствие подобного эффекта у моллюсков, зараженных партенитами трематод, по-видимому, объясняется недостаточным для такого анализа объемом выборки.

Повышенная смертность зараженных гидробий в поставленном нами эксперименте во многом определялась высокой смертностью особей, инвазированных *B. progeneretica*. Зараженные этим паразитом моллюски погибали при дозе воздействия, не вызывавшей гибели особей, зараженных *C. cancavum*. Так, на сроке 3 ч с начала эксперимента все погибшие моллюски оказались заражены *B. progeneretica*, а доля инвазированных этим паразитом особей в группе погибших после 6- и 9-часовой экспозиции составила 60 и 44.12 % соответственно. Смертность гидробий, зараженных *C. cancavum*, превышала смертность незараженных моллюсков только при высоких дозах воздействия. Таким образом, можно сделать вывод, что инвазия *B. progeneretica* оказывает на жизнеспособность *H. ulvae* значительно более сильный негативный эффект, чем заражение *C. cancavum*.

Полученные данные хорошо согласуются с традиционным представлением о снижении негативного воздействия на хозяина при уменьшении подвижности партенит и переходе от гистиофагии к гематофагии, при которых предполагается снижение энергетических затрат хозяина на регенерацию поврежденных органов и тканей, а также на компенсацию патофизиологических изменений, вызванных присутствием паразита (Галактионов, Добровольский, 1998). Судя по устойчивости зараженных гидробий к перегреванию, очень подвижные редии-гистиофаги *B. progeneretica* наносят значительно больший вред организму хозяина, нежели малоподвижные редии-гематофаги *C. cancavum*.

Важным фактором, влияющим на жизнеспособность моллюска при трематодной инвазии, является также локализация паразита (Горбушин, 2000).

С этой точки зрения паразитирующие в районе мантийного комплекса органов партениты *B. progenetica* должны оказывать большее влияние на хозяина, чем редии *C. cancavum*, скопление которых замещает собой гонаду и частично печень моллюска.

Паразитарная кастрация — типичное явление в системе моллюск-партениты трематод. В ряде случаев трематодная инвазия вызывает также и гигантизм — ускоренный рост хозяина. Гипотеза Соуса (Souza, 1983) связывает эти явления, объясняя гигантизм кастрированных вследствие трематодной инвазии моллюсков перераспределением части не утилизированного паразитом репродуктивного потенциала хозяина в рост моллюска. К настоящему времени накоплено большое количество данных, подтверждающих эту гипотезу — гигантизм наблюдается только в таких паразит-хозяинных системах, для которых характерен относительно низкий уровень антагонизма, а хозяинный компонент представлен моллюском с высоким энергетическим вкладом в размножение (Rothschild, 1941; McClelland, Bourne, 1969; Fish, Fish, 1974; Fernandez, Esch, 1991; Mouritsen, Jensen, 1994; Gorbushin, 1997). Именно к этому типу относится система *C. cancavum*—*H. ulvae*, в которой наблюдается и паразитарная кастрация, и гигантизм. В то же время заражение гидробий партенитами *B. progenetica* не приводит к кастрации (Gorbushin, 1997). Если следовать логике «энергетической» гипотезы, то обеспечение потребностей паразита в этом случае происходит в большей мере за счет тех ресурсов, которые идут на поддержание жизнеспособности моллюска-хозяина, поскольку он продолжает инвестировать ресурсы в процесс размножения. Одно лишь это обстоятельство способно привести к значительному ограничению адаптационного потенциала хозяина при заражении *B. progenetica* по сравнению с инвазией партенитами трематод, вызывающими кастрацию моллюска.

Существенные различия во влиянии инвазии *B. progenetica* и *C. cancavum* на жизнеспособность гидробий при перегревании также хорошо согласуются с особенностями жизненных циклов этих трематод. В моноксенном жизненном цикле *B. progenetica* развитие мари́т протекает внутри редий, паразитирующих в гидробиях. Поэтому гибель моллюска-хозяина служит необходимым условием дисперсии инвазионного начала (яиц с мирацидиями) и завершения жизненного цикла. С другой стороны, длительное существование хозяина, зараженного *C. cancavum* и выделяющего во внешнюю среду церкарий, должно повышать вероятность реализации жизненного цикла этого паразита.

Работа выполнена при поддержке научной программы «Университеты России» (проект УР 07.01.027) и ИНТАС (проект 2001/210).

#### Список литературы

- Бергер В. Я., Галактионов К. В., Прокофьев В. В. Воздействие паразитов на адаптации хозяина к абиотическим факторам среды: паразито-хозяинная система партениты трематод — моллюски // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 3. С. 192—200.
- Бергер В. Я., Кондратенков А. П. Влияние зараженности *Hydrobia ulvae* личинками трематод на устойчивость ее к обсыханию и опреснению // Паразитология. 1974. Т. 8, вып. 6. С. 563—564.
- Галактионов К. В. Влияние паразитирования партенит микрофаллидных трематод на резистентность литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* (Oliv.) к стрессовым воздействиям. Морфология и экология паразитов морских животных. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1990. С. 12—33.

- Галактионов К. В., Бергер В. Я., Прокофьев В. В. Сравнение устойчивости к факторам внешней среды моллюсков *Hydrobia ulvae*, зараженных партнидами трематод и свободных от инвазии // *Паразитология*. 2002. Т. 36, вып. 3. С. 195—201.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука, 1998. 404 с.
- Горбушин А. М. Структура линий зимней остановки роста и механизм их формирования на раковине *Hydrobia ulvae*, Pennant 1777 (Gastropoda: Prosobranchia) в Белом море // *Зоол. журн.* 1993. Т. 72. С. 29—34.
- Горбушин А. М. Сравнительный морфофункциональный анализ взаимоотношений в системе моллюск—трематода // *Паразитология*. 2000, Т. 34, вып. 6. С. 502—511.
- Животовский Л. А. Популяционная биометрия, М.: Наука, 1991.
- Fernandez J., Esch G. W. Guild structure of larval trematodes in the snail *Helisoma anceps*: patterns and processes at the individual host level // *Journ. Parasitol.* 1991b. Vol. 77. P. 528—539.
- Fish J. D., Fish S. The breeding cycle and growth of *Hydrobia ulvae* in the Dovey Estuary // *Journ. Mar. Biol. Ass. U. K.* 1974. Vol. 54. P. 685—697.
- Gorbushin A. M. Field evidence of trematode-induced gigantism in *Hydrobia* ssp. (Gastropoda: Prosobranchia) // *Journ. Mar. Biol. Ass. U. K.* 1997. Vol. 77. P. 785—800.
- McClelland G., Bourns T. K. R. Effect of *Trichobilharzia ocellata* on growth, reproduction and survival of *Lymnaea stagnalis* // *Exp. Parasitol.* 1969. Vol. 24. P. 137—146.
- Mouritsen K. M., Jensen K. T. The enigma of gigantism: effect of larval trematodes on growth, fecundity, egestion and locomotion in *Hydrobia ulvae* (Pennant) (Gastropoda: Prosobranchia) // *Journ. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1994. Vol. 181. P. 53—66.
- Rothschild M. Observation on the growth and trematode infection of *Peringia ulvae* (Pennant, 1777) in a pool in the tamar saltings, Plymouth // *Parasitology*. 1941. Vol. 33. P. 406—415.
- Sousa W. P. Host life history and the effect of parasitic castration on growth: a field study of *Cerithidea californica* Haldeman (Gastropoda: Prosobranchia) and its trematode parasites // *Journ. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1983. Vol. 73. P. 273—296.
- Sousa W. P., Gleason M. Does parasitic infection compromise host survival under extreme environmental conditions? The case *Cerithidea californica* (Gastropoda: Prosobranchia) // *Oecologia*. 1989. Vol. 80. P. 456—464.
- Vernberg W. B., Vernberg F. J. Influence of parasitism on thermal resistance of the mud-flat snail *Nassa obsoleta* Say // *Exp. Parasitol.* 1963. Vol. 14, N 3. P. 330—332.

Зоологический институт РАН,  
Санкт-Петербург

Поступила 11.02.2004

THE INFLUENCE OF INFECTIONS WITH TREMATODES  
BUNOCOTYLE PROGENETICA (HEMIURIDAE)  
AND CRYPTOCOTYLE CANCAVUM (HETEROPHIIDAE)  
ONTO MORTALITY OF LITTORAL MOLLUSCS  
HYDROBIA ULVAE (GASTROPODA: PROSOBRANCHIA)  
IN CONDITION OF EXTREMELY HIGH TEMPERATURE

I. A. Levakin

*Key words:* Trematoda, *Bunocotyle progenetica*, *Cryptocotyle cancavum*, Gastropoda, *Hydrobia ulvae*, host mortality, temperature.

SUMMARY

The effect of invasion of two trematode species, *Bunocotyle progenetica* (Hemiuridae: Bunocotylinae) and *Cryptocotyle cancavum* (Heterophiidae) on the host vitality is estimated. The mortality of infected and uninfected individuals of *Hydrobia ulvae* after different exposure time (3, 6, 9 and 12 hours) under extremely high temperature (+42 °C) was compared. The total death of the host was observed after 12 hours of experiment. The death rate of molluscs infected with *B. progenetica* ranged from 60 to 100 % and was significantly

higher ( $p < 0.01$ ) than mortality of individuals infected with *C. cancavum* and uninfected snails in each case of exposure (3, 6 and 9 hours). At the same time the mortality of individuals infected with *C. cancavum* was significantly higher ( $p < 0.05$ ) than the mortality of uninfected snails only after 9 hours of exposure (13.3 and 3.1 %, respectively). Difference in pathogen effects *B. progenerica* and *C. cancavum* is expressed in different temperature resistance of the host that may be explained by different localisation of redia, their motile activity and manner of feeding. Besides, the invasion by *C. cancavum* causes the sterilization and accelerated growth of hosts. Low decreasing of the resistance to overheating in snails infected with this trematode could be explained by a compensation effect of this infection. This compensation realizes due to the redistribution of some part of the reproductive energy after the sterilization. An absence of parasitic castration in the case of infection with *B. progenerica* is a key reason of such considerable declining of their vitality. High lethality of the host appears to be adaptive for the parasite with the monoxenous life cycle.