

УДК 595.122 : 59.084 : 591.044

ОСОБЕННОСТИ ПЛАВАНИЯ ЦЕРКАРИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ТРЕМАТОД

© В. В. Прокофьев

Методом микровидеосъемки изучали особенности плавания церкарий *Cryptocotyle lingua*, *Himasthla elongata*, *Maritrema subdolum* и *Cercaria parvicaudata* (*Renicola* sp.). В результате проведенных наблюдений выяснено, что параметры движения у исследованных церкарий различны. Личинки *C. lingua* обладают четко выраженными периодами плавания и покоя (парения). В первые 30 мин жизни во внешней среде длительность периодов одинакова (2–3 с), а затем начинает смещаться в сторону периода покоя и через 15 ч составляет для плавания 0.5–1 с, а для парения 20–30 с. Церкарии *Himasthla elongata* в первые 10–15 мин жизни во внешней среде через каждые 10–15 с плавания совершают кратковременные остановки продолжительностью 1–2 с. Позже случаи прекращения движения становятся единичными, и церкарии перемещаются почти без остановок, длительность которых сокращается до 0.5–1 с. Личинки *M. subdolum* и *R. roscovita* плавают практически непрерывно, остановки если и имеют место, то они крайне редки (1 раз в 5–15 мин) и коротки (0.5–1 с). Механизм плавания у всех изученных видов принципиально одинаков. Во время движения проксимальный отдел хвоста ундулирует в латеральной плоскости, а средняя и дистальная части, при взгляде сверху, описывают фигуру, подобную цифре 8. При наблюдении сбоку средний и проксимальный отделы, вращаясь, образуют подобие винта Архимеда (шнек) или штопора. Движение церкарий происходит вдоль оси шнека. Линейная скорость плавания в начале жизни во внешней среде составляет для *C. lingua* 4.8 мм/с, для *H. elongata* — 2.4, для *M. subdolum* и *C. parvicaudata* — 0.35. С возрастом скорость плавания снижается вплоть до полного прекращения движения и оседания на дно. Возрастная динамика снижения показателей скорости плавания у исследованных церкарий различна и связана с их морфобиологическими особенностями.

В жизненном цикле большинства видов трематод имеется свободноживущая фаза, представленная личинкой мариты — церкарией. На этой фазе решаются 2 основные биологические задачи — дисперсия инвазионных единиц в пространстве и передача паразита следующему хозяину. Для успешного выполнения указанных задач большинство свободноживущих церкарий способны активно плавать в толще воды, благодаря наличию особого локомоторного органа — хвоста. При этом характер движения в значительной степени определяется морфологическими и биологическими особенностями личинок (Гинецинская, 1968; Галактионов, Добровольский, 1998).

Обычно выделяют 2 основных типа движения церкарий: непрерывное и дискретное, с четко выраженными периодами плавания и покоя. Между этими двумя типами существует широкая гамма переходов (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003). Личинки с дискретным типом плавания, как правило,

имеют дополнительные образования на хвосте (мембраны, фурки и т. п.), благодаря которым в периоде покоя они способны парить в толще воды. Такая способность облегчает церкариям возможность удерживаться в определенных слоях воды и повышает шансы на встречу с потенциальным хозяином и успешное его заражение.

Во внешней среде личинки не питаются и живут исключительно за счет накопленных во время развития в моллюске-хозяине запасов гликогена и жира, расположенных преимущественно в хвосте (Гинецинская, Добровольский 1963а, б; Гинецинская и др., 1981). Поэтому особенности плавания и размерные характеристики хвоста в значительной мере определяют сроки жизни церкарий, а значит и их способность к заражению следующего хозяина (Галактионов, Добровольский, 1998; Прокофьев, 1999, 2001, и др.). При прочих равных условиях церкарии с крупным хвостом и дискретным типом плавания, как правило, живут дольше непрерывно плавающих личинок с небольшими хвостами.

Способность к плаванию в сочетании с особыми ориентировочными реакциями (фото-, гео-, реореакции) самым непосредственным образом определяет характер распределения личинок по биотопу и процесс формирования определенной пространственной структуры гемипопуляций церкарий, что служит важной предпосылкой для успешного заражения окончательного или второго промежуточного хозяина и реализации жизненного цикла в целом (Bartoli, 1983; Bartoli, Combes, 1986; Combes et al., 1994; Прокофьев, 1995; Галактионов, Добровольский, 1998; Galaktionov, Dobrovolskij, 2003).

Таким образом, способность перемещаться в толще воды при помощи особого локомоторного органа является важнейшей особенностью биологии церкарий большинства трематод. Несмотря на это, процесс плавания личинок до сих пор изучен крайне слабо. В основном сведения о характере перемещения приводятся как дополнение в работах, посвященных другим аспектам жизнедеятельности личинок. Они базируются на простом визуальном наблюдении и ограничены самым общим описанием процесса плавания. Лишь отдельные исследователи детально изучали особенности движения церкарий с использованием специальных методов наблюдения (Neuhaus, 1953; Graefe et al., 1967; Chapman, Wilson, 1973; Rea, Irwin, 1991, 1992; Прокофьев, 1995; Cross et al., 2001; Fingerut et al., 2003, и др.). В связи с явным недостатком подобных исследований нами было начато детальное изучение процесса движения церкарий трематод, принадлежащих к различным систематическим группам и отличающимся по своим морфобиологическим особенностям.

В настоящей работе описаны результаты наблюдений за плаванием церкарий 4 видов трематод: *Himasthla elongata* Mehlis, 1831 (сем. Echinostomatidae), *Cryptocotyle lingua* Creplin, 1825 (сем. Heterophyidae), *Maritrema subdolum* Jagerskiold, 1909 (сем. Microphallidae), *Cercaria parvicaudata* Stunkard, Shaw, 1931 (сем. Rencolidae). Эти церкарии имеют хорошо развитый хвост и способны активно плавать. Вместе с тем личинки существенно различаются по своим размерным характеристикам (см. таблицу). Кроме того, церкарии *C. lingua* имеют на хвосте дополнительную плавательную мембрану, облегчающую им парение в толще воды. У церкарий остальных видов никаких дополнительных образований на хвосте нет.

Исследованные церкарии развиваются в литоральных гастроподах *Littorina* spp. (*C. lingua*, *H. elongata*, *C. parvicaudata*) или *Hydrobia ulvae* (*M. subdolum*). Вторым промежуточным хозяином, которого заражают церкарии,

Размеры исследованных церкарий
Measurements of the cercariae studied

Виды церкарий	Длина тела	Ширина тела	Длина хвоста	Ширина хвоста
<i>H. elongata</i> *	540—560	140—180	525—560	45—50
<i>C. lingua</i> **	180—215	70—90	270—420	33—40
<i>M. subdolum</i> ***	130—140	40—50	130—150	13—14
<i>R. roscovita</i> *	240—250	95—105	170—180	18—20

Примечание. Все размеры даны в мкм. * — наши данные; ** — по: Подлипаев, 1977; *** — по: De-block, 1980.

служат для *C. lingua* — молодь рыб, для *H. elongata* и *C. parvicaudata* — литоральные моллюски (главным образом двустворки *Mytilus edulis*) и для *M. subdolum* — литоральные амфиподы рода *Gammarus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнялась на базе Беломорской биологической станции им. академика О. А. Скарлато Зоологического института РАН.

Двигательная активность церкарий исследовалась при помощи микроскопической видеосъемки. Для этого применяли телевизионную видеокамеру VBC-701H18 (CCD — матрица 1/3" SHARP LZ2364BJ), частота съемки 24 кадр/с. В паре с камерой использовали микроскоп М-9, позволяющий производить наблюдения с увеличением 3.2[×] и более. Микроскоп имеет выдвижной тубус, а его тубусодержатель может поворачиваться до горизонтального положения, при котором предметный столик становится вертикально. Наличие выдвижного тубуса делает возможным плавно изменять масштаб изображения. Кроме того, параметры посадочной резьбы на конце тубуса совпадают с таковыми для крепления объектива на камере, что позволяет прикреплять видеокамеру непосредственно на тубус микроскопа без каких-либо переходных устройств. При этом изображение, рисуемое объективом микроскопа, попадает сразу на приемную матрицу камеры, не проходя через окуляр микроскопа и объектив камеры, что способствует получению более четкого изображения.

При необходимости проведения наблюдений с малым увеличением (от 1 до 3.2[×]) использовали стереомикроскоп МБС-9. Для сопряжения видеокамеры со стереомикроскопом было изготовлено специальное переходное устройство, имевшее вид трубки. На одном его конце крепилась камера, а другой надевался на один из тубусов МБС-9. Перемещением трубки вдоль тубуса можно было регулировать масштаб изображения. Съемку производили как с окулярами, так и без них.

Для проведения наблюдений и видеосъемки церкарий помещали в специальные боксы — горизонтальный и вертикальный (рис. 1). Горизонтальный бокс представляет собой квадратную пластину размерами 30 × 30 мм и толщиной 6 мм, изготовленную из органического стекла. В центре пластины высверлено отверстие диаметром 22 мм. Снизу отверстие отфрезеровано до диаметра 24 мм на глубину 1.5 мм. Сюда вклеена стеклянная измерительная сетка (рис. 1, А) от стереомикроскопа МБС-9. Сетка нанесена на пластинку диаметром 24 и толщиной 1.5 мм. Размер сетки 15 × 15 мм, цена деления стороны квадрата 1 мм. Наличие прозрачного дна с измерительной

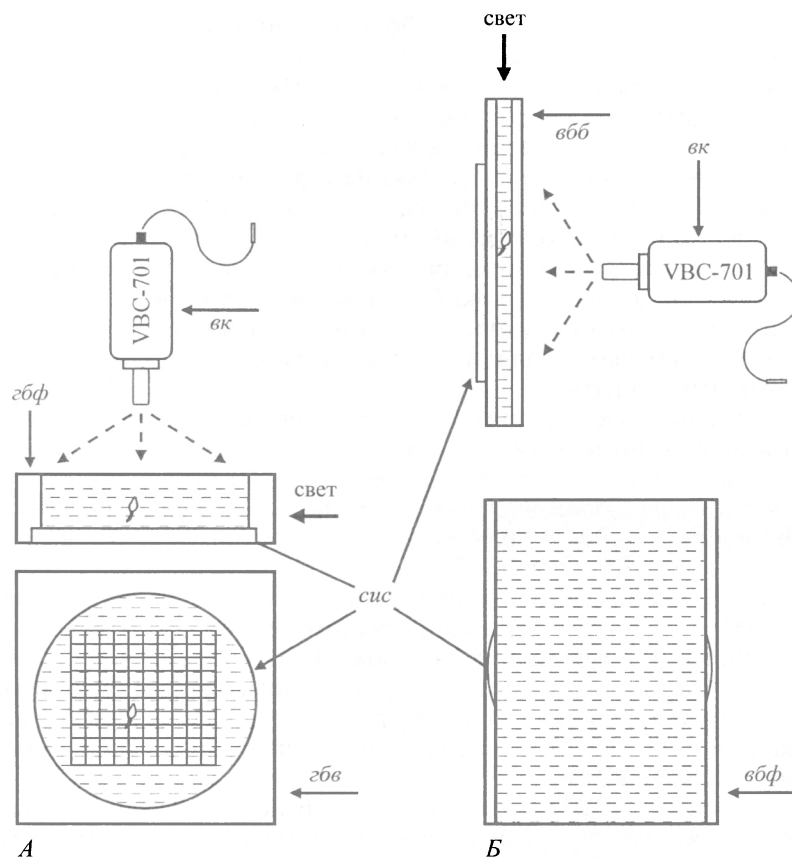


Рис. 1. Схема установки для видеосъемки церкарий.

A — с использованием горизонтального бокса; *B* — с использованием вертикального бокса. *вбб* — вертикальный бокс (боковая проекция); *вбф* — вертикальный бокс (фронтальная проекция); *вк* — видеокамера; *гбв* — горизонтальный бокс (вертикальная проекция); *гбф* — горизонтальный бокс (фронтальная проекция); *сис* — стеклянная измерительная сетка.

Fig. 1. Diagram of the chambers used to study of cercariae swimming.

сеткой позволяло легко определять линейные и скоростные параметры перемещений личинок, так как при любом увеличении пропорции сторон квадратов оставались постоянными и равными 1 мм. Боковые грани горизонтального бокса были отполированы до прозрачности, чтобы обеспечить при необходимости направленное освещение церкарий не только сверху или снизу, но и сбоку. При проведении съемок бокс располагали горизонтально, а видеокамеру вертикально (рис. 1, *A*).

В качестве вертикального бокса использовали фотоколориметрическую кювету (рис. 1, *B*). Кювета склеена из оптически прозрачного кварцевого стекла, причем противоположные стенки ее строго параллельны. Это позволяло производить съемку через стенки кюветы практически без искажений. Размеры кюветы $40 \times 24 \times 7$ мм. Толщина стенок 3 мм, при этом ширина зазора между широкими стенками бокса составляет всего 1 мм. Таким образом, церкария могла перемещаться вдоль оси съемки лишь на 1 мм, что в условиях микросъемки с ее малой глубиной резкости позволяло постоянно удерживать ее в фокусе. На одну из широких сторон бокса (заднюю по отношению к объективу) была прикреплена стеклянная измерительная сет-

ка (рис. 1, Б). Перед видеосъемкой бокс закрепляли на объектном столике микроскопа М-9 или МБС-9, тубусодержатель (М-9) или сам микроскоп (МБС-9) разворачивали горизонтально. При этом бокс принимал вертикальное положение, а видеокамера — горизонтальное (рис. 1, Б).

Для освещения боксов использовали осветительное устройство, сконструированное нами ранее для изучения фотореакций церкарий и состоящее из осветителя ОИ-19 и волоконнооптического световода (Прокофьев, 1997).

Перед проведением наблюдений моллюсков, зараженных партенитами определенного вида, поодиночке рассаживали в сосуды с морской водой, а сами сосуды выставляли на яркий свет (солнце или свет от мощной лампы накаливания), что стимулировало выход церкарий из хозяина в воду. Через 15 мин моллюсков удаляли, а с выделившимися личинками производили необходимые опыты.

При проведении наблюдений пипеткой отбирали 10—20 церкарий одного вида и возраста, помещали их в микроаквариум и в течение 3 мин проводили непрерывную видеосъемку при определенном увеличении (от 1 до $32\times$ в зависимости от размеров церкарий). Наблюдения с одновременной съемкой выполняли не менее 10 раз для личинок одного вида и возраста при каждом увеличении микроскопа.

Полученное изображение записывали на видеомагнитофон (Samsung VQ-301, VHS) в стандартном телевизионном режиме — 24 кадр/с. В дальнейшем изображение вводили в персональный компьютер и сохраняли в виде файла AVI-формата. Указанный формат позволяет хранить видеоизображение полностью без сжатия и потери кадров, т. е. сохранять исходную частоту записи (24 кадр/с), что необходимо для точного обсчета временных параметров движения личинок.

Для анализа характера движения церкарий использовали программу для компьютерной обработки видеоизображений VirtualDub 1.5.2. Программа позволяет производить покадровый просмотр фильма, что дает возможность, зная длительность одного кадра ($1 \text{ с}/24 \text{ кадра} = 0.0417 \text{ с/кадр} \approx 0.042 \text{ с}$), очень точно вычислять длительность видеофрагмента по количеству кадров в нем.

Двигательную активность церкарий оценивали по двум параметрам: линейная скорость плавания и соотношение периодов плавания и покоя, если таковые имеются. Во время движения личинки перемещаются либо по прямой, либо по дуге окружности с поворотом. Таким образом, плавание церкарий можно оценивать как по линейной скорости, так и по угловой. Однако, как показали наблюдения, направление, частота и радиус поворотов у всех исследованных церкарий — величины случайные, и поэтому угловая скорость плавания даже у одной личинки в пределах короткого временного интервала (несколько секунд) может сильно изменяться. В отличие от этого линейная скорость — величина более постоянная и не зависит от траектории движения. Поэтому ее можно использовать не только для анализа двигательной активности разновозрастных церкарий одного вида, но и для сравнения характера перемещений личинок разных видов.

Для измерения линейной скорости подсчитывали число кадров (n), за которое церкария пересекала квадрат измерительной сетки (длина стороны квадрата 1 мм). Затем полученное число умножали на длительность одного кадра и определяли таким образом время, за которое личинка проплывает 1 мм пути ($n \times 0.042 = \text{с/мм}$) или, как обратную величину ($1/(n \times 0.042)$), скорость плавания в мм/с. При этом учитывали лишь церкарий, плывущих параллельно одной из сторон квадрата, т. е. точно 1 мм по прямой и пересекающих квадрат «с ходу» на скорости и без остановок (рис. 2—5). На наш

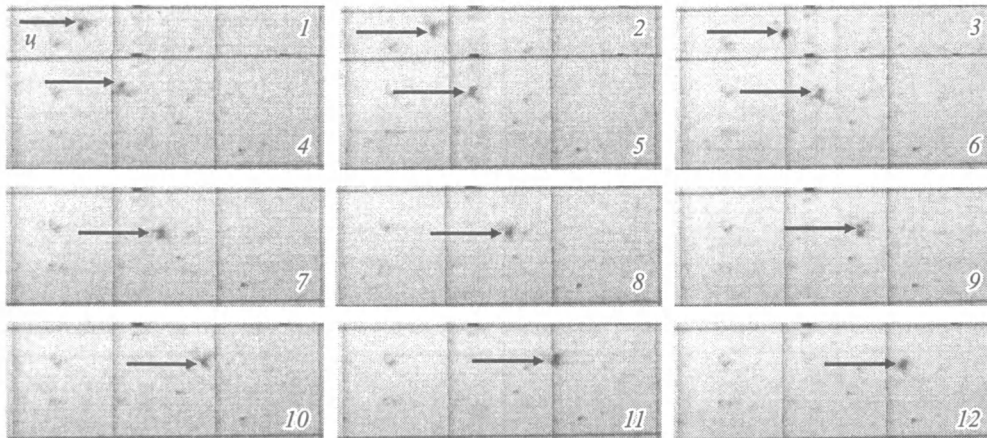


Рис. 2. Кинограмма движения церкарий *Cryptocotyle lingua* для расчета скорости плавания (пояснения в тексте).

Возраст церкарий 32 ч; время между соседними кадрами 0.042 с (показан весь видеоряд); длина стороны квадрата сетки — 1 мм. ц — церкария.

Fig. 2. The frames of successive stages of cercariae *Cryptocotyle lingua* movements used for the calculation of swimming rate.

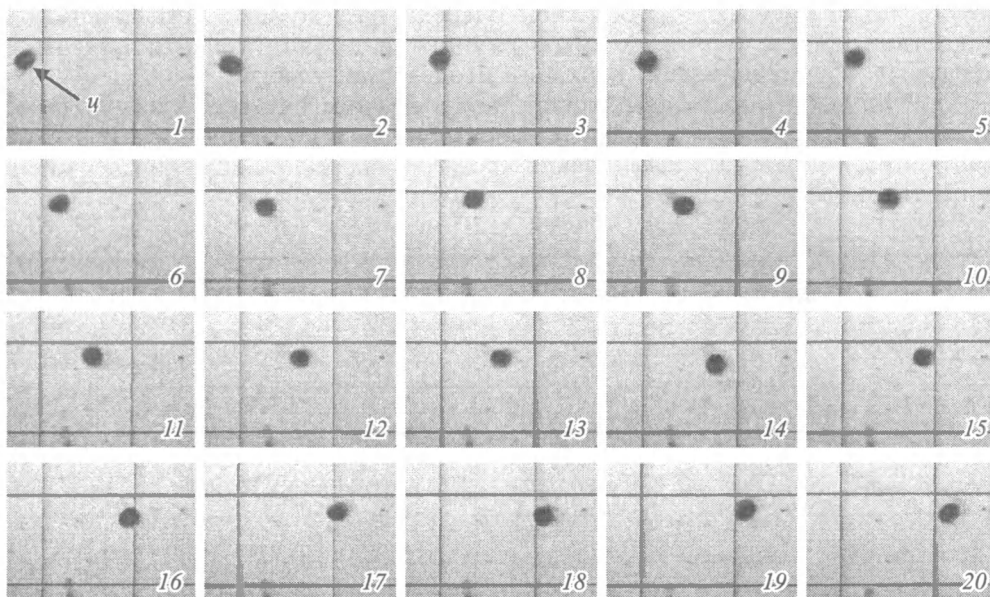


Рис. 3. Кинограмма движения церкарий *Himasthla elongate* для расчета скорости плавания (пояснения в тексте).

Возраст церкарий 12 ч; время между соседними кадрами 0.042 с (показан весь видеоряд); длина стороны квадрата сетки — 1 мм. Обозначения те же, что и на рис. 2.

Fig. 3. The frames of successive stages of cercariae *Himasthla elongata* movements used for the calculation of swimming rate.

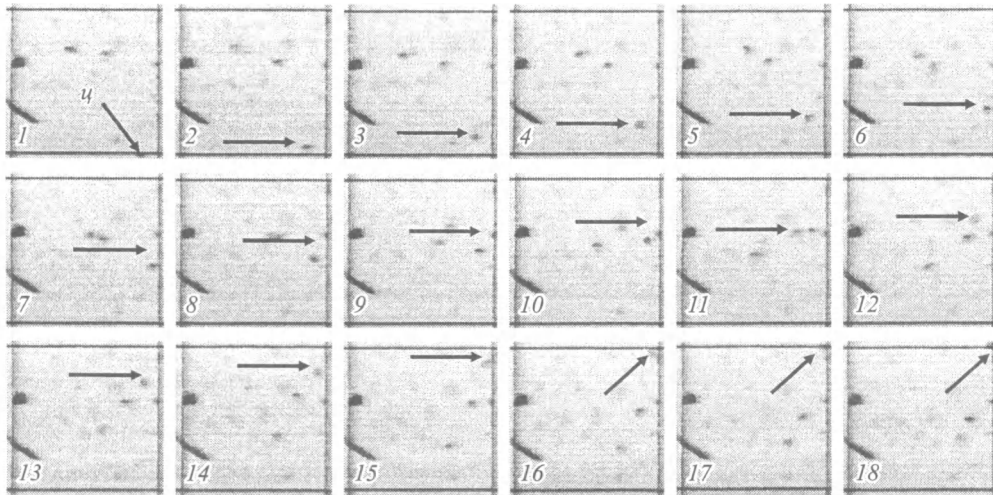


Рис. 4. Кинограмма движения церкарий *Maritrema subdolum* для расчета скорости плавания (пояснения в тексте).

Возраст церкарий — 2 ч; время между соседними кадрами 0.21 с (показан каждый 5-й кадр видеоряда — $0.042 \times 5 = 0.21$ с), длина стороны квадрата сетки 1 мм. Обозначения те же, что и на рис. 2.

Fig. 4. The frames of successive stages of cercariae *Maritrema subdolum* movements used for the calculation of swimming rate.

взгляд, такой метод измерения наиболее приемлем, так как позволяет получить точное значение скорости плавания, не зависящее от разгона, торможения, поворотов и т. д. Это, в свою очередь, дает возможность сравнивать показатели скорости разных видов личинок и динамику изменения этого параметра в течение жизни церкарии исследуемого вида.

При определении скорости плавания в каждом случае производили не менее 10 наблюдений для разных экземпляров личинок одного вида и по полученным результатам вычисляли среднюю скорость движения церкарий определенного возраста.

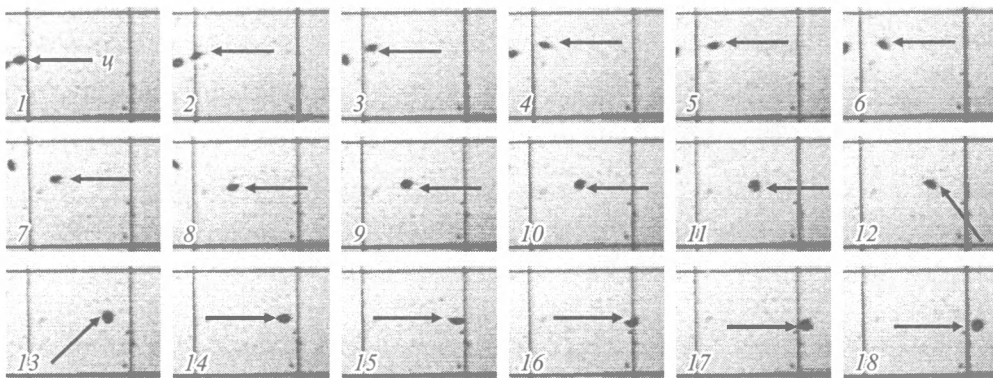


Рис. 5. Кинограмма движения церкарий *Cercaria parvicaudata* для расчета скорости плавания (пояснения в тексте).

Обозначения те же, что и на рис. 4.

Fig. 5. The frames of successive stages of cercariae *Cercaria parvicaudata* movements used for the calculation of swimming rate.

Все наблюдения выполняли при температуре воды 15 °С и солёности 24 ‰, при минимально возможной для визуальных наблюдений и видеосъёмки яркости источника освещения, равной 25 кд/м² (650 Лк).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характер плавания. Церкарии *Cryptocotyle lingua* после выхода из моллюска энергично плавают. Процесс их движения можно разбить на два чередующихся периода, активный и пассивный. В ходе первого личинка активно работает хвостом, что обеспечивает ее поступательное движение вперед. Во время второго она замирает и в таком состоянии парит в воде, медленно опускаясь вниз. Затем весь процесс повторяется.

В течение первых 30 мин после выхода из моллюска длительности активного и пассивного периодов у личинок *C. lingua* примерно одинаковы и в среднем равны 2–3 с. Через 1 ч значения этих показателей составляют соответственно 2–3 и 3–4 с, через 3 ч — 1–2 и 4–6 с, через 6 ч — 1–2 и 8–12 с, а спустя 12 ч — 0.5–1 и 10–20 с. Через 15 ч период активного плавания составляет 0.5–1 с, а парения 20–30 с и более. Резкая смена освещенности (значительное усиление или ослабление) в первый момент (0.5–1 с) стимулирует переход от пассивного парения к активному плаванию, однако через несколько секунд характерное для личинки данного возраста соотношение активного и пассивного периодов восстанавливается. При пассивном парении в толще воды личинки *C. lingua* принимают особую позу покоя. При этом их хвост изогнут, тело принимает форму ложки и располагается под углом 80–90° к хвосту (рис. 6, см. вкл.). Во время парения ось тела церкарии может располагаться по-разному, но чаще — в горизонтальной плоскости. Скорость оседания в пассивном периоде составляет 0.5–1 мм/с. Направляющая движения личинок *C. lingua* во время плавания либо прямолинейна, либо проходит по дуге окружности с радиусом от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров.

Плавание церкарий *Himasthla elongata* периодически прерывается короткими остановками, во время которых личинка резко вытягивается в длину, прекращает работать хвостом и, изгибая тело, постоянно изменяет положение переднего конца, как бы сканируя пространство перед собой (рис. 7, см. вкл.). Наибольшая частота остановок отмечается в первые 10–15 мин жизни церкарий во внешней среде. В этот период они происходят через каждые 10–15 с плавания. Продолжительность остановок 1–2 с. Позже случаи прекращения движения становятся единичными и церкарии плавают практически непрерывно. Длительность остановок сокращается до 0.5–1 с, и зачастую в этот период личинки лишь перестают работать хвостом, не вытягиваясь в длину. В процессе плавания церкарии перемещаются либо по прямой, либо по дуге большого (десятки миллиметров) радиуса. При контакте с поверхностью сосуда в 2–5 % случаев личинки прикрепляются к ней и переходят к ползанию, используя ротовую и брюшную присоски. Длительность ползания составляет 1–3 с.

Через 20–24 ч характер движения церкарий *H. elongata* изменяется. Личинки располагаются у дна, плавание по прямой отмечается редко, в основном церкарии либо вращаются на месте, либо перемещаются по дуге малого радиуса (1–5 мм). Периодически они переходят к ползанию по дну, прикрепляясь попеременно ротовой и брюшной присосками к субстрату.

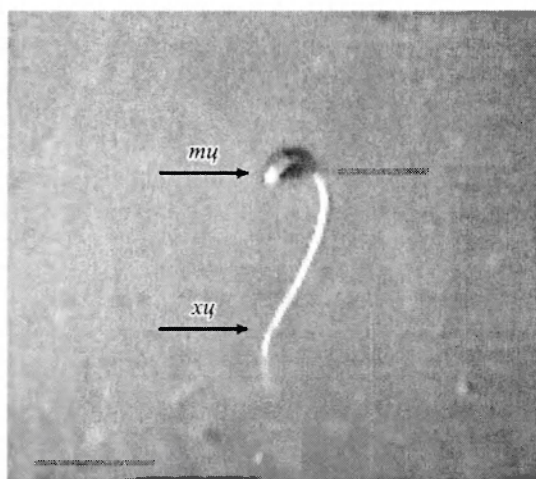


Рис. 6. Поза покоя церкарии *Cryptocotyle lingua* во время парения в толще воды.
тц — тело церкарии, хц — хвост церкарии.

Fig. 6. The resting posture of *Cryptocotyle lingua* cercaria.

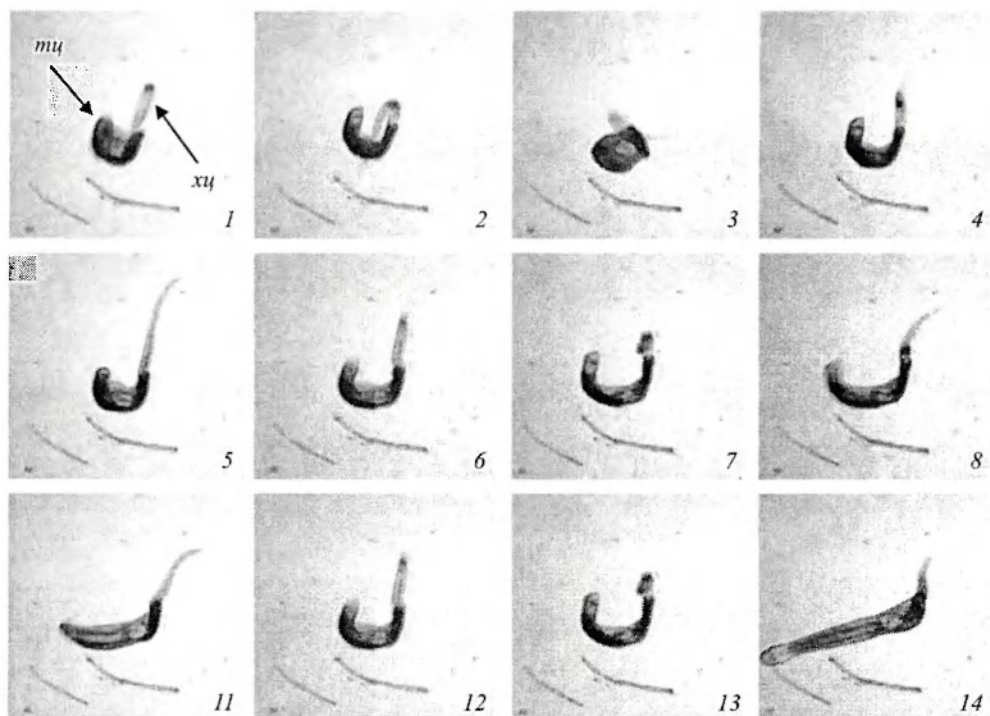


Рис. 7. Переход церкарии *Himasthla elongata* от активной фазы движения к пассивной (пояснения в тексте).

Обозначения те же, что и на рис. 6.

Fig. 7. Transition of cercaria *Himasthla elongata* from active movement to passive floating.

Продолжительность ползания составляет 2—10 с. Через 26 ч церкарии лежат на дне, слабо шевеля хвостом и вытянув тело.

Церкарии *Maritrema subdolum* и *Cercaria parvicaudata* плавают практически непрерывно. Остановки, если и имеют место, то крайне редки (1 раз в 5—15 мин) и непродолжительны (0.5—1 с). Во время остановки личинки прекращают работать хвостом, слегка вытягивают тело, могут на мгновение прикрепиться к субстрату, но ползания по нему не происходит. Траектория плавания церкарий *M. subdolum* и *C. parvicaudata* такая же, как и у *H. elongata* — либо по прямой, либо по дуге большого радиуса (десятки миллиметров). По мере старения через 16—18 ч церкарии перестают плавать и опускаться на дно.

Механизм плавания. Механизм движения у церкарий изученных видов принципиально одинаков (рис. 7; 8; 9, 10, 11, см. вкл.; 12). Во время плавания личинки сжимают тело и изгибают его так, что дорзальная сторона становится выпуклой, а вентральная — вогнутой (рис. 7, 1; 9, 14; 10, Б—1; 11, 15; 12, Г). При этом хвост подгибается на вентральную сторону, его проксимальный участок располагается под углом около 90° к продольной оси тела личинки, а средний и особенно дистальный — 30—90° (рис. 7, 1—4; 9, 8—14; 10, Б—1, 2; 11, 12, 13). Во время работы хвоста происходит его колебание в латеральной плоскости. При отклонении проксимальной части хвоста в сторону за ней с некоторым опозданием следуют средняя и с еще большим отставанием дистальная его части. Еще до того, как кончик хвоста пересечет ось тела церкарии происходит резкое отклоне-

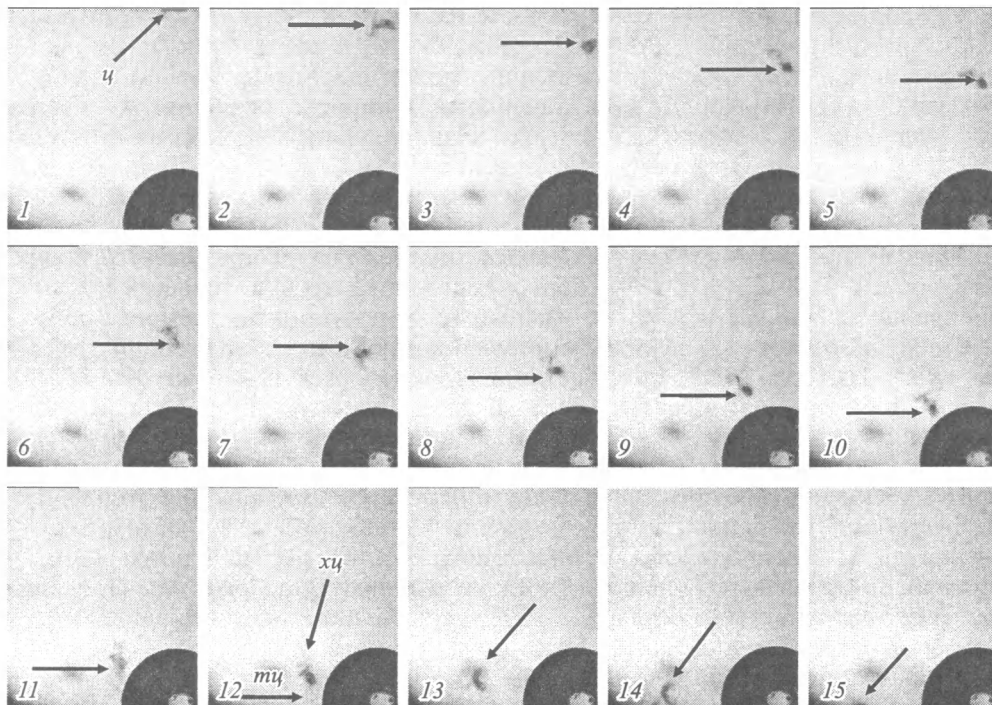


Рис. 8. Кинограмма особенности плавания и работы хвоста церкарий *Cryptocotyle lingua* (пояснения в тексте).

Обозначения те же, что и на рис. 2, 6.

Fig. 8. The frames showing the tail undulations during the swimming of *Cryptocotyle lingua* cercaria.

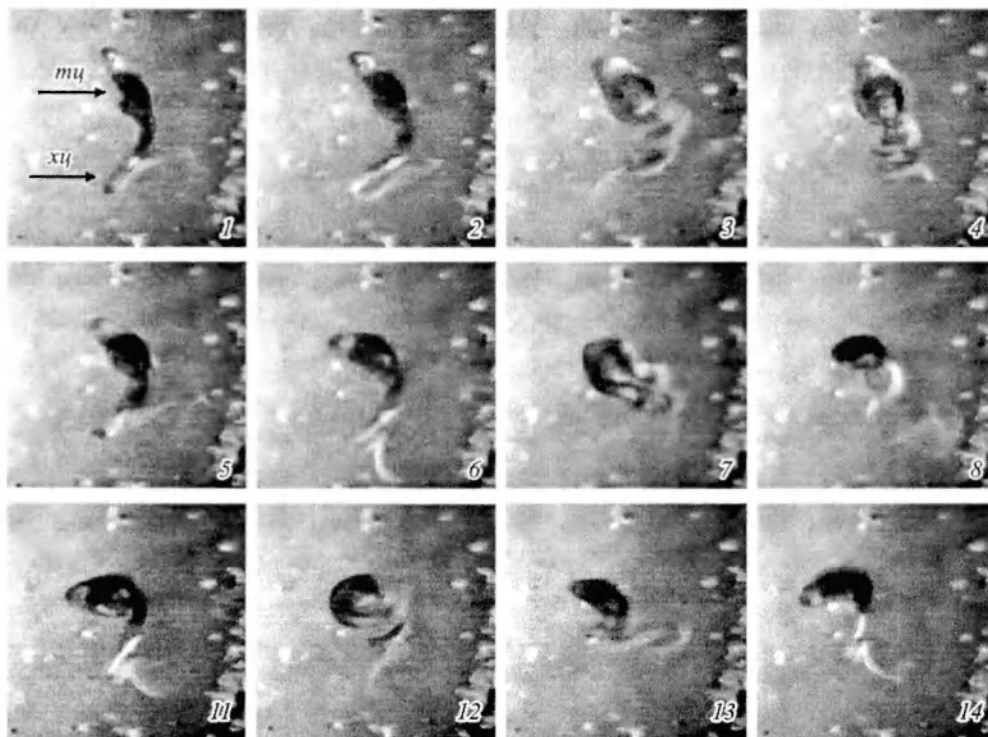


Рис. 9. Кинограмма особенности плавания и работы хвоста церкарий *Himasthla elongata* (пояснения в тексте).

Обозначения те же, что и на рис. 6.

Fig. 9. The frames showing the tail undulations during the swimming of *Himasthla elongata* cercaria.

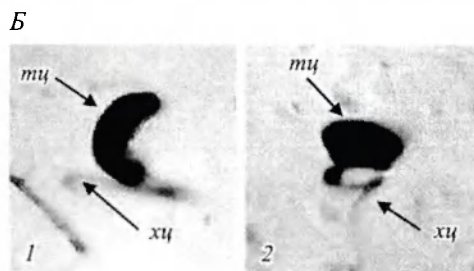
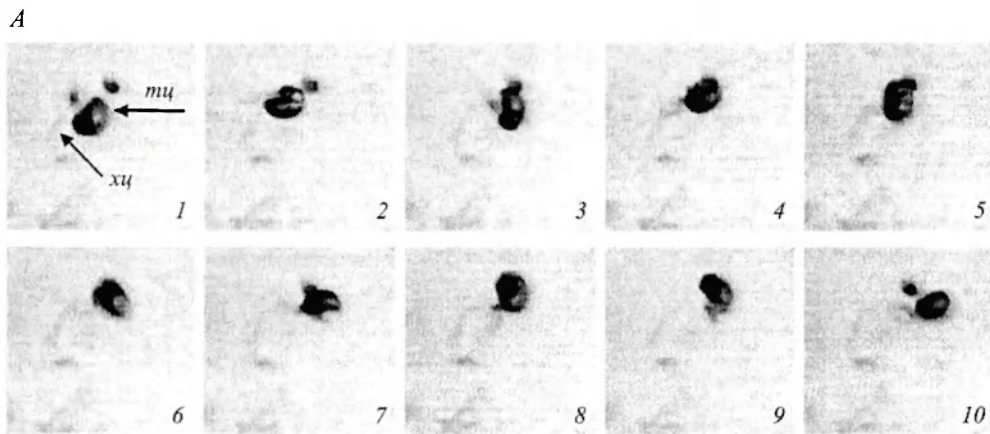


Рис. 10. Кинограмма особенности плавания и работы хвоста церкарий *Maritrema subdolum* (пояснения в тексте).

А — кинограмма плавания; Б — положение тела и хвоста в процессе плавания. Остальные обозначения те же, что и на рис. 6.

Fig. 10. The frames showing the tail undulations during the swimming of *Maritrema subdolum* cercaria.

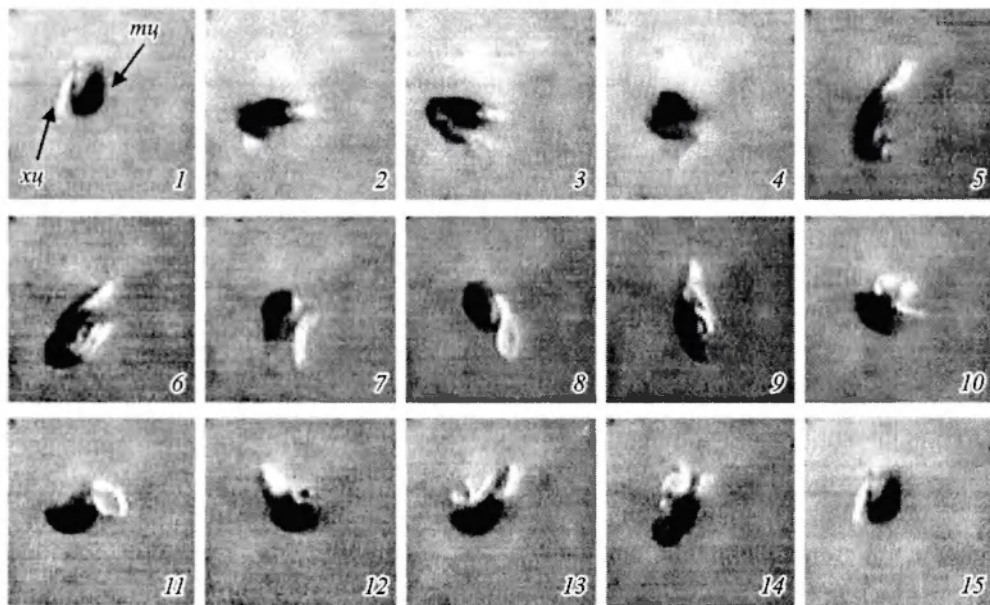


Рис. 11. Кинограмма особенности плавания и работы хвоста церкарий *Cercaria parvicaudata* (пояснения в тексте).

Обозначения те же, что и на рис. 6.

Fig. 11. The frames showing the tail undulations during the swimming of *Cercaria parvicaudata* cercaria.

ние проксимального участка хвоста в противоположную сторону. В итоге при одностороннем ударе хвост описывает С-образную фигуру (рис. 8, 7; 9, 2, 13; 10, А—10, Б—1; 11, 8, 13; 12, А). При отклонении в обратную сторону получается такая же С-образная фигура, но расположенная зеркально по отношению к первой. Поскольку во время работы хвост постоянно ундулирует в латеральной плоскости, то при взгляде сверху или снизу создается впечатление, что он описывает фигуру, подобную более или менее вытянутой цифре 8 и расположенную в плоскости, параллельной фронтальной плоскости тела церкарии. Однако реально траектория, описываемая хвостом во время его работы, оказывается значительно сложнее. При взгляде сбоку видно, что латеральные колебания совершают лишь проксимальный отдел хвоста, а его средний и особенно концевой отделы описывают штопорообразную фигуру (рис. 8, 8, 11, 12; 9, 3, 4, 6, 11, 12, 14; 10, Б—2; 11, 14; 12, Б, Г). Таким образом, ундулирующие колебания проксимальной части хвоста приводят к тому, что в целом хвост работает, как Архимедов винт или шнек. При этом вектор движения церкарии проходит вдоль оси шнека, а поскольку эта ось, как правило, расположена под углом менее 90° к продольной оси тела личинки, то животное плавает задне-дорсальным отделом тела вперед (рис. 12, Г, Д). В процессе ундуляции в момент резкой переборки проксимального участка хвоста происходит отклонение тела церкарии в противоположную сторону. В результате во время работы хвоста тело

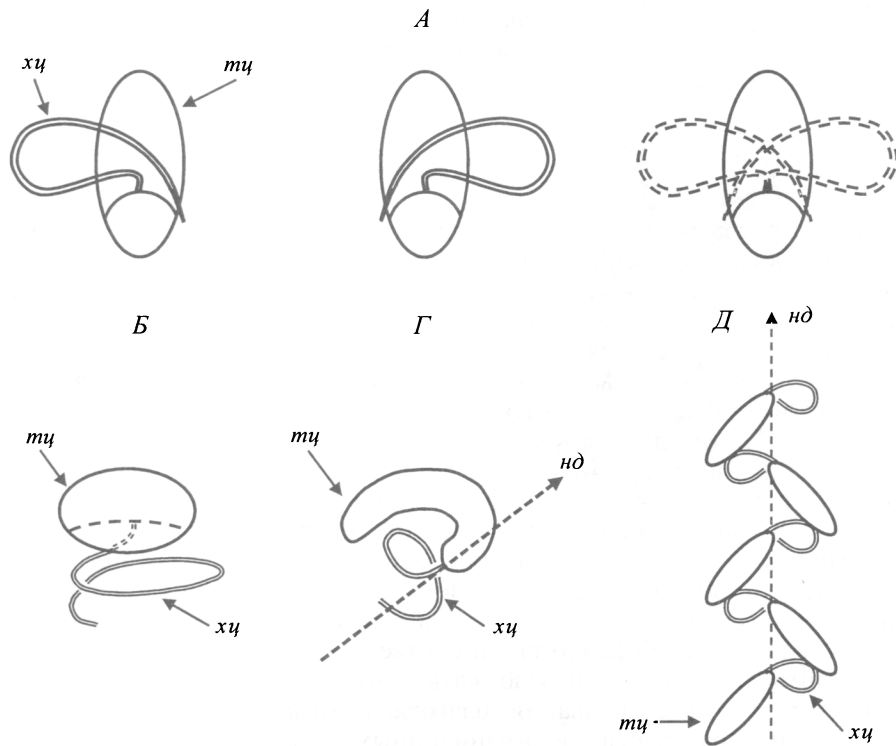


Рис. 12. Обобщенная схема плавания церкарий.

А — вид снизу; Б — вид сзади; Г — вид сбоку; Д — изменение положения тела церкарии во время движения. нд — направление движения. Остальные обозначения те же, что и на рис. 6.

Fig. 12. Generalized diagram illustrating the movement of cercariae.

испытывает постоянные колебания вокруг вектора движения, и траектория плавания оказывается близкой к синусоиде, хотя само направление перемещения постоянным (прямая или дуга большого радиуса) (рис. 12, Д).

Скорость плавания. Возрастная динамика изменения скорости плавания церкарий исследованных видов приведена на рис. 13. Линейная скорость плавания церкарий *C. lingua* в течение жизни снижается и составляет соответственно 4.8 мм/с (2 ч жизни) (рис. 13, А) и 2.8 мм/с (34 ч жизни). Через 36 ч подавляющее большинство церкарий прекращает движение и оседает на дно сосуда. Однако необходимо заметить, что скорость плавания личинок *C. lingua* начинает заметно снижаться лишь через 24 ч после выхода во внешнюю среду, а наиболее значительно за 2—4 ч до потери способности к плаванию и оседанию на дно.

Скорость плавания церкарий *H. elongata* сразу после выхода в воду составляет 2.4 мм/с и с возрастом плавно снижается. При этом линейное снижение скорости плавания личинок *H. elongata* по мере старения имеет место лишь в первые 24 ч жизни, а позднее процесс принимает экспоненциальный характер (рис. 13, Б).

В первые часы жизни во внешней среде скорости плавания личинок *M. subdolum* и *C. parvicaudata* максимальны (рис. 13, В, Г). Затем через 4 ч для *M. subdolum* и через 4—8 ч для *C. parvicaudata* скорости плавания церкарий заметно снижаются. В дальнейшем, в период 4—14 ч для *M. subdolum* и 8—14 ч для *C. parvicaudata*, падение скорости плавания замедляется, и она либо стабилизируется (*C. parvicaudata*) (рис. 13, Г), либо медленно снижается по линейному закону (*M. subdolum*) (рис. 13, В). Через 14 ч происходит быстрое падение скорости плавания и через 18 часов церкарии прекращают плавать и оседают на дно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Характер плавания. Проведенные наблюдения показали, что личинки *C. lingua* обладают выраженным дискретным типом плавания, *M. subdolum* и *C. parvicaudata* перемещаются непрерывно, а церкарии *H. elongata* занимают промежуточное положение, так как, хотя и способны к кратковременному прекращению движения, парить в толще воды не могут. Указанные различия в характере плавания церкарий как нельзя лучше соответствуют особенностям биологии животных-хозяев, которых они заражают.

Личинки *C. lingua* инвазируют молодь рыб, которая обычно держится на литорали в верхних и средних наиболее прогретых слоях воды. По нашим наблюдениям, эти церкарии обладают четко выраженной положительной фотореакцией, обеспечивающей личинкам подъем именно в эти участки. Для повышения вероятности встречи с хозяином и его заражения церкария должна постоянно находиться в этой зоне, что может обеспечиваться ее постоянной двигательной активностью. Однако подобный характер плавания связан с быстрой тратой гликогена и соответственно с сокращением сроков жизни эндотрофной личинки. Избежать этого церкариям *C. lingua* позволяет дискретный характер плавания, благодаря которому становится возможным экономное расходование ограниченных энергетических ресурсов личинки. Неудивительно, что церкарии *C. lingua* имеют наибольшую продолжительность жизни среди исследованных нами личинок.

Для церкарий *M. subdolum* складывается противоположная картина. Эти личинки заражают литоральных рачков-гаммарид, обитающих у дна.

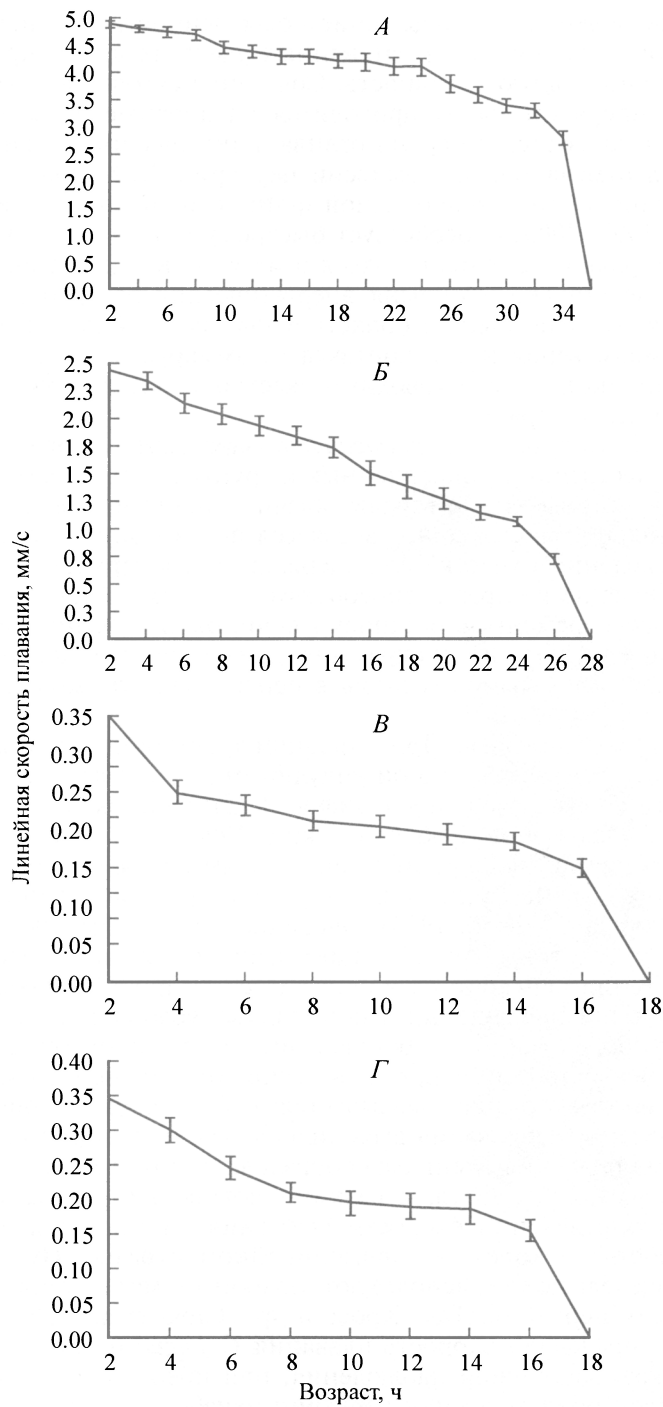


Рис. 13. Возрастная динамика скорости плавания изученных церкарий.
A – *Cryptocotyle lingua*, *Б* – *Himasthla elongata*, *В* – *Maritrema subdolum*, *Г* – *Cercaria parvicaudata*.
 Fig. 13. The age dynamics of swimming rates of cercariae studied.

По нашим наблюдениям, с повышением освещенности и температуры воды амфиподы концентрируются в затененных участках дна и проявляют минимальную двигательную активность. Сочетание суточных максимумов инсоляции и температуры воды приходится на дневные часы и в наибольшей степени реализуется во время отлива в литоральных лужицах. Именно в этот период отмечается пик эмиссии церкарий *M. subdolum* (Прокофьев, 1990), а наличие у них отрицательной фото- и положительной геореакций (Прокофьев, 1997, 2003) способствует быстрому попаданию личинок в район скопления рачков. Очевидно, что в этих условиях для церкарий *M. subdolum* важна не столько экономия энергетических ресурсов, сколько возможность максимально быстро попасть в зону возможной встречи с хозяином. С приливом вероятность контакта с гаммарусом резко снижается за счет смыва личинок в глубоководные участки и рассеивания амфипод по залитому участку литорали.

Церкарии *H. elongata* и *C. parvicaudata* заражают литоральных моллюсков, преимущественно прикрепленных к грунту двустворок (мидии и др.), концентрация которых на литорали обычно достаточно высока. Для этих личинок актуально максимально рассеяться по биотопу, а не концентрироваться в определенном участке или удерживаться в верхнем слое воды. Непрерывное плавание как раз и способствует максимальной дисперсии этих церкарий. Кратковременные остановки личинок *H. elongata* вряд ли можно рассматривать как элемент дискретного движения, так как они слишком коротки и наиболее выражены лишь в первые минуты жизни во внешней среде.

Механизм плавания. При описании траектории работы хвоста церкарий обычно указывается, что он ундулирует лишь в латеральной плоскости, описывая фигуру, подобную цифре 8 (Гинецинская, 1968; Charman, Wilson, 1973; Галактионов, Добровольский, 1998, и др.). По-видимому, авторы либо ограничивались простым визуальным наблюдением, либо наблюдением в не стандартных условиях, например, при пониженных температурах (5 °C) (Charman, Wilson, 1973). Очевидно, что в этом случае трудно получить реальную картину. Так, по нашим данным, уже при температуре 5 °C скорость движения церкарий резко снижается, а при 3 °C плавание вообще прекращается. При наблюдении в нормальных условиях с использованием вертикального бокса (рис. 1) и боковой видеосъемки траектория движения «стандартного» хвоста (длина органа не слишком сильно отличается от длины тела и отсутствуют фурки) оказывается гораздо сложнее (рис. 12, А—В).

В ходе нашего исследования выяснилось, что траектория движения церкарий во время плавания очень разнообразна: личинки могут плыть по прямой, по дуге разного радиуса, с резкими поворотами на различный угол. Поэтому при определении скорости движения личинок мы измеряли линейную скорость на коротком прямолинейном отрезке. Нужно отметить, что не все исследователи используют подобный метод определения скорости движения церкарий. Так, Кросс и др. (Cross et al., 2001) с помощью видеосъемки определяли скорость плавания *C. lingua* на отрезке 50 мм. Однако, как показывают наши наблюдения, при преодолении столь большой дистанции траектория движения церкарий неизбежно неоднократно отклонялась от прямолинейной, хотя перерасчет производился на 50-миллиметровый отрезок прямой. Именно поэтому, как нам представляется, средняя максимальная скорость движения личинок *C. lingua*, определенная Кросс и др. (Cross et al., 2001), составила всего 1.2 мм/с, тогда как, по нашим данным, максимальная линейная скорость в 4 раза выше и равна 4.8 мм/с

(рис. 13, А). На наш взгляд, только использование параметра линейной скорости позволяет получить адекватное представление о скорости перемещения церкарий.

Скорость плавания. Сравнение скоростей плавания изученных церкарий показывает, что в целом более крупные личинки плавают быстрее (см. таблицу; рис. 13). Однако эта особенность не абсолютна. Так, скорость плавания церкарий *C. lingua* в 2—3 выше, чем личинок *H. elongata*, хотя последние значительно крупнее. Однако нужно помнить, что церкарии *C. lingua* большую часть жизни находятся в неподвижном состоянии, очень медленно опускаясь вниз. Резкий рывок позволяет им за короткий промежуток времени подняться вверх, а затем спокойно парить в толще воды за счет крупного хвоста, снабженного плавательной мембраной. Быстрый и короткий «спурт» в сочетании с длительным парением дает возможность церкариям *C. lingua* с минимальными энергетическими затратами удерживаться в верхних слоях воды. Не случайно скорость плавания личинок *C. lingua* длительное время практически не изменяется, а затем резко падает до нуля (рис. 13, А). В отличие от *C. lingua* личинки *H. elongata* плавают практически непрерывно. Относительно более медленное движение позволяет им экономить энергетические ресурсы и за счет этого дольше находиться «на плаву». Несмотря на это скорость плавания личинок постоянно снижается по мере их старения (рис. 13, Б).

Скорости плавания церкарий *M. subdolum* и *C. parvicaudata* практически равны (рис. 13, В, Г). При этом личинки *M. subdolum* мельче, чем *C. parvicaudata* (см. таблицу), т. е. относительная скорость перемещения церкарий первого вида оказывается выше, чем второго. Выше мы отмечали, что личинкам *M. subdolum* для обеспечения процесса заражения необходимо максимально быстро попасть в места скопления гаммарид. В реальных условиях распределение рачков по биотопу очень изменчиво. В солнечный полдень оно носит пятнистый характер за счет концентрации амфипод в затененных придонных участках. В сумерки или в пасмурную погоду гаммарусы в силу высокой подвижности более или менее равномерно рассеиваются по большой площади. Однако во всех случаях высокая скорость плавания даже за счет ускоренного расхода энергетических ресурсов существенно повышает вероятность контакта церкарий *M. subdolum* с хозяином. Личинки либо быстро попадают в район скопления амфипод, либо успевают за относительно короткий промежуток времени сканировать значительную площадь, что увеличивает шансы на встречу с высокоподвижным рачком.

Церкарии *C. parvicaudata*, как и *H. elongata*, напротив, заражают в основном неподвижных хозяев (мидия). При этом само заражение происходит пассивным путем за счет попадания церкарий в мантийную полость моллюска через вводной сифон с токами воды. Непрерывность движения способствует дисперсии личинок по максимальной площади, а невысокая скорость — экономии энергетических ресурсов и пролонгированию способности к активному плаванию. Все это в конечном счете увеличивает успех заражения второго промежуточного хозяина.

Сопоставление скорости плавания изученных церкарий (рис. 13) с их морфологическими характеристиками (см. таблицу) позволяет сделать вывод, что скорость плавания личинок в значительной мере зависит не только от абсолютных, но и от относительных размеров их локомоторного органа. Так, длина хвоста церкарий *C. lingua* в 1.5—2 раза больше длины их тела. Эти же церкарии обладают и наибольшей скоростью плавания. Абсолют-

ные размеры хвоста у церкарий *H. elongata* существенно больше, чем у личинок *C. lingua*, однако, в отличие от последнего вида длина хвоста у церкарий *H. elongata* практически равна длине тела. Соответственно скорость плавания церкарий *H. elongata* ниже, чем *C. lingua*. Размеры тела у церкарий *C. parvicaudata* больше, чем у *C. lingua*. При этом длина хвоста у личинок *C. parvicaudata* не только меньше, чем у церкарий *C. lingua*, но и на 25—30 % меньше длины собственного тела. Не случайно, что скорость плавания церкарий *C. parvicaudata* оказалась очень низкой и практически равной скорости плавания самих миниатюрных из исследованных личинок — *M. subdolum*.

В заключение необходимо обратить внимание на следующее обстоятельство. После прекращения плавания и оседания на дно все изученные церкарии погибают не сразу, а еще определенное время (от 1 до 15 ч в зависимости от вида) подают признаки жизни. Подобное обстоятельство подтверждает мнение ряда авторов (Пальм, 1967; Гинецинская, 1968; Galaktionov, Dobrovolskij, 2003) о том, что энергетические запасы церкарий сосредоточены в виде двух независимых пулов: в хвосте и в теле личинки. Поэтому истощение гликогена в хвосте приводит к иммобилизации животного, но не к его гибели.

Таким образом, проведенные исследования позволяют сделать вывод, что характер движения и скорость плавания у личинок изученных видов различны и изменяются с возрастом. При этом различия в двигательной активности и возрастной динамике ее изменения связаны с морфологическими и биологическими особенностями церкарий.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49439), INTAS (проект № 01-210) и программы «Университеты России» (проект УР 07.01.027).

Список литературы

- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука, 1998. 404 с.
- Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. 410 с.
- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. Гликоген и жир на разных фазах жизненного цикла сосальщиков. Ч. I. Морфология распределения гликогена и жира // Вестн. ЛГУ. 1963а. № 9. С. 67—81.
- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. Гликоген и жир на разных фазах жизненного цикла сосальщиков. Ч. II. Биологическое значение гликогена и жира // Вестн. ЛГУ. 1963б. № 3. С. 23—33.
- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А., Оксов И. В. Роль гликогена в биологии личиночных стадий развития трематод // Работы по гельминтологии. М., 1981. С. 82—87.
- Пальм В. Запасные питательные вещества — гликоген и жир — у гельминтов и зависимость их накопления от различных биологических и экологических факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1967. 16 с.
- Подлипаев С. А. Партениты и личинки трематод литоральных моллюсков восточного Мурмана. Фауна, морфология и экология: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1977. 30 с.
- Прокофьев В. В. Влияние факторов внешней среды на суточный ритм эмиссии церкарий некоторых видов литоральных трематод // Морфология и экология паразитов морских животных. Апатиты: КНЦ АН СССР, 1990. С. 85—92.
- Прокофьев В. В. Биология церкарий литоральных трематод Баренцева и Белого морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 16 с.

- Прокофьев В. В. Реакции на свет церкарий морских литоральных трематод *Cryptocotyle* sp. (Heterophyidae) и *Maritrema subdolum* (Microphallidae) // Зоол. журн. 1997. Т. 76, вып. 3. С. 275—280.
- Прокофьев В. В. Влияние температуры и солености воды на продолжительность жизни церкарий морских литоральных трематод *Cryptocotyle* sp. (Heterophyidae), *Levinseniella brachysoma* и *Maritrema subdolum* (Microphallidae) // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 6. С. 520—526.
- Прокофьев В. В. Влияние температуры и солености воды на продолжительность жизни церкарий морских литоральных трематод *Podocotyle atomon* (Opencoealidae) и *Renicola thaidus* (Renicolidae) // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 3. С. 429—435.
- Прокофьев В. В. Характер вертикального распределения в толще воды церкарий трематод *Cryptocotyle concavum* (Heterophyidae) и *Maritrema subdolum* (Microphallidae) // Паразитология. 2003. Т. 37, вып. 3. С. 207—215.
- Bartoli P. Populations ou espèces? Recherches sur la signification de la transmission de Trématodes Lepocreadiinae (T. Odhner, 1905) dans deux écosystèmes marins // Ann. Parasitol. Hum. Comp. 1983. Т. 58. P. 117—139.
- Bartoli P., Combes C. Stratégies de dissémination des cercaires de trématodes dans un écosystème marin littoral // Acta Ecol. 1986. Vol. 7. P. 101—114.
- Chapman H. D., Wilson R. A. The propulsion of the cercariae of *Himasthla secunda* (Nicol) and *Cryptocotyle lingua* // Parasitology. 1973. Vol. 67. P. 1—15.
- Combes C., Fournier A., Mone H., Theron A. Behaviours in trematode cercariae that enhance parasite transmission: patterns and processes // Parasitology. 1994. Suppl. Vol. 109. P. S3—S13.
- Cross M. A., Irwin S. W. B., Fitzpatrick S. M. Effects of heavy metal pollution on swimming and longevity in cercariae of *Cryptocotyle lingua* (Digenea: Heterophyidae) // Parasitology. 2001. Vol. 123. P. 499—507.
- Deblock S. Inventaire des trématodes larvaires parasites des mollusques Hydrobia (Prosobranches) des côtes de France // Parasitologia. 1980. Vol. 22, N 1—2. P. 1—105.
- Galaktionov K. V., Dobrovolskij A. A. The Biology and Evolution of Trematodes. An Essay on the Biology, Morphology, Life Cycles, Transmission, and Evolution of Digenetic Trematodes. Boston, Dordrecht, London: Kluwer Academic Publ., 2003. 620 p.
- Graefe G., Hohorst W., Dräger H. Forked tail of the cercaria of *Schistosoma mansoni* // Nature. 1967. Vol. 215. P. 207—208.
- Fingerut J. T., Zimmer C. A., Zimmer R. K. Larval swimming overpowers turbulent mixing and facilitates transmission of a marine parasite // Ecology. 2003. Vol. 84, N 9. P. 2502—2515.
- Neuhaus W. Die Schwimmbewegungen der Cercariae von *Tnchobilharzia szidati* // Zool. Jahrbuch., Abt. allg. Zool. 1953. Bd 64, H. 3. S. 323—331.
- Rea J. G., Irwin S. W. B. Behavioral responses of the cercariae of *Cryptocotyle lingua* (Digenea: Heterophyidae) to computer-controlled shadow sequences // Parasitology. 1991. Vol. 103. P. 471—477.
- Rea J. G., Irwin S. W. B. The effects of age, temperature, light quantity and wavelength on the swimming behaviour of the cercariae of *Cryptocotyle lingua* (Digenea: Heterophyidae) // Parasitology. 1992. Vol. 105. P. 131—137.
- Псковский государственный педагогический университет им. С. М. Кирова
- Поступила 27 I 2005

PATTERNS OF SWIMMING OF CERCARIAE IN SOME TREMATODE SPECIES

V. V. Prokofiev

Key words: trematode, *Himasthla elongata*, *Cryptocotyle lingua*, *Maritrema subdolum*, *Cercaria parvicaudata*, cercaria, swimming.

SUMMARY

Swimming activity of cercariae in the trematode species *Cryptocotyle lingua*, *Himasthla elongata*, *Maritrema subdolum*, and *Cercaria parvicaudata* (*Renicola* sp.) is studied using video microfilming. The larvae of *C. lingua* demonstrate a typical intermittent swimming with

regularly alternating periods of active movement and passive floating. The duration of both periods during the first 30 min of cercaria's life remains equal, and later the passive period becomes longer. In 15 h the duration of the active period is 0.5–1 s and the passive one — 20–30 s. The cercariae of *H. elongata* during the first 10–15 min of their free life make short stops (1–2 s) in every 10–15 s of swimming. Later these stops become rare and their duration reduces to 0.5–1 s. The cercariae of *M. subdolum* and *C. parvicaudata* are continuous swimmers, having left the molluscan host they move persistently. If stops take place they are very rare (one case in 5–15 min) and very short (0.5–1 s). The movements of cercariae body and their tail during swimming are similar in all species studied. The proximal part of the tail undulates in lateral plane, and the middle and distal parts of this organ in the top view circumscribe a figure of eight. In the side view the middle and distal parts of the tail being rotate form a figure like a screw. The cercariae move along the screw axis. The linear swimming rate in the beginning of cercariae's life is 4.8 mm/s for *C. lingua*, 2.4 mm/s for *H. elongata*, and 0.35 mm/s for *M. subdolum* and *C. parvicaudata*. By the aging the cercariae swimming rate decreases down to the full cease of swimming activity, and the larvae sediment onto the bottom. The age dynamics of swimming rate is different in cercariae of different species and is determined by the morphological-functional features of the larvae.
