

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 ЗАМОРАЖИВАНИИ**

© И. А. Левакин

В статье сравнивается смертность незараженных и зараженных партенитами 2 видов трематод: *Bunocotyle progenetica* (Hemiuridae) и *Cryptocotyle cancazum* (Heterophyidae) переднежаберных моллюсков *Hydrobia ulvae* (Hydrobiidae) после замораживания в морской воде различной солености с последующим размораживанием. Пониженная соленость достоверно ($p < 0.01$) увеличивает смертность моллюсков при замораживании. Смертность моллюсков достоверно ($p < 0.01$) возрастала с увеличением времени воздействия. В группе двухлетних незараженных особей смертность самок достоверно ($p < 0.01$) превышала смертность самцов. Отрицательное влияние заражения партенитами трематод на выживаемость моллюсков после замораживания обнаружено не было. Экстенсивность заражения трематодами, отмеченная в марте 2004 г., достоверно не отличалась от зарегистрированной ранее в сентябре 2003 г. (Левакин, 2004). Таким образом, сколько-нибудь существенная дифференциальная смертность особей *H. ulvae*, зараженных партенитами этих видов трематод, в зимний период отсутствует. Этот вывод подтверждается результатами проведенных экспериментов и хорошо согласуется с особенностями реализации жизненных циклов этих трематод в условиях литорали Белого моря, где заражение возможно только в теплый сезон.

Антагонистический характер взаимоотношений в системах паразит—хозяин нередко проявляется в снижении жизнеспособности инвазированного животного, особенно при действии на организм хозяина неблагоприятных факторов внешней среды. Подобный эффект показан для многих систем моллюск—партениты трематод. При этом снижение устойчивости зараженных партенитами моллюсков может быть выражено в различной степени в зависимости от биологических особенностей конкретной паразитохозяйинной системы (Vernberg, Vernberg, 1963; Sousa, Gleason, 1989; Галактионов, 1990).

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, диоксенными и триоксенными 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. 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; Левакин, 2004).

Одним из важнейших абиотических факторов является температура — ее изменения в литоральных экосистемах крайне велики: летом во время отлива животные могут нагреваться солнцем до весьма высоких температур, а зимой подвергаться замораживанию. Отличия в жизненных циклах и других биологических особенностях паразитирующих в гидробиях трематод позволяют ожидать разную интенсивность влияния паразитов на устойчивость хозяина к воздействию неблагоприятной температуры. Действительно, трематодная инвазия, в особенности *Bunocotyle progenetica*, существенно снижает выживаемость *H. ulvae* при воздействии экстремально высокой температуры, а обнаружить негативное влияние инвазии *Cryptocotyle cancavum* в тех же условиях удастся далеко не всегда (Левакин, 2004). Интересным представляется и вопрос об относительной устойчивости к замораживанию зараженных гидробий, изучению которого посвящена эта статья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Моллюски *Hydrobia ulvae* были собраны в марте 2004 г. в кутовой части Сухой салмы губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря (в районе Беломорской биологической станции Зоологического института РАН). Собранных моллюсков помещали в емкости с небольшим количеством морской воды (3—4 мл) различной солености и подвергали действию низкой температуры. Замораживание проводилось 3 способами: 1) в морской воде с соленостью 5, 10 и 15 ‰ при температуре -5°C в течение 1 ч; 2) в воде с соленостью 10, 15 и 20 ‰ при температуре -11°C в течение 2 ч; 3) в воде с соленостью 20 ‰ при температуре -11°C в течение 4, 6 и 9 ч. Размораживание проводилось при температуре воздуха $+15^{\circ}\text{C}$ в течение получаса. После размораживания моллюсков помещали в емкости, заполненные свежей морской водой естественной солености (около 24 ‰), и содержали при температуре $+15^{\circ}\text{C}$ в течение 12 ч. Затем 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 и наличие трематодной инвазии, а в случае обнаружения партенит также и видовую принадлежность паразита.

Ранее было установлено, что в районе сбора материала гидробии преимущественно заражены редиями *C. cancavum* и *B. progenetica*. Эти виды заметно отличаются по своим биологическим особенностям и воздействию на организм моллюска-хозяина.

Cryptocotyle cancavum (Creplin, 1825) (Heterophyidae) обладают типичным триксенным жизненным циклом — инвазия гидробий происходит пассивно при заглатывании яиц паразита, вторым промежуточным хозяином

служат рыбы, окончательным — рыбацкие птицы. В системе *C. cancavum*—*H. ulvae* наблюдаются паразитарная кастрация хозяина и гигантизм зараженных особей. Малоподвижные редии-гематофаги *C. cancavum* локализуются в висцеральном мешке моллюска, замещая собой гонаду и частично печень хозяина.

Инвазия моллюсков партенитами *Bunocotyle progenetica* (Markowski, 1936) (Nemiuridae: Bunocotylinae) также происходит пассивно. *B. progenetica* обладают аберантным моноксенным жизненным циклом — гидробии служат одновременно первым промежуточным и окончательным хозяином. Инвазия *B. progenetica* не сопровождается кастрацией и ускоренным ростом хозяина (Gorbushin, 1997). Крупные и очень подвижные редии гистиофаги *B. progenetica* часто локализируются в районе мантийного комплекса органов.

Для оценки влияния заражения партенитами на устойчивость *H. ulvae* к замораживанию сравнивали доли погибших особей в 3 группах моллюсков: незараженных, зараженных *B. progenetica* и зараженных *C. cancavum*. Из анализа были исключены 2 особи, зараженные другими видами трематод. Статистическая значимость различий определялась при помощи точного критерия Фишера. Приводимые в скобках доверительные интервалы долей вычислялись по точной формуле Фишера для 95 % уровня значимости (Животовский, 1991). Всего в экспериментах по замораживанию было использовано 870 особей *H. ulvae*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая экстенсивность заражения моллюсков *Hydrobia ulvae* составила 10.9 % (8.8—13.4 %); зараженность *Bunocotyle progenetica* — 4.5 % (3.1—6.3 %), а *Cryptocotyle cancavum* — 6.1 % (4.4—8.1 %).

Низкая соленость увеличивала смертность гидробий при замораживании. Так, при 1-часовом охлаждении до -5°C гибель моллюсков наблюдалась только при солености 5 ‰ и достоверно ($p < 0.01$) отличалась от нулевой смертности гидробий при более высокой солености (10 и 15 ‰). При 2-часовом охлаждении до -11°C смертность гидробий отмечалась только при солености 10 ‰ и достоверно ($p < 0.01$) отличалась от нулевой смертности животных при более высокой солености (15 и 20 ‰). Данные по смертности *H. ulvae* при замораживании в морской воде пониженной солености приведены в таблице.

После замораживания гидробий до -11°C в морской воде с соленостью 20 ‰ смертность незараженных особей достоверно ($p < 0.01$) возрастала с увеличением времени воздействия (см. рисунок). Гибель гидробий, зараженных партенитами *B. progenetica*, через 9 ч охлаждения достоверно ($p < 0.05$) превышала их гибель после меньшего времени воздействия. Смертность моллюсков, зараженных партенитами *C. cancavum*, после 6 ч замораживания в этих условиях достоверно не отличалась от смертности после 9 ч охлаждения и достоверно ($p < 0.01$) превышала смертность после 4 ч замораживания (см. рисунок). Влияние возраста особи на гибель моллюсков в этом эксперименте обнаруживалось только при 6-часовом замораживании в группе незараженных особей: смертность трехлетних гидробий, составлявшая 79.2 % (57.8—92.9 %), достоверно ($p < 0.05$) превышала смертность однолетних 52.7 % (42.1—63.1 %) и двухлетних 52.9 % (40.4—65.2 %).

После замораживания до -11°C в морской воде с соленостью 20 ‰ в группе двухлетних незараженных гидробий было обнаружено достоверное

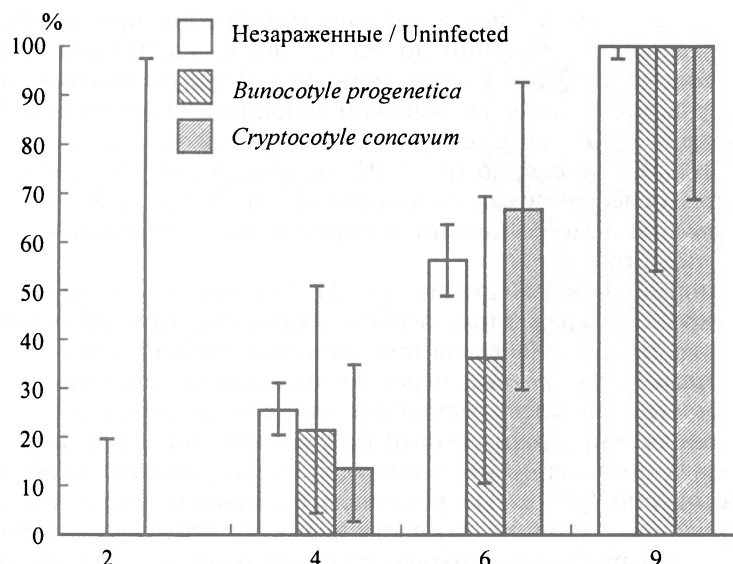
Смертность *H. ulvae* при замораживании в морской воде пониженной солености

Mortality of *H. ulvae* under freezing in seawater with reduce salinity

Условия эксперимента			Смертность, %		
Температура, °С	Время экспозиции, ч	Соленость, %	Незараженные	Зараженные	Общая
-5	1	5	25.0* (10.7—44.9)	0 (0—97.5)	24.1* (10.3—43.5)
-5	1	10	0 (0—13.2)	0 (0—52.2)	0 (0—11.2)
-5	1	15	0 (0—13.7)	0 (0—52.2)	0 (0—11.6)
-11	2	10	31.3** (11—58.7)	50 (6.8—93.2)	35** (15.4—59.2)
-11	2	15	0 (0—18.5)	0 (0—97.5)	0 (0—17.6)
-11	2	20	0 (0—19.5)	0 (0—84.2)	0 (0—17.6)

Примечание. Значения, достоверно отличающиеся от следующего значения в столбце, отмечены звездочками (* — $p < 0.01$, ** — $p < 0.05$). В скобках указаны доверительные интервалы для 95 % уровня значимости.

($p < 0.01$) влияние пола особи на смертность: доля погибших двухлетних самок после 4-часового замораживания оказывалась равной 41.9 % (29.5—55.2 %), а двухлетних самцов только 10.7 % (4—21.9 %). После 6-часового замораживания смертность двухлетних самок и самцов также достоверно ($p < 0.01$) отличалась и составляла 80 % (51.9—95.7 %) и 23.1 % (5—53.8 %)



Смертность зараженных (*B. progenetica* и *Cr. concavum*) и незараженных особей *H. ulvae* после 2, 4-, 6- и 9-часового действия низкой температуры (-11 °С) при солености 20 ‰.

По оси ординат — смертность; по оси абсцисс — время воздействия, ч.

The mortality of infected (*B. progenetica* and *Cr. concavum*) and uninfected *H. ulvae* after low temperature (-11 °С) exposure during 2, 4, 6 and 9 hours under salinity 20 ‰.

соответственно. В других возрастных группах влияние пола особи на смертность моллюсков при замораживании обнаружено не было.

Достоверных различий в доле погибших зараженных и незараженных моллюсков при замораживании обнаружено не было (см. таблицу; см. рисунок).

ОБСУЖДЕНИЕ

Охлаждение до -11°C является, по-видимому, летальным для *H. ulvae* — уже через 9 ч действия этой температуры наблюдается тотальная гибель моллюсков. С увеличением времени воздействия отрицательных температур и возраста особи смертность гидробий в экспериментах увеличивалась, так как и при действии других неблагоприятных факторов внешней среды (Бергер, Кондратенков, 1974; Бергер и др., 2001; Галактионов и др., 2002; Левакин, 2004).

H. ulvae, как и другие морские прозобранхии, является осмокомформером. При снижении солености окружающей среды у осмокомформеров происходит понижение концентрации солей в тканях внутренней среды организма (Бергер, 1986). Снижение концентрации солей в свою очередь приводит к повышению температуры замерзания и увеличивает вероятность образования кристаллов льда в тканях животного. Этим, возможно, объясняется и возрастание доли погибших моллюсков при понижении солености.

Повышение смертности гидробий с увеличением возраста может быть связано с общим снижением адаптационных возможностей по мере старения организма.

Несколько неожиданным оказалось значительное влияние пола особи на смертность *H. ulvae* при замораживании. Этот эффект наблюдается только в группе двухлетних гидробий, вносящих максимальный энергетический вклад в размножение (Gorbushin, 1997). Поскольку использованные в экспериментах гидробии находились в стадии активного размножения и гонады моллюсков были заполнены половыми продуктами можно предположить, что различия в выживаемости самцов и самок связаны с большими энергетическими затратами при формировании женских половых продуктов. Иными словами, у активно размножающихся самок относительно большая часть энергии затрачивается на размножение и не может быть перераспределена на поддержание жизнеспособности особи.

Наиболее интересным представляется отсутствие влияния трематодной инвазии на смертность моллюсков при воздействии низких температур. При действии высокой температуры смертность гидробий, зараженных *B. progenetica*, значительно превышает смертность незараженных особей (Левакин, 2004). Отсутствие подобного эффекта при действии низких температур, возможно, объясняется низкой физиологической активностью паразита и хозяина в этих условиях. Также возможно, что партениты оказывают различное влияние на механизмы, обеспечивающие устойчивость моллюска к перегреванию и переохлаждению.

Отсутствие влияния заражения трематодами на смертность гидробий при действии низкой температуры хорошо согласуется с особенностями реализации жизненных циклов этих трематод в условиях литорали Белого моря, где заражение возможно только в теплый сезон. Действительно, при низкой температуре эмиссия церкарий *S. sancavum* прекращается. Кроме того, сами церкарии теряют подвижность и соответственно способность заражать вто-

рого промежуточного хозяина. При заражении *B. progenetica* гибель моллюска-хозяина служит, вероятно, важным условием для дисперсии инвазионного начала (яиц с мирацидиями) и завершения жизненного цикла. Однако заражение гидробий *B. progenetica* при низкой температуре не происходит — яйца проходят через пищеварительный тракт моллюска не вылупляясь (неопубликованные данные).

Общая экстенсивность трематодной инвазии, а также экстенсивности инвазии *B. progenetica* и *C. cancavum*, отмеченные в марте 2004 г., достоверно не отличались от зарегистрированных ранее — в сентябре 2003 г. (Левакин, 2004). Таким образом, зараженность гидробий партенитами этих видов трематод в течение зимы значительно не меняется. Поскольку поступление яиц *C. cancavum* прекращается с отлетом птиц, а заражение гидробий *B. progenetica* при низкой температуре не происходит, можно предположить, что сколько-нибудь существенная дифференциальная смертность гидробий, зараженных партенитами этих видов трематод, в зимний период отсутствует. Этот вывод подтверждается и результатами проведенных экспериментов.

Работа выполнена при поддержке ИНТАС (проект № 2001/210), программы «Университеты России» (проект УР 07.01.324) и РФФИ (проект № 04-04-49439).

Список литературы

- Бергер В. Я. Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды. Л.: Наука, 1986. 216 с.
- 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.
- Бергер В. Я., Галактионов К. В., Прокофьев В. В. Воздействие паразитов на адаптации хозяина к абиотическим факторам среды: паразито-хозяйинная система партениты трематод—моллюски // *Паразитология*. 2001. Т. 35, вып. 3. С. 192—200.
- Галактионов К. В. Влияние паразитирования партенит микрофаллидных трематод на резистентность литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* (Olivi) 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 партенитами трематод и свободных от инвазии // *Паразитология*. 2002. Т. 36, вып. 3. С. 195—201.
- 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.
- Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991.
- Левакин И. А. Влияние инвазии трематодами *Bunocotyle progenetica* (Hemiuroidea, Bunocotylinae) и *Syngnathocotyle cancavum* (Heterophyidae) на смертность морских литоральных моллюсков *Hydrobia ulvae* (Gastropoda, Prosobranchia) при воздействии экстремально высокой температуры // *Паразитология*. 2004. Т. 38, вып. 4. С. 352—358.
- 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.
- 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 of thermal resistance of the mudflat snail *Nassa obsoleta* Say // *Exp. Parasitol.* 1963. Vol. 14, N 3. P. 330—332.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург

Поступила 18 V 2005

THE INFLUENCE OF INFECTIONS WITH TREMATODES
BUNOCOTYLE PROGENETICA (HEMIURIDAE)
AND CRYPTOCOTYLE CANCAVUM (HETEROPHYIDAE)
ONTO MORTALITY OF LITTORAL MOLLUSKS HYDROBIA ULVAE
(GASTROPODA: PROSOBRANCHIA) AFTER FREEZING

I. A. Levakin

Key words: Trematoda, *Bunocotyle progenetica*, *Cryptocotyle canca-
vum*, *Hydrobia ulvae*, parthenites, freezing, mortality.

SUMMARY

The mortality of prosobranch snails *Hydrobia ulvae* uninfected and infected with the parthenites of two species of Trematodes (*Bunocotyle progenetica* and *Cryptocotyle canca-
vum*) after freezing in seawater of different salinity with following thawing has been studied. Reduced salinity exceeds mortality of snails under freezing significant ($p < 0.01$). The mortality of mollusks increases significant ($p < 0.01$) with the increase of the exposure time. The mortality of females exceeds the mortality of male significant ($p < 0.01$) within the group of 2-years individuals. The negative effect of trematode invasion to the vitality of mollusks after freezing was not showed. Trematode infestation registered in March 2004 and in September 2003 is not significant differ (Levakin, 2004). Thus any important differential mortality of individuals *H. ulvae* infected with parthenites of this Trematodes is not present during a winter time. The conclusion is conformed by the results of our experiments and well accords to features of realization of life cycles of these Trematodes under conditions of the White Sea intertidal zone, where infection is possible only within the worm season.
