



УДК 576.895.122:595.122

СТРАТЕГИИ ПОИСКОВОГО ПОВЕДЕНИЯ ЦЕРКАРИЙ ТРЕМАТОД

В.В. Прокофьев¹ и К.В. Галактионов^{2*}

¹Псковский государственный педагогический университет, пл. Ленина, 2, 180760 Псков, Россия;
e-mail: prok58@mail.ru

²Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб., 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: kirill.galaktionov@gmail.com

РЕЗЮМЕ

На основе анализа собственных и литературных данных выделены 4 основные стратегии поискового поведения церкарий трематод: активного поиска (1), пассивного ожидания (2), активного ожидания (3) и подражания добыче (4). Первой стратегии следуют многие Xiphidiocercaria, церкарии ряда видов Echinostomatidae, Psilostomatidae, Acanthocolpidae и Lepocreadiidae, а также инцистирующиеся на подводных субстратах личинки Fasciolidae, Naplororidae, Notocotylidae, Pronocephalidae, Gladorchiidae и некоторые Naplosplanchnidae. Личинки находятся в постоянном движении и ориентируются в пространстве с помощью фото-, гео-, а иногда и хемореакций. Вторая стратегия характерна для многих церкарий группы Microcercera с засадным типом поведения, у которых отчетливо выражена осциллоореакция, а другие ориентировочные реакции либо выражены слабо, либо отсутствуют. Этой стратегии придерживаются и пассивно парящие в толще воды личинки Viscerophalidae и Nemiuroidea. Стратегия активного ожидания присуща церкариям с дискретным типом плавания (Furcocercaria, Pleurolophocerca, Parapleurolophocerca и др.), в котором фазы локомоторной активности перемежаются с фазами покоя. Для этих личинок характерен широкий набор ориентировочных реакций. Стратегию подражания добыче демонстрируют церкарии ряда трематод (Azygiidae, Vivesiculidae, некоторые Echinostomatidae, Heterophyidae, Lepocreadiidae, Gyliachinidae и др.), которые заражают хозяина пассивно *per os*. Показано, что церкарии, реализующие стратегию активного поиска (1), заражают, как правило, малоподвижных животных, либо подвижных, но в период их минимальной локомоторной активности. Церкарии, поисковое поведение которых соответствует трем остальным стратегиям (2–4), ориентированы преимущественно на попадание в высокоподвижных животных-хозяев. Обсуждается возможность использования концепции стратегий поиска добычи животными-фуражирами (Schoener 1971; Huey and Pianka 1981) применительно к поисковому поведению церкарий.

Ключевые слова: ориентировочные реакции, паразиты, поисковое поведение, стратегии фуражирования, трематоды, церкарии

STRATEGIES OF SEARCH BEHAVIOUR IN TREMATODE CERCARIAE

V.V. Prokofiev¹ and K.V. Galaktionov^{2*}

¹Pskov State Pedagogical University, Lenina sq., 2, 180760, Pskov, Russia; e-mail: prok58@mail.ru

²Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb., 1, 199034, Saint Petersburg, Russia;
e-mail: kirill.galaktionov@gmail.com

ABSTRACT

On the base of analysis of original and literature data four basic strategies were distinguished in host-search behaviour of trematode cercariae. There are active search (1), passive waiting (2), active waiting (3) and prey mimetism (4). Many of the Xiphidiocercaria, cercariae of some Echinostomatidae, Psilostomatidae, Acanthocolpidae and

* Автор-корреспондент / Corresponding author.

Lepocreadiidae as well as cercariae of Fasciolidae, Haploporidae, Notocotyliidae, Pronocephalidae, Gladorchiidae and some Haploplanchnidae encysting on surface of underwater substrates follow the first strategy. These cercariae demonstrate a continuous swimming and photo-, geo- and sometimes chemoreactivity. The second strategy is characteristic for cercariae of Microcerca group with ambush behaviour. These cercariae exhibit pronounced oscilloreactions whereas other orienting reactions are feebly marked or even absent. Cercariae of Bucephalidae and Hemiuroidea which float passively in the water column also follow the strategy of passive waiting. The strategy of active waiting is characteristic of cercariae (*Furcocercaria*, *Pleurolophocerca*, *Parapleurolophocerca*, etc.) with an intermittent type of locomotion, where periods of active movement alternate regularly with periods of repose. These cercariae demonstrate a wide range of orienting reactions. The prey mimetism strategy exhibit cercariae of some trematodes (*Azygiidae*, *Bivesiculidae*, some *Echinostomatidae*, *Heterophyidae*, *Lepocreadiidae*, *Gyliuachinidae*, etc.) infecting their hosts passively *per os*. The active searching cercariae (strategy 1) usually infect sedentary animals or mobile ones but during periods of their minimal locomotory activity. The cercariae exploiting strategies 2–4 predominantly infect mobile animals. It was emphasized that the model of foraging strategies produced by Schoener (1971) and Huey and Pianka (1981) for free-living animals could be applied to analysis of cercarial host-search behaviour.

Key words: orientation reactions, parasites, host-search behaviour, foraging strategies, trematodes, cercariae

ВВЕДЕНИЕ

Фаза церкарии в жизненном цикле трематод обеспечивает дисперсию инвазионного начала во внешней среде и его передачу от первого промежуточного хозяина ко второму, либо же к окончательному хозяину. Строение церкарий разнообразно, многочисленны и адаптации этих личинок к поиску и заражению хозяев (Гинецинская 1968; Галактионов и Добровольский 1998). В разное время предпринимались попытки классифицировать церкарий как по морфологическим признакам (до настоящего времени употребляется модифицированная система Люэ (Lühe) – см. Гинецинская 1968), так и по характеру поведения (Haas 1994; Haas and Haberl 1997). Анализируя особенности биологии церкарий, Галактионов и Добровольский (Galaktionov and Dobrovolskij 2003) предложили в качестве критерия для классификации способ их попадания в хозяина – пассивный (хозяин заглатывает личинок) и активный (личинки внедряются в хозяина). У церкарий с пассивным способом заражения выделены группы инцистирующихся во внешней среде (1), поедаемых дефинитивным хозяином (2) и пассивно попадающих во второго промежуточного хозяина (3). Среди активно заражающих форм – церкарии с «поисковым» (1) и «засадным» (2) типами поведения.

Последующий анализ позволил вычленить две основные стратегии заражения хозяев, которым следуют представители разных групп церкарий – «активный поиск» и «пассивное ожидание» (Про-

кофьев 2006, 2008). Однако эти две стратегии не охватывают всего многообразия поведения церкарий, а, скорее, представляют собой два крайних его варианта, между которыми располагается широкий спектр форм, где в той или иной степени присутствуют элементы как активного поиска, так и пассивного ожидания. Это заставило нас модифицировать подход к анализу поискового поведения церкарий, привлечь материалы по поведенческим особенностям хозяев (в первую очередь учитывалась мобильность хозяев), которых заражают эти личинки. Результатом проведенного исследования стала классификация стратегий поискового поведения церкарий, предлагаемая в настоящей статье. Сразу оговоримся, что термин «поисковое поведение» здесь и далее мы используем в широком смысле, подразумевая любые поведенческие реакции церкарий, обеспечивающие их попадание в хозяина. При выполнении исследования, помимо литературных источников, мы опирались на собственные материалы по биологии церкарий трематод, реализующих свои жизненные циклы в прибрежье Баренцева и Белого морей и в пресноводных водоемах северо-запада России (Галактионов 1993; Прокофьев 2006).

СТРАТЕГИЯ АКТИВНОГО ПОИСКА

В наиболее чистом виде стратегия активного поиска характерна для непрерывно плавающих (continuous swimming) церкарий. Согласно классификации Галактионова и Добровольского они

относятся к группе активно заражающих личинок с «поисковым» типом поведения. В эту категорию попадают многие представители обширной группы Xiphidiocercaria (семейства Plagiorchiidae, Ochetosomatidae, Pleurogenidae, Microphallidae, Lecithodendriidae, Prosthogonimidae, Rencolidae, Bunoderidae и др.), личинки ряда видов Echinostomatidae, Psilostomatidae, Acanthocolpidae, Lepocreadiidae и др. Церкарии, покинув моллюска-хозяина, находятся в постоянном движении, но отнюдь не беспорядочном. Они способны ориентироваться в пространстве благодаря, по крайней мере, фото- и геореакциям. Постоянное движение способствует дисперсии церкарий в пространстве, а присущий им набор реакций обеспечивает концентрацию в той его области, где может пребывать хозяин, – так называемое «пространство хозяина» по терминологии Комба с соавторами (Combes et al. 1994, 2002).

Попадание же собственно в хозяина происходит преимущественно пассивно. К настоящему времени показано, что только церкарии некоторых эхиностоматид демонстрируют хемоориентацию, находясь в непосредственной близости от хозяина (Fried and King 1989; Haas et al. 1995; Körner and Haas 1998a, 1998b; Haas and Haberl 1997). Для большинства же личинок рассматриваемой группы встреча с хозяином – событие случайное. При этом большую роль играют движения хозяина, создающие направленные к нему токи воды. Так, исследованные нами личинки *Himasthla elongata*, *H. continua* (Echinostomatidae), *Cercaria parvicaudata*, *Rencicola roscovita*, *R. thaidus* (Rencolidae) затягиваются токами воды через вводные сифоны в мантийную полость своих вторых промежуточных хозяев – двустворчатых моллюсков мидий. Ряд представителей группы *Cercariae Virgulae* (виргульные ксифидиоцеркарии) пассивно засасывается в ректальную полость личинок стрекоз. Церкарии многих микрофаллид захватываются токами воды, которые создаются при дыхательных движениях покоящихся ракообразных, и таким образом попадают на жабры хозяина. Тем же способом церкарии некоторых эхиностоматид «доставляются» в жаберную полость рыб. Следует особо подчеркнуть, что, церкарии, использующие стратегию активного поиска, заражают преимущественно малоподвижных животных (моллюски, личинки насекомых, плоские черви и т.п.), а также высокоподвижных (ракообразные, рыбы и

др.), но в период их минимальной локомоторной активности.

Детали реализации стратегии активного поиска в каждом конкретном случае различаются, примером чему могут служить личинки трематод из литоральных моллюсков Белого и Баренцева морей. Короткоживущие церкарии *Maritrema subdolum* и *Microphallus claviformes* (сем. Microphallidae) выделяются из зараженных моллюсков *Hydrobia ulvae*, обитающих на затишных заиленных литоральных пляжах, только при максимальном прогреве воды во время дневных отливов. Сочетание высокой подвижности, четко выраженных отрицательной фотореакции и положительной геореакции приводит к быстрой концентрации покинувших моллюска-хозяина церкарий в затененных придонных участках литоральных ванн (лужицы воды, которые остаются на литорали в отлив) (Прокофьев 1997, 2003, 2005, 2006). Здесь же скапливаются вторые промежуточные хозяева этих микрофаллид – рачки-гаммарусы, подвижность которых во время дневных отливов ограничена.

Производящие церкарий партениты *Himasthla elongata* (сем. Echinostomatidae) и *Microphallus similis* (сем. Microphallidae) паразитируют в моллюсках *Littorina* spp., заселяющих каменистые литорали, подверженные (в той или иной степени) волновому воздействию. Тот же набор реакций, что и у рассмотренных выше микрофаллид из *H. ulvae*, приводит церкарий *H. elongata* и *M. similis* к уходу в придонные слои воды, где возможна их встреча со вторыми промежуточными хозяевами – неподвижными мидиями для химастилин и малоподвижными крабами *Hyas araneus* – для *M. similis* (Прокофьев 2006). Однако в отличие от *Maritrema subdolum* и *Microphallus claviformes*, личинки *Himasthla elongata* и *Microphallus similis*, по видимому, не концентрируются на ограниченных участках, а наоборот, рассеиваются по значительной площади благодаря высокой гидродинамике на открытых каменистых побережьях.

Хаас и Хаберл (Haas and Haberl 1997) считают, что на начальном этапе своей активности во внешней среде церкарии стремятся уйти из места, в котором они оказались по выходе из моллюска-хозяина, и осуществить максимально возможную дисперсию в пространстве. Только затем личинки локализируют пространство хозяина, стараются в него попасть и в нем удержаться. Действительно,

этап первичной дисперсии отчетливо выражен у церкарий некоторых видов трематод, но чаще дисперсия, поиск и удержание в пространстве хозяина представляют собой единый процесс, в котором трудно отчленить один этап от другого (Galaktionov and Dobrovolskij 2003). Последнее справедливо для описанных выше случаев. В то же время церкарии некоторых эхиностоматид в первые 1–2 часа свободного плавания не способны заражать своих хозяев. Этот период можно рассматривать как этап первичной дисперсии (Evans and Gordon 1983; Haas et al. 1995). Церкарии исследованных нами рениколид (*Cercaria parvicaudata* и *Renicola thaidus*) в первые часы жизни обладают положительной фото- и отрицательной геореакциями, что определяет их подъем в верхние слои воды. Затем, по мере ослабления фото- и смены знака геореакции, церкарии опускаются в придонные участки – биотоп второго промежуточного хозяина (мидия) (Прокофьев 2001, 2002, 2006). Распределение в первые часы жизни вне пространства хозяина в поверхностных слоях воды трудно рассматривать иначе как первичную дисперсию, которая обеспечивает церкариям рениколид масштабное рассеивание.

Стратегия активного поиска характерна и для церкарий, инцистирующихся во внешней среде (сем. Fasciolidae, Harporidae, Notocotylidae, Pronocephalidae, Gladorchiidae, некоторые Harposplanchnidae и др.). У покинувших моллюска-хозяина личинок этих трематод этап первичной дисперсии трудно отграничить от поиска субстрата, подходящего для инцистирования личинки и превращения ее в адолескарию. «Пространством хозяина» в данном случае служит биотоп, посещаемый окончательным хозяином, где имеется субстрат (поверхностная пленка воды, растения, камешки и т.п. или малоподвижные беспозвоночные – моллюски, ракообразные, полихеты и пр.), который может быть им заглочен вместе с адолескариями. Выход церкарий в «пространство хозяина» обеспечивается высокой скоростью плавания, наличием фото- и геореакций. Церкарии рассматриваемой группы обладают тактильной чувствительностью и/или хеморецепцией, поскольку, как правило, избирательно инцистируются на определенном субстрате. Личинки Fasciolidae, Paramphistomatidae, Gladorchiidae и Harporidae в качестве субстрата для инцистирования используют преимущественно растения,

личинки Notocotylidae и Pronocephalidae нередко инцистируются на поверхности бентосных животных. В поставленных нами экспериментах церкарии нотокотилид *Notocotylus atlanticus* инцистировались только на раковинах живых моллюсков *Hydrobia ventrosa*. Пустые раковины гидробий церкариями игнорировались так же, как травинки и поверхность самого экспериментального сосуда. В то же время личинки *Cercaria Notocotylidae* sp. 12 Deblock, 1980 при тех же условиях опыта инцистировались практически исключительно на травинках.

СТРАТЕГИЯ ПАССИВНОГО ОЖИДАНИЯ

Эта стратегия характерна как для активно заражающих церкарий с «засадным» типом поведения, так и для представителей группы пассивно заражающих личинок. Наиболее выпукло она проявляется у короткохвостых церкарий (группа Microcerca) ряда видов семейств Opescoelidae, Leporeadiidae, Philophthalmidae, Microphallidae и др., для которых характерен «засадный» тип поведения. Личинки лишены способности плавать (кроме нескольких видов филофталмид с ограниченной плавательной активностью, реализуемой за счет сокращений тела, а не укороченного хвоста) и после выхода из моллюска-хозяина в течение нескольких минут активно ползают по субстрату. Этот период соответствует первичной дисперсии, но масштабы ее крайне ограничены, и распространение личинок в пространстве обеспечивается в основном за счет двигательной активности первого промежуточного хозяина. Затем церкарии прикрепляются своим укороченным хвостом к субстрату и принимают характерную позу ожидания. Исследованные нами личинки *Levinseniella brachysoma* (сем. Microphallidae) и *Podocotyle atomon* (сем. Opescoelidae) в позе покоя производят слабые покачивания из стороны в сторону, а с периодичностью в 5–10 мин резко вытягиваются, и их передний конец совершает широкие вращательные движения, как бы сканируя пространство (Прокофьев 1994). Время от времени церкарии могут переползти на новое место.

Стратегия пассивного ожидания основывается на ином наборе поведенческих реакций, чем стратегия активного поиска. Личинки с «засадным» типом поведения не проявляют фото- и геореакций. Покинув моллюска-хозяина, они сразу

попадают в биотоп, где возможна их встреча со вторым промежуточным хозяином. Иного и быть не может, поскольку двигательные возможности короткохвостой личинки крайне ограничены. О приближении потенциального хозяина, которым может быть только подвижное животное, личинку, находящуюся в позе ожидания, оповещают исходящие от него сигналы. В водной среде такими сигналами служат, в первую очередь, колебания и токи воды, вызываемые высокоподвижными животными. Уже упоминавшиеся церкарии *L. brachysoma* и *P. atomon* никак не реагируют на изменение освещенности, но демонстрируют сложный комплекс реакций (основной элемент которых – реакция атаки) в ответ на упругие колебания воды, которые могут производить их вторые промежуточные хозяева – гаммариды (Прокофьев 1994). Церкария целенаправленно перемещается в сторону источника упругих колебаний и пытается внедриться. В случае неудачи она снова принимает позу ожидания. Сходный характер поведения описан у церкарий *Cainocreadium labracis* (Allocreadiidae) (Maillard 1971), *Philophthalmus gralli* и *Ph. rhionica* (Philophthalmidae) (West 1961; Тихомиров 1980), *Lepidapedon elongatum* (Leporeadiidae) (Køie 1985).

Стратегия пассивного ожидания характерна и для личинок родов *Asymphylogora* (Monorchiiidae) и *Sphaerostoma* (Opescoelidae), а так же для церкарий *Parvatrema margaritense* (Gymnophallidae). Они внедряются в моллюсков, когда те проползают вблизи личинки, прикрепленной к субстрату и находящейся в позе ожидания (Гинецинская 1968; Галактионов 1996; Galaktionov et al. 2006). Таким образом, хотя в данном случае речь идет о малоподвижных животных, но заражение осуществляется в период их активного перемещения.

По-видимому, при заражении медленно ползающих животных стратегия пассивного ожидания по своей успешности сближается со стратегией активного поиска. Сделать подобное заключение вынуждает тот факт, что не все личинки группы Microseca следуют стратегии пассивного ожидания. Церкарии обширного семейства Zoogonidae активно ползают по субстрату на манер пиявок, попеременно прикрепляясь к нему ротовой присоской и задним концом тела, видоизмененным в присоскообразную структуру (Stunkard 1938, 1943; Køie 1976). Вторыми промежуточными хозяевами зоогонид служат бентосные беспозво-

ночные – иглокожие, моллюски, полихеты, обитающие в тех же биотопах, что и первые промежуточные хозяева (Køie 1976). Стратегия активного поиска реализуется в данном случае в двухмерном пространстве, на плоскости дна, что ограничивает круг потенциальных вторых промежуточных хозяев зоогонид ползающими или зарывающимися в грунт животными. Сходный характер поведения характерен и для церкарий Paragonimidae, которые заражают ползающих по дну водоема раков и крабов (Курочкин 1987).

Так же на плоскости осуществляют активный поиск второго промежуточного хозяина короткохвостые церкарии брахилаймоидей (Brachylaimoidea) (Соболева 1986; Mas-Coma and Montoliu 1986, 1987, 1995). Церкарии, эмитированные из зараженных наземных моллюсков, активно перемещаются по влажному субстрату в оставленной моллюском слизи и при встрече с новым моллюском проникают в него. В условиях наземного биотопа, когда срок жизни церкарии измеряется временем высыхания слизи, стратегия пассивного ожидания малоподвижного хозяина, очевидно, малопригодна. В то же время особые адаптации и использование в качестве вторых промежуточных хозяев высокоподвижных насекомых позволило некоторым видам Dicrocoelidae успешно обойти «запрет» на реализацию стратегии пассивного ожидания в крайне неблагоприятных для свободноживущих личинок трематод наземных экосистемах. Церкарии ряда дикроцеелид, в том числе и *Dicrocoelium dendriticum*, выводятся из моллюска-хозяина в виде пакетов из 150–300 особей, защищенных толстым слоем слизи – так называемых «слизистых шаров». Заражение второго промежуточного хозяина (муравьи для *D. dendriticum*) происходит при поедании им «слизистых шаров» (Панин 1984). Дальнейшая специализация в этом направлении приводит к тому, что у *Corrigia* и *Euritrema* во внешнюю среду из моллюска-хозяина выходит содержащая церкарий дочерняя спороциста с утолщенными стенками (Панин 1984, 1986). Понятно, что ни о какой поведенческой активности церкарий говорить здесь не приходится. Контакт с хозяином и его заражение осуществляется исключительно за счет двигательной активности самого насекомого.

Стратегии пассивного ожидания следуют и церкарии, выработавшие способность подолгу парить в толще воды. Личинки Viscerphalidae удер-

живаются в придонных слоях воды, вытягивая длинные фурки, которые расходятся от укороченного хвостового стволика под углом почти 180° друг к другу. Вытягивание фурок, помимо того, повышает вероятность их контакта с проплывающими вблизи демерсальными рыбами – вторыми промежуточными хозяевами. Фурки обладают тактильной чувствительностью. При контакте с потенциальным хозяином они мгновенно сворачиваются в тугую спираль. Тело личинки при этом подтягивается к поверхности хозяина и закрепляется на ней при помощи специализированных присасывательных структур хвостового стволика (Matthews 1973, 1974). Церкарии некоторых буцефалид могут перекрещиваться фурками друг с другом, формируя своеобразную сеть. Такая сеть обладает нейтральной плавучестью и свободно перемещается в толще воды под воздействием микротечений, что существенно повышает шансы встречи личинок с рыбами (Wardle 1988).

Парение в толще воды цистофорных церкарий *Nemigoidea* обеспечивают придатки их хвостовой капсулы. Способностью к какой-либо активной локомоции (даже столь ограниченной, как церкарии буцефалид) церкарии гемиуроидей не обладают. Не проявляют они и никаких ориентировочных реакций, однако, пребывая в толще воды, они постоянно находятся в пространстве хозяина, роль которого играют планктонные ракообразные (веслоногие, остракоды). Заражение рачков осуществляется пассивно, при случайном заглатывании ими парящих в воде личинок. Шансы на успешную трансмиссию при таком способе заражения существенно увеличиваются благодаря масштабной дисперсии церкарий гемиуроидей течениями воды. В немалой степени способствует этому и характерная для них высокая продолжительность жизни, достигающая нескольких месяцев (Shostak and Esch 1990).

СТРАТЕГИЯ АКТИВНОГО ОЖИДАНИЯ

Эту стратегию можно определить и как стратегию смешанно типа, поскольку в ней присутствуют элементы двух рассмотренных выше стратегий. Ей следуют церкарии с «поисковым» (по классификации Галактионова и Добровольского) типом поведения, для которых характерен дискретный тип плавания (*intermittent swimming*). Это – личинки стригеидидной ветви филогенетического древа

трематод (надотряд *Diplostomida sensu Olson et al.* 2003), а также *Heterophyidae*, *Opisthorchiidae* и др. При дискретном плавании фазы локомоторной активности перемежаются с фазами покоя, во время которых личинки принимают характерную позу покоя. Активное плавание – это элемент стратегии активного поиска, а пребывание в позе покоя функционально вполне соответствует позе ожидания церкарий с «засадным» типом поведения (стратегия пассивного ожидания).

Хвосты многих личинок с дискретным типом плавания снабжены фурками (фуркоцеркарии) или плавательными мембранами (плеуролофоцеркные и параплеуролофоцеркные церкарии), которые повышают парашютирующий эффект у находящихся в позе покоя личинок. Они парят в толще воды, медленно погружаясь ко дну водоема. При последующей активной фазе личинки опять перемещаются к поверхности. Продолжительность пассивной фазы варьирует у церкарий разных видов и у наиболее специализированных форм составляет 85–98% периода их жизни во внешней среде (Haas 1994). К последним относятся личинки шистосоматид, которые большую часть времени проводят в позе покоя, прикрепившись брюшной присоской к поверхностной пленке воды или водным растениям. Дискретный тип плавания позволяет церкариям экономнее расходовать энергетические запасы (соответственно – пролонгировать срок жизни) и при этом удерживаться в пространстве хозяина – слое воды и/или участке водоема, в котором возможна встреча с потенциальным хозяином (Bartoli et Combes 1986; Combes et al. 1994; Haas and Haberl 1997; Галактионов и Добровольский 1998).

Церкарии, реализующие стратегию активного ожидания, заражают высокоподвижных хозяев и обладают широким спектром поведенческих реакций (Haas and Haberl 1997; Galaktionov and Dobrovolskij 2003). Выход в пространство хозяина, как и у церкарий, следующих стратегии активного поиска, осуществляется благодаря активной локомоции личинок, направление которой задается преимущественно фото- и геореакциями. Так, у исследованных нами видов *Diplostomum chromatophorum* (*Diplostomidae*), *Cryptocotyle concavum* и *C. lingua* (сем. *Heterophyidae*) положительная фото- и отрицательная геореакции приводят к концентрации церкарий в приповерхностном слое воды, где возможен контакт со

вторыми промежуточными хозяевами – молодью рыб (Прокофьев 1997, 2003, 2006). Период пребывания в пространстве хозяина, большую часть которого церкарии остаются в позе покоя, уже, скорее, напоминает элемент стратегии пассивного ожидания. Сходным нередко оказывается и раздражитель, стимулирующий церкарий к контакту с хозяином. У заражающих рыб личинок, в том числе и принадлежащих к поименованным выше видам, турбулентные возмущения воды, которые может создавать хозяин, приводят к выходу церкарий из позы покоя, активному плаванию и попыткам прикрепиться к любому встреченному ими субстрату (Haas and Haberl 1997; Прокофьев 2006). То же стимулирующее действие оказывает турбулентция на плавающих или пассивно парящих в толще воды церкарий птичьих шистосом *Trichobilharzia ocellata* (Feiler and Haas 1988a, 1988b), которые таким образом могут распознавать приближение своих хозяев – уток.

Однако активизация церкарий с дискретным типом плавания далеко не всегда стимулируется турбулентцией или упругими колебаниями воды. У церкарий *Schistosoma mansoni* (Schistosomatidae) и *Cryptocotyle lingua* (Heterophyidae) выявлена ответная реакция на химические сигналы, исходящие от хозяина (Charman 1974; Wilson 1987; Shiff and Graczyk 1994). Те же личинки *T. ocellata*, прикрепившиеся к поверхностной пленке воды и пребывающие в позе покоя, уже никак не реагируют на возникающие течения (Feiler and Haas 1988a, b). В то же время эти церкарии, независимо от фазы своей активности, отвечают на затенение (которое может создаваться проплывающим хозяином) длинным периодом активного плавания, во время которого они демонстрируют отчетливую отрицательную фотореакцию. Более того, тень вызывает у церкарий и попытки установить контакт с хозяином (Wright 1974; Feiler and Haas 1988a, b; Haas 1992). Церкарии *Schistosoma haematobium* в ответ на затенение начинают активно плавать и поднимаются в верхние слои воды, что можно рассматривать как адаптацию к заражению окончательного хозяина – человека (Haas and Haberl 1997). Внезапное затенение активизирует всех изученных к настоящему времени церкарий с дискретным типом плавания, находящихся в позе покоя (Haas and Haberl 1997). Однако однозначно рассматривать такое поведение как реакцию на появление потенциального хозяина вряд ли

возможно. В большинстве случаев затенение не стимулирует попыток прикрепления и внедрения в хозяина и, скорее, воспринимается церкариями как неспецифичный сигнал о некоторых изменениях параметров окружающей среды, в ответ на которые следует резкая модификация поведения (Galaktionov and Dobrovolskij 2003).

Дискретный тип плавания и, соответственно, стратегия активного ожидания, находят широкое распространение среди церкарий трематод, отнюдь не ограничиваясь только группами *Furcosercaria*, *Pleurolophocerca* и *Parapleurolophocerca*. Ключевым моментом, определяющим переход к этой стратегии, служит, на наш взгляд, более экономное, чем при непрерывном активном движении, расходование энергетических ресурсов, со всеми сопутствующими выгодами в плане успеха трансмиссии (продолгование срока жизни личинки и, соответственно, повышение шанса на встречу с хозяином). По-видимому, именно это определяет то обстоятельство, что переход церкарий к дискретному типу плавания прослеживается в разных группах трематод, включая и многих *Xiphidiocercaria* (Galaktionov and Dobrovolskij 2003).

СТРАТЕГИЯ ПОДРАЖАНИЯ ДОБЫЧЕ

В основе этой стратегии лежит имитация церкарией поведения и/или внешнего вида животных, которые служат добычей потенциальному хозяину. Гинецинская (1968) обозначила такой тип поведения как «мимикрия», но более точно реальное положение дел отражает предложенный позднее Комбом (Combes 1980; Combes et al. 1994) термин «подражание добыче» («prey mimetism»). Стратегия подражания добыче формировалась на основе всех трех рассмотренных выше стратегий поискового поведения церкарий и, по сути, может рассматриваться как особая их модификация. Общим для всех следующих ей церкарий служит то, что роль хозяина, в которого должна попасть личинка, играет высокоподвижный хищник, а заражение его всегда происходит пассивно *per os*.

На основе стратегии активного поиска стратегия подражания добыче сформировалась у некоторых макроцеркных личинок *Echinostomatidae*. Гигантские хвосты церкарий *Petasiger*, *Mesorchis* и *Echinochasmus* постоянно ундулируют, напоминая мелких свободноживущих нематод, и охотно за-

глатываются рыбой (Galaktionov and Dobrovolskij 2003). Макроцеркные церкарии некоторых Echinostomatidae и Heterophyidae, а также описанные разными авторами личинки, предположительно относимые к Lepocreadiidae, Gyliacinidae, Rencolidae и Galactosomidae, сцепляются своими хвостами и образуют активно плавающие пакеты, функционирующие как единое целое (см. обзор: Galaktionov and Dobrovolskij 2003). Пакеты демонстрируют отчетливо выраженные поведенческие реакции (фото-, геореакции), что облегчает их попадание и пребывание в пространстве хозяина. Яркая, как правило, окраска и активная ундуляция сцепленных хвостов личинок пакета привлекает к ним внимание хозяев – рыб, которые охотно заглатывают пакеты.

Как модификацию стратегии пассивного ожидания можно рассматривать поведение, характерное для макроцеркных церкарий *Gorgoderinae* (Gorgoderidae): личинки прикрепляются к субстрату концевым отделом гигантского хвоста и совершают колебательные движения, чем привлекают внимание потенциальных хозяев (рыб, головастики и др.) (Гинецинская 1968).

Неоднократно в ходе эволюции стратегия подражания добыче формировалась на основе стратегии активного ожидания. Она характерна для церкарий группы *Cysticerca* (Azygiidae и Vivesiculidae), мощно развитые фуркоцеркные хвосты которых, как правило, пигментированы (Le Zotte 1954; Cable 1956; Galaktionov and Dobrovolskij 2003). Как и для большинства фуркоцеркарий, для личинок *Cysticerca* характерен дискретный тип локомоции. Выраженные реакции на свет, гравитацию и токи воды позволяют личинкам выходить в пространство хозяина, роль которого играют рыбы, питающиеся мелкими планктонными беспозвоночными, и оставаться в нем. Гигантские церкарии *Proterometra* (Azygiidae), самые крупные среди личинок трематод, большую часть времени проводят в активной фазе, имитируя движения нематод, олигохет и других водных беспозвоночных, и охотно поедаются мелкими рыбами (Lewis et al. 1989). Церкарии *Azygia lucii*, наоборот, преимущественно прячутся в толще воды в позе покоя. Как и фуркоцеркарии, следующие стратегии активного ожидания, в ответ на малейшие возмущения воды личинки *A. lucii* мгновенно переходят к активному плаванию. При этом они совершают резкий бросок в сторону или вниз,

имитируя поведение личинок комаров-кулицид, чем стимулируют рыбу к заглатыванию церкарии. Церкарии бивезикулид держатся в толще воды, привлекая рыб ярко пигментированным, изгибающимся хвостом (Cable 1956). Некоторые из них в период покоя опускаются на дно, где подолгу отдыхают. При этом личинки ориентируются своими хвостами со сложными фурками по направлению к источнику света (Cable 1956). Стратегию подражания добыче используют и личинки некоторых Fellodistomidae, которые обладают крупными простыми или раздвоенными на концах хвостами. Церкарии *Steringophorus furciger* опускаются на дно водоема, причем тело ложится на него вентральной стороной, а направленный вверх хвост совершает ундулирующие движения, чем привлекает окончательных хозяев паразита – камбал (Koie 1979). Время от времени церкарии всплывают и меняют свое положение на грунте.

СТРАТЕГИИ ЗАРАЖЕНИЯ ХОЗЯЕВ ЦЕРКАРИЯМИ В ЭКОЛОГИЧЕСКОМ КОНТЕКСТЕ

В последние годы предпринимаются многочисленные и весьма продуктивные попытки адаптации ряда экологических и эволюционных концепций, разработанных на свободноживущих животных, к паразитам (Combes 2001; Poulin 2007). В рамках этого подхода применительно к проблематике нашей статьи особый интерес представляют экологические модели поиска добычи животными-фуражирами. Действительно, при некотором огрублении ситуации, церкарий (как, впрочем, и расселительные стадии ряда других паразитов) можно представить как фуражиров, т.е. особей, занятых поиском добычи. В качестве таковой выступает хозяин, в которого церкария должна проникнуть (второй промежуточный или окончательный). У свободноживущих животных различают два базовых типа фуражирования: курсирование (широкое фуражирование) и засадное поведение (по принципу «сидеть и ждать») (Schoener, 1971; Huey and Pianka 1981). При этом курсирующие фуражиры, которые тратят большую часть поискового времени на активные перемещения, имеют больше шансов найти седентарных и прячущихся животных, а засадные, которые больше времени находятся на одном месте, поджидая жертву, – поймать добычу с высокой

мобильностью. Эти две крайние стратегии ограничивают континуум, который включает в себя поведение фуражиров, использующих в той или иной степени элементы обеих стратегий.

Приведенные в статье материалы свидетельствуют, что модель стратегий фуражирования пригодна и для описания поискового поведения церкарий. Выделенная нами стратегия активного поиска вполне соответствует курсированию, а стратегия пассивного ожидания – засадному поведению свободноживущих животных-фуражиров. Как и предписывает модель, в первом случае церкарии (фуражиры) заражают животных (добычу) с малой подвижностью, либо высокоподвижных, но в период понижения их двигательной активности. Во втором случае «добычей» церкарий, как правило, становятся высокоподвижные животные. Стратегия активного ожидания сочетает в себе элементы курсирования и засадного поведения. Церкарии активно перемещаются в пространство хозяина, удерживаются в нем, благодаря своей локомоторной активности, но все же существенную часть своей жизни (большую, если речь идет о специализированных формах – см. выше) пребывают в позе покоя, поджидая хозяина (засадное поведение фуражера). Не удивительно, что и в этом случае роль хозяина играют, как правило, активно подвижные животные. Что же касается стратегии подражания добыче, то она выходит за рамки модели фуражирования, поскольку для свободноживущих животных представляет собой нонсенс: фуражир в таком случае сам превращается в жертву своей потенциальной жертвы. Такая стратегия может быть реализована только паразитами с пероральным способом заражения хозяина. Пожалуй, лишь в рамках этой стратегии проявляется своеобразие поискового поведения церкарий как личинок паразитов с трофическим способом передачи. Во всех остальных случаях стратегии поиска хозяина личинками трематод и поиска добычи свободноживущими животными-фуражирами принципиально не различаются.

Концепция стратегий фуражирования была успешно применена и к энтомопатогенным нематодам (Campbell and Lewis 2002). Среди них есть и курсирующие личинки (двигаются постоянно), и демонстрирующие засадное поведение (личинка поднимает над субстратом более 95% своего тела, опираясь на один из его концов, и в таком положении поджидает потенциального хозяина).

Оказалось, что в полном соответствии с моделью стратегий фуражирования курсирующие личинки заражают малоподвижных хозяев (их надо найти!), а с засадным типом поведения – активно подвижных насекомых (они сами «находят» личинку в силу своей высокой мобильности). С высокой долей уверенности можно предсказать, что модель стратегий поведения животных-фуражиров может быть приложима и к свободным во внешней среде стадиям других групп паразитов, которым для реализации жизненного цикла необходимо попасть в животное-хозяина.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность А.А. Добровольскому за ценные комментарии к раннему варианту рукописи и Г.Л. Атаеву и И.М. Подвязной за сделанные замечания при рецензировании статьи. Работа была поддержана грантами РФФИ № 07-04-01675 и ИНТАС № 05-1000008-8056.

ЛИТЕРАТУРА

- Галактионов К.В. 1993.** Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphallidae). Издательство Кольского научного центра РАН, Апатиты, 190 с.
- Галактионов К.В. 1996.** Экспериментальное исследование необычного жизненного цикла *Parvatrema* sp. (Trematoda: Gymnophallidae). *Паразитология*, **30**(6): 487–494.
- Галактионов К.В. и Добровольский А.А. 1998.** Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. Наука, Санкт-Петербург, 404 с.
- Гинесинская Т.А. 1968.** Трематоиды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Наука, Ленинград, 410 с.
- Курочкин Ю.В. 1987.** Трематоиды фауны СССР. Прагонида. Наука, Москва, 152 с.
- Панин В.Я. 1984.** Трематоиды дикроцелииды мировой фауны. Наука, Алма-Ата, 248 с.
- Панин В.Я. 1986.** Циклы развития трематод надсемейства Dicrocoeliidae. В кн.: Е.В. Гвоздев и З. Ждзярска (Ред.). Функциональная морфология личинок трематод и цестод. Наука, Алма-Ата: 10–17.
- Прокофьев В.В. 1994.** «Засадный» тип поведения церкарий некоторых морских трематод. *Зоологический журнал*, **73**(5): 13–20.
- Прокофьев В.В. 1997.** Реакции на свет церкарий морских литоральных трематод *Cryptocotyle* sp. (Heterophyidae) и *Maritrema subdolum* (Microphallidae). *Зоологический журнал*, **76**(3): 275–280.

- Прокофьев В.В. 2001.** Реакции на свет церкарий морской литоральной трематоды *Renicola thaidus* (Trematoda; Renicolidae). *Паразитология*, **35**(3): 429–435.
- Прокофьев В.В. 2002.** Особенности вертикальной дисперсии в толще воды церкарий морской литоральной трематоды *Renicola thaidus* (Trematoda: Renicolidae). *Паразитология*, **36**(4): 316–323.
- Прокофьев В.В. 2003.** Характер вертикального распределения в толще воды церкарий трематод *Cryptocotyle concavum* (Heterophyidae) и *Maritrema subdolum* (Micropheallidae). *Паразитология*, **37**(3): 207–215.
- Прокофьев В.В. 2005.** Особенности плавания церкарий некоторых видов трематод. *Паразитология*, **39**(3): 250–261.
- Прокофьев В.В. 2006.** Стратегии заражения животных-хозяев церкариями трематод: опыт анализа в экосистемах побережья морей и озер северо-запада России. Диссертация доктора биологических наук. Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 545 с.
- Прокофьев В.В. 2008.** Стратегии заражения хозяина церкариями трематод. В кн.: Материалы IV Всероссийского съезда Паразитологического общества при РАН «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения» (20–25 октября 2008, Санкт-Петербург). Т. 3. ЛЕМА, Санкт-Петербург: 57–62.
- Тихомиров И.А. 1980.** Жизненный цикл *Philophthalmus rhionica* sp. nov. (Trematoda: Philophthalmidae). Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Ленинградский государственный университет, Ленинград, 24 с.
- Соболева Т.Н. 1986.** Циклы развития трематод надсемейства Brachylaimoidea. В кн.: Е.В. Гвоздев и З. Ждярска (Ред.). Функциональная морфология личинки трематод и цестод. Наука, Алма-Ата: 70–75.
- Bartoli P. and Combes C. 1986.** Stratégies de dissémination des cercaires de trématodes dans un écosystème marin littoral. *Acta Ecologica*, **7**: 101–114.
- Cable R.M. 1956.** Marine cercariae of Puerto Rico. *Scientific Survey of Puerto Rico and Virgin Islands*, **61**: 491–577.
- Campbell J.F. and Lewis E.E. 2002.** Entomopathogenic nematode host-search strategies. In E.E. Lewis, J.F. Campbell and M.V.K. Sukhdeo (Eds). The behavioural ecology of parasites. CABI Publ., Wallingford, New York: 13–38.
- Chapman H.D. 1974.** The behaviour of the cercaria of *Cryptocotyle lingua*. *Zeitschrift für Parasitenkunde*, **44**: 211–226.
- Combes C. 1980.** Les mécanismes de recrutement chez les métazoaires parasites et leur interprétation en termes de stratégies démographiques. *Vie Milieu*, **30**: 55–63.
- Combes C. 2001.** Parasitism. The ecology and evolution of intimate interactions. The University of Chicago Press, Chicago and London, 728 p.
- Combes C., Fournier A., Moné H. and Théron A. 1994.** Behaviours in trematode cercariae that enhance parasite transmission: patterns and processes. *Parasitology*, **109** (Suppl.): S3–S13.
- Combes C., Bartoli P. and Théron A. 2002.** Trematode transmission strategies. In: E.E. Lewis, J.F. Campbell and M.V.K. Sukhdeo (Eds). The behavioural ecology of parasites. CABI Publ., Wallingford, New York: 1–12.
- Evans N.A. and Gordon D.M. 1983.** Experimental observations on the specificity of *Echinoparyphium recurvatum* toward second intermediate host. *Zeitschrift für Parasitenkunde*, **69**: 217–222.
- Feiler W. and Haas W. 1988a.** Host-finding in *Trichobilharzia ocellata* cercariae: swimming and attachment to the host. *Parasitology*, **96**: 493–505.
- Feiler W. and Haas W. 1988b.** *Trichobilharzia ocellata*: chemical stimuli of duck skin for cercarial attachment. *Parasitology*, **96**: 507–517.
- Fried B. and King W. 1989.** Attraction of *Echinostoma revolutum* cercariae to *Biomphalaria glabrata* dialysate. *Journal of Parasitology*, **75**: 55–57.
- Galaktionov K.V. and Dobrovolskij A.A. 2003.** The biology and evolution of trematodes. An essay on the biology, morphology, life cycles, transmission, and evolution of digenetic trematodes. Kluwer Academic Publishers, Boston, Dordrecht, London, 620 p.
- Galaktionov K.V., Irwin S.W.B. and Saville D.H. 2006.** One of the most complex life cycles among digenetic trematodes: a description of *Parvatrema margaritense* (Ching, 1982) n. comb. (Gymnophallidae) possessing parthenogenetic metacercariae. *Parasitology*, **132**(5): 733–746.
- Haas W. 1992.** Physiological analysis of cercarial behaviour. *Journal of Parasitology*, **78**: 243–255.
- Haas W. 1994.** Physiological analysis of host-finding behaviour in trematode cercariae: adaptations for transmission success. *Parasitology*, **109** (Suppl.): S15–S29.
- Haas W. and Haberl B. 1997.** Host recognition by trematode miracidia and cercariae. In: Fried B. and Graczyk T.K. (Eds.) Advances in Trematode Biology. CRC Press, Boca Raton, New York: 197–227.
- Haas W., Körner M., Hutterer E., Wegner M. and Haberl B. 1995.** Finding and recognition of the snail intermediate hosts by 3 species of echinostome cercariae. *Parasitology*, **110**: 133–142.
- Huey R.B. and Pianka E.R. 1981.** Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, **62**: 991–999.
- Koie M. 1976.** On the morphology and life-history of *Zoogonoides viviparus* (Olsson, 1868) Odhner, 1902 (Trematoda, Zoogonidae). *Ophelia*, **15**(1): 1–14.
- Koie M. 1979.** On the morphology and life-history *Monascus* [= *Haplocladus*] *filiiformis* (Rudolphi, 1819) Loos, 1907 and *Steringophorus furciger* (Olsson, 1868) Odhner, 1905 (Trematoda, Fellodistomidae). *Ophelia*, **18**(1): 113–132.

- Køie M. 1985.** On the morphology and life-history of *Lepidapedon elongatum* (Lebour, 1908) Nicoll, 1910 (Trematoda, Lepocreadiidae). *Ophelia*, **24**: 135–153.
- Körner M. and Haas W. 1998a.** Chemo-orientation of echinostome cercariae towards their snail-hosts: amino acids signal a low host-specificity. *International Journal for Parasitology*, **28**: 511–516.
- Körner M. and Haas W. 1998b.** Chemo-orientation of echinostome cercariae towards their snail-hosts: the stimulating structure of amino acids and other attractants. *International Journal for Parasitology*, **28**: 517–525.
- Le Zotte L.A. 1954.** Studies on marine digenetic trematodes of Puerto Rico: the family Bevisiculidae, its biology and affinities. *Journal of Parasitology*, **40**: 148–162.
- Lewis M.C., Welsford I.G. and Uglem G.L. 1989.** Cercarial emergence of *Proterometra macrostoma* and *P. edneyi* (Digenea: Azygiidae): contrasting responses to light: dark cycling. *Parasitology*, **99**: 215–223.
- Maillard C. 1971.** Cycle évolutif de *Cainocreadium labracis* (Dujardin, 1845) (Trematoda, Allocreadiidae). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **272**: 3303–3306.
- Matthews R.A. 1973.** The life-cycle of *Proisorhynchus crucibulum* (Rudolphi, 1819) Odhner, 1905, and a comparison of its cercaria with that of *Proisorhynchus squamatus* Odhner, 1905. *Parasitology*, **66**: 133–164.
- Matthews R.A. 1974.** The life-cycle of *Bucephaloides gracilescens* (Rudolphi, 1819) Hopkins, 1954 (Digenea: Gasterostomata). *Parasitology*, **68**: 1–12.
- Mas-Coma S. and Montoliu I. 1986.** The life cycle of *Brachylaima ruminiae* n. sp. (Trematoda: Brachylaimidae), a parasite of rodents. *Zeitschrift für Parasitenkunde*, **72**: 739–753.
- Mas-Coma S. and Montoliu I. 1987.** The life cycle of *Dollfusinus frontalis*, a brachylaimid trematode of small mammals (Insectivora and Rodentia). *International Journal for Parasitology*, **17**: 1063–1079.
- Mas-Coma S. and Montoliu I. 1995.** Life cycle of *Pseudoleucochloridium pericardicum* n.sp. (Trematoda: Brachylaimidae), a parasite of shrews (Insectivora: Soricidae) in the Oriental Pyrenees. *Research and Reviews in Parasitology*, **55**: 155–171.
- Olson P.D., Cribb T.H., Tkach V.V., Bray R.A. and Littlewood D.T.J. 2003.** Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminthes: Trematoda). *International Journal for Parasitology*, **33**: 733–755.
- Poulin R. 2007.** Evolutionary ecology of parasites. Princeton University Press, Princeton and Oxford, 332 p.
- Shiff C.J. and Graczyk T.K. 1994.** A chemokinetic response in *Schistosoma mansoni* cercariae. *Journal of Parasitology*, **80**: 879–883.
- Schoener T.W. 1971.** Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **2**: 369–404.
- Shostak A.W. and Esch G.W. 1990.** Photocycle-dependent emergence by cercariae of *Halipegus occidualis* from *Helisoma anceps*, with special reference to cercarial emergence patterns as adaptations for transmission. *Journal of Parasitology*, **76**: 790–795.
- Stunkard H.W. 1938.** *Distomum lasium* Leidy, 1891 (Syn. *Cercariaeum lintoni* Miller and Northup, 1926), the larval stage of *Zoogonus rubellus* (Olsson, 1868) (Syn. *Z. mirus* Looss, 1901). *The Biological Bulletin*, **75**: 308–334.
- Stunkard H.W. 1943.** The morphology and life-history of the digenetic trematode, *Zoogonoides laevis* Linton, 1940. *The Biological Bulletin*, **85**: 227–237.
- West A.F. 1961.** Studies on the biology of *Philophthalmus gralli* Mathis and Leger, 1910 (Trematoda: Digenea). *American Midland Naturalist*, **66**: 363–383.
- Wardle W.J. 1988.** A bucephalid larva, *Cercaria pleuromerae* n. sp. (Trematoda: Digenea), parasitizing a deepwater bivalve from the Gulf of Mexico. *Journal of Parasitology*, **74**: 692–694.
- Wilson R.A. 1987.** Cercariae to liver worms: development and migration in the mammalian host. In: Rollinson D. and Simpson A.J.G. (Eds.). The biology of schistosomes. From genes to latrines. Academic Press, London: 115–146.
- Wright D.G.S. 1974.** Responses of the cercariae of *Trichobilharzia ocellata* to white light, monochromatic light, and irradiance reduction. *Canadian Journal of Zoology*, **52**: 575–579.

Представлена 10 февраля 2009; принята 1 июня 2009.