

УДК 595.122:594.38

ПЕРІОДИЧНІСТЬ ТА ДОБОВИЙ РИТМ ЕМІСІЇ ЦЕРКАРІЙ ДЕЯКИХ ВИДІВ ТРЕМАТОД (DIGENEA)

О. П. Житова

Житомирський національний агроекологічний університет,
Старий бульвар, 7, Житомир, 10008 Україна

Периодичность и суточный ритм выхода церкарий некоторых видов трематод (Digenea). Житова Е. П. — Исследован суточный ритм и периодичность выхода церкарий *Echinoparyphium aconiatum* Dietz, 1909; *Haematoloechus asper* Looss, 1899; *Plagiorchis elegans* (Rudolphi, 1802) Braun, 1902; *Notocotylus attenuatus* Rudolphi, 1809 из моллюсков *Lymnaea stagnalis* (L.) и *Planorbarius corneus* (L.). Установлено, что максимальный выход личинок (*H. asper*, *P. elegans*, *N. attenuatus*, *E. aconiatum*) в разные периоды суток обусловлен биологическими особенностями жизненного цикла этих трематод.

Ключевые слова: пресноводные моллюски, церкарии, эмиссия, суточный ритм.

The Periodicity and Daily Rhythm of Emission of Cercariae of Particular Trematode Species (Digenea). Zhytova O. P. — The paper covers the investigation into the daily rhythm and periodicity of *Echinoparyphium aconiatum* Dietz, 1909; *Haematoloechus asper* Looss, 1899; *Plagiorchis elegans* (Rudolphi, 1802) Braun, 1902; *Notocotylus attenuatus* Rudolphi, 1809 cercaria emission of *Lymnaea stagnalis* (L.) and *Planorbarius corneus* (L.) mollusks. It has been established that the maximum withdrawal of *H. asper*, *P. elegans*, *N. attenuatus*, *E. aconiatum* larvae at different periods of the day is stipulated by the biological peculiarities of the life cycle of these trematodes.

Key words: freshwater mollusks, cercariae, emission, daily rhythm.

Вступ

Життєвий цикл трематод пов'язаний із чергуванням поколінь та зміною тварин—хазяїв. Одним з важливих етапів життєвого циклу більшості трематод є вихід їхніх личинкових форм — церкарій з моллюска в воду (Гинецинская, 1968). Відомо, що кількість виділених з моллюска церкарій варіює у різних видів трематод та залежить від ряду чинників зовнішнього середовища. Зокрема, продуктивна здатність партеніт прямо пропорційна масі, віку, розміру хазяїна та фізіологічному стану (Черногоренко, 1983; Юрлова, 2008). Вивченню періодичності й добового ритму виходу церкарій присвячено ряд робіт (Беякова, 1981; Близнак, 1964; Гинецинская, 1968; Черногоренко, 1983; Сербина, 2002; Дороженкова, 2004; Соусь, 2005; Король, 2008). Проте питання добової продукції церкарій, ритму їхнього виходу з моллюсків до цього часу залишається ще мало вивченим. Мета наших досліджень полягала у вивченні саме цих особливостей церкарій *Echinoparyphium aconiatum* Dietz, 1909; *Haematoloechus asper* Looss, 1899; *Plagiorchis elegans* (Rudolphi, 1802) Braun, 1902; *Notocotylus attenuatus* Rudolphi, 1809 з моллюсків *Lymnaea stagnalis* (L.) та *Planorbarius corneus* (L.).

Матеріал та методи

Матеріалом для досліджень слугували спонтанно заражені моллюски закритої водойми с. Білокоровичи Олевського р-ну, р. Кремна Лугинського р-ну Житомирської обл. та ставка с. Хрінники Демідівського р-ну Рівненської обл. Моллюсків визначали конхологічним методом з урахуванням їхніх анатомічних даних (Круглов, 2005). Протягом 2008–2009 рр. (липень—серпень) було вивчено емісію церкарій трематод: *E. aconiatum* у моллюсків *L. stagnalis* (n = 44) черепашки заввишки 40–56 мм, *H. asper* у *P. corneus* (n = 5), діаметр черепашки 21–29 мм та *N. attenuatus* і *P. elegans* у *L. stagnalis* (n = 10), черепашки заввишки 50–56 мм. Розподіл *L. stagnalis* по розмірним групам здійснено за Н. І. Юрловою (Юрлова, 2008). Спостерігали за продукуванням моллюсками церкарій *E. aconiatum*, *H. asper* та *N. attenuatus* протягом п'яти діб, *P. elegans* — трьох діб.

Для вивчення ритмічності емісії церкарій молюсків поштучно поміщали в скляні ємності об'ємом 100 мм³. Церкарій вивчали за загальноприйнятими в гельмінтології методиками: живими з прижиттєвим забарвленням нейтральним червоним та оцтовокислим карміном (Гинецинская, 1968). Підраховували виділені молюсками церкарій цілодобово з інтервалом 2 год. (за допомогою мікроскопу МБС-10). Кожні дві години тварин пересаджували в ємності з чистою відстояною водою і спостерігали за ними. Для зручності підрахунку личинок забарвлювали 0,1 %-вим нейтральним червоним, використовуючи метод диференційного забарвлення живих і мертвих личинок трематод (Keiichi Ishii, 1953). Температура води в ємкостях становила 15–27 °С. Статистичний аналіз динаміки емісії церкарій здійснено за методом аналізу часових рядів (Seasonal decomposition (Census 1) із застосуванням програми Statistica 6.0).

Результати

Трематоди *Echinoparyphium aconiatum* та *Notocotylus attenuatus* є досить поширеними паразитами птахів в Україні. З'ясовано, що емісія церкарій *E. aconiatum* відбувалася цілодобово. Найбільша кількість церкарій (рис. 1) виділялася в проміжку з 8-ї по 12-ту годину, з максимумом о 12-й год. (в середньому 4485,30 ± 188,86 екз.). Із другої половини дня спостерігався спад виділення личинок. Найменшу кількість личинок *E. aconiatum*, що вийшли з *L. stagnalis*, зареєстровано з 24-ї по 4-ту год. Емісія була мінімальною о 2 год. ночі (в середньому 127,68 ± 14,75 екз.). Протягом п'яти діб спостереження підраховано, що одним молюском *L. stagnalis* виділено в середньому 116 930,2 ± 9729,85 екз. церкарій *E. aconiatum*. За добу їхня кількість складає в середньому 23 386,04 ± 1945,97 екз.

Встановлено, що для добової динаміки емісії церкарій *E. aconiatum* характерним є одновершинний пік (рис. 1).

Максимальну кількість виходу личинок з організму молюсків *L. stagnalis* (рис. 2) зареєстровано в першу добу спостережень (в середньому 2404,27 ± 104,97 екз.). Починаючи із другої доби, зареєстровано тенденцію щодо зменшення виділення молюсками церкарій *E. aconiatum*. На п'яту добу з *L. stagnalis* виділено 2260,56 ± 107,53 екз., що в 1,06 рази менше ніж у першу (рис. 2). Разом з тим на п'яту добу виділення молюсками церкарій *E. aconiatum* відзначено незначне зростання їхнього виходу в 12 і 14 год. у 1,0–1,1 разу та в 18, 22 і 24 год. у 1,1 разу порівняно з попередньою добою.

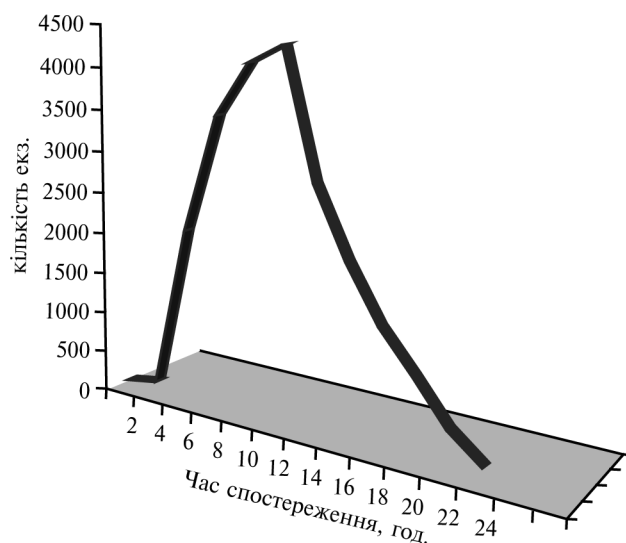
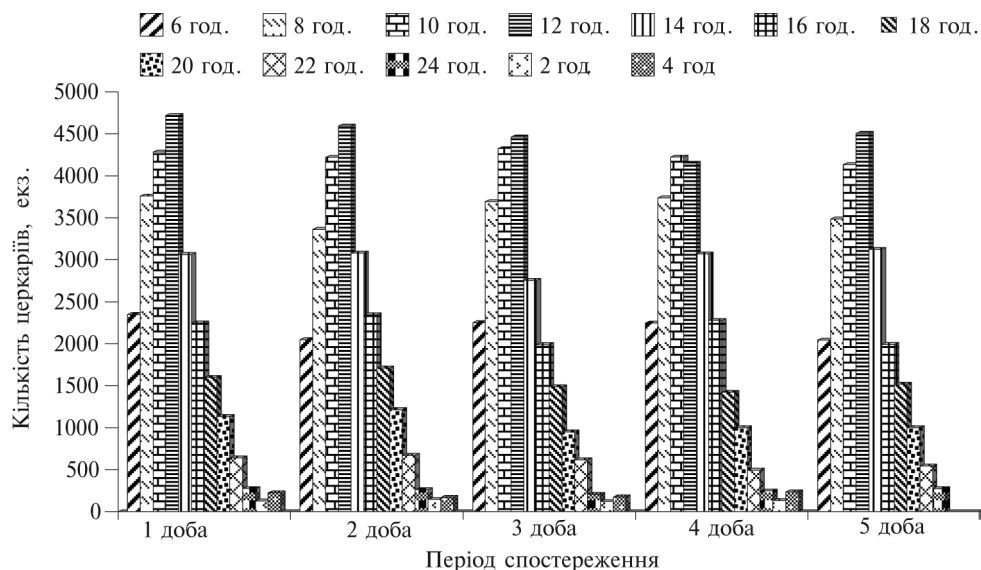


Рис. 1. Середні показники добового ритму виходу церкарій *E. aconiatum* з молюсків *L. stagnalis* (n = 44) (липень—серпень 2008–2009 рр.).

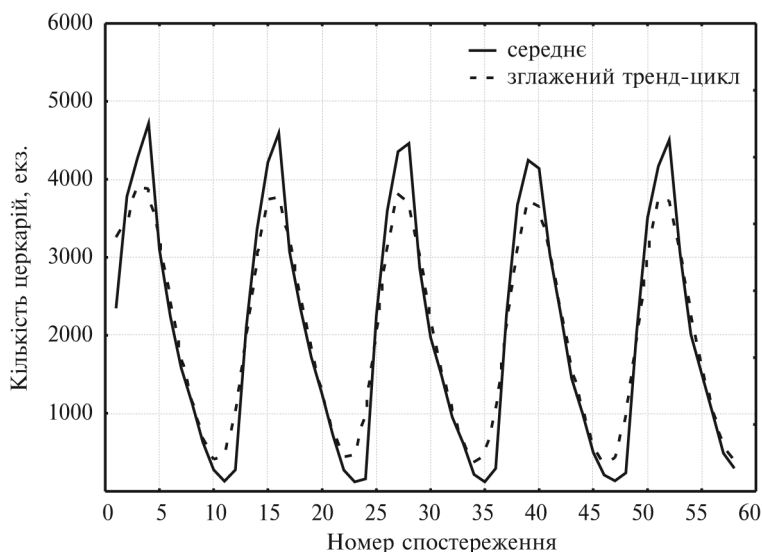
Fig. 1. Average indices of the withdrawal daily rhythm of *E. aconiatum* cercariae from *L. stagnalis* (n = 44) (July–August 2008–2009).

Рис. 2. Динаміка емісії церкарій *E. aconiatum*.Fig. 2. The dynamics of *E. aconiatum* cercaria emission.

Проведено аналіз часового ряду, який свідчить про наявність чіткого добового ритму викиду молюсками церкарій *E. aconiatum* по днях спостереження та тренда, хоча він є незначним (рис. 3). Підтвердженням наявності тренду щодо зниження кількості церкарій, що виділяються за одну добу, є діаграма розсіяння значень трендової складової емісії церкарій *E. aconiatum* (рис. 4).

Нами відзначено, що вночі при зниженні температури води до 18–19 °С кількість церкарій, що виходять з молюска, зменшувалася, і, навпаки, при підвищенні температури середовища вдень до 25–27 °С — їхня кількість збільшувалася.

Отримані результати підтверджують спостереження М. І. Черногоренко (1983), яка зафіксувала максимальний вихід церкарій *E. aconiatum* при 34 °С.

Рис. 3. Динаміка викиду церкарій *E. aconiatum* молюсками *L. stagnalis* (результати аналізу часових рядів).Fig. 3. The dynamics of *E. aconiatum* cercaria emission by *L. stagnalis* mollusks (the results of the time row analysis).

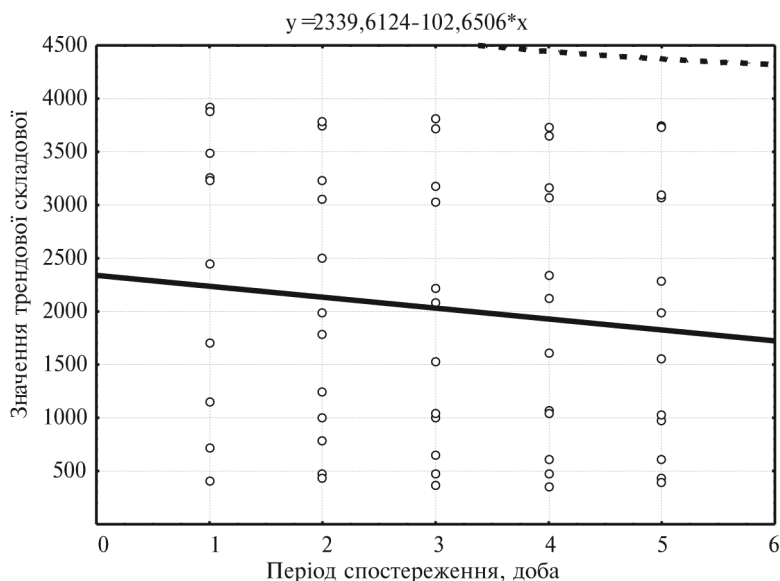


Рис. 4. Діаграма розсіяння значень трендової складової емісії церкарій *E. aconiatum* (результати аналізу часових рядів).

Fig. 4. The diagram of value dispersion of the trend component of *E. aconiatum* cercaria emission (the results of the time row analysis).

Добові зміни в емісії церкарій, на думку автора, пов'язані з коливаннями температури середовища, що безпосередньо впливає на вихід личинок, зокрема не виключено й певної ролі фізіологічного стану молюсків.

Як зазначає І. Д. Близнюк (1964) та М. І. Черногоренко (1964), навіть за сталих умов зовнішнього середовища (температура, кисень, освітленість) вихід церкарій трематод може відрізнятися подобою.

Тривалість життя личинок *E. aconiatum* у воді становить одну добу. Церкарії характеризуються негативним гео- та слабким позитивним фототаксисом (Здун, 1961).

Встановлено, що величина добового виділення церкарій коливається в широких межах щодо молюсків різних розмірних груп. Так, у наших дослідках у *L. stagnalis* з висотою черепашки 36–40 мм кількість виділених церкарій змінювалася від 15 до 1352, в розмірній групі 41–45 мм — від 25 до 3004, 46–50 мм — від 15 до 4321, у групі 51–55 мм — від 27 до 7314, у групі 56–60 мм від 29 до 9981.

Таким чином, найбільшу кількість церкарій продукували молюски, висота черепашки яких становила 46–60 мм. Так, середньодобове виділення церкарій з одного молюска в розмірній групі 46–55 мм складає в середньому $1303,18 \pm 121,92$ екз., тоді як в розмірній групі 56–60 мм — $7279,79 \pm 533,06$ екз. Результат кореляційного аналізу показав наявність вірогідного зв'язку між висотою черепашки *L. stagnalis* (40–56 мм; $n = 10$) та кількістю виділених ними церкарій ($r = 0,84$; $P < 0,01$).

Добовий ритм емісії церкарій *N. attenuatus*, так само як і у *E. aconiatum*, має вигляд одновершинної кривої, що підтверджує дослідження Ю. В. Беякової (1981) та Е. М. Король (2008). Проте в літературних джерелах нами не виявлено даних щодо змін кількості виділених церкарій *N. attenuatus* по добах дослідження молюсків.

Встановлено, що емісія ларвальних форм трематоди *N. attenuatus* відбувається з 6-ї по 16-ту год. і має чітко виражений пік активності, який припадає на 10-ту годину ($369,96 \pm 52,97$ екз.). Після 16-ї год. вихід личинок з організму молюсків нами не зареєстровано (рис. 5). Максимальна кількість церкарій *N. attenuatus* з молюсків *L. stagnalis* виділялася (рис. 6) на другу добу дослідження ($184,13 \pm 42,51$ екз.), тоді як мінімальна — на п'яту ($66,8 \pm 21,11$ екз.). У цей день кількість

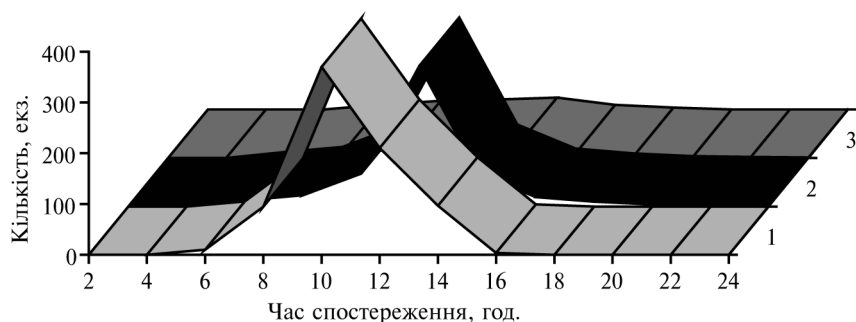


Рис. 5. Середні показники добового ритму виходу церкарій: 1 — *N. attenuatus* з молюсків *L. stagnalis* (n = 5); 2 — *P. elegans* з молюсків *L. stagnalis* (n = 5); 3 — *H. asper* з молюсків *P. corneus* (n = 5).

Fig. 5. Average indices of the daily rhythm emission of cercaria: 1 — *N. attenuatus* from *L. stagnalis* mollusks (n = 5); 2 — *P. elegans* from *L. stagnalis* mollusks (n = 5); 3 — *H. asper* from *P. corneus* mollusks (n = 5).

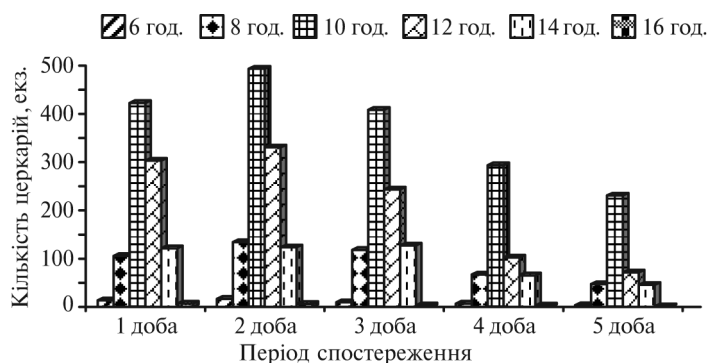


Рис. 6. Динаміка емісії церкарій *N. attenuatus*.

Fig. 6. The dynamics of *N. attenuatus* cercaria emission.

виділених личинок з *L. stagnalis* зменшилась у 2,43 рази порівняно з першою добою (P 0,05). Проведене моделювання часового ряду свідчить про чітко виражений тренд, який проявляється в сталому зменшенні виходу личинок *N. attenuatus* з молюсків (рис. 7). На діаграмі розсіяння значень трендової складової простежується стійке зменшення викиду церкарій *N. attenuatus* з молюска *L. stagnalis* (рис. 8).

У середньому один молюск за 5 діб спостережень виділяє $3927,6 \pm 1115,46$ екз. личинок *N. attenuatus*, за одну добу їхня кількість становить $785,52 \pm 223,09$ екз.

Було проведено такі ж дослідження з личинками трематоди *P. elegans*, паразита птахів та ссавців. Встановлено, що вихід церкарій *P. elegans* з молюсків триває з 6-ї до 24-ї год., зростаючи по експоненті до максимуму о 12-й год. ($276,6 \pm 90,51$ екз.) і далі швидко зменшується (рис. 5). Проте у двох з досліджених молюсків реєстрували виділення поодиноких церкарій *P. elegans* вночі.

Отримані дані підтверджують результати досліджень Т. А. Краснолобової (1982): церкарії *P. elegans* виділяються з молюсків як вдень, так і вночі, не виявляючи фототаксису. Аналогічні дані наводить Ю. В. Белякова (1981) щодо експериментів з утримання заражених *Plagiorchis* sp. молюсків за умов постійної температури та температури води 24 °C. Автор робить висновок, що стимулюючим чинником виходу личинок *Plagiorchis* sp. є температура води.

Найбільшу кількість церкарій *P. elegans*, виділених молюсками *L. stagnalis*, нами зареєстровано на другу добу спостережень (рис. 9), що становить $63,14 \pm 22,09$ екз.

Дослідження динаміки емісії церкарій *P. elegans* подобою свідчать про наявність тенденції щодо зменшення кількості виділення церкарій на третю добу. Аналіз часового ряду свідчить про наявність тренду (рис. 10), хоча не досить вира-

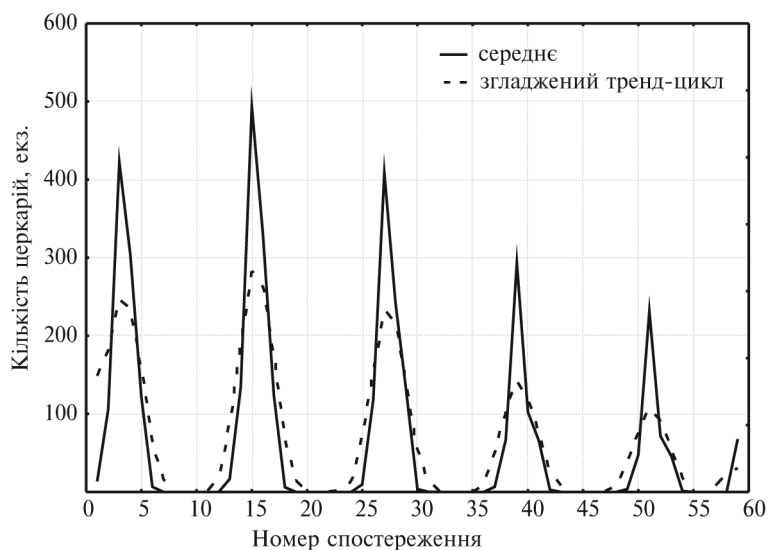


Рис. 7. Динаміка викиду церкарій *N. attenuatus* молюсками *L. stagnalis* (результати аналізу часових рядів).
 Fig. 7. The dynamics of *N. attenuatus* cercaria emission from *L. stagnalis* mollusks (the results of the time row analysis).

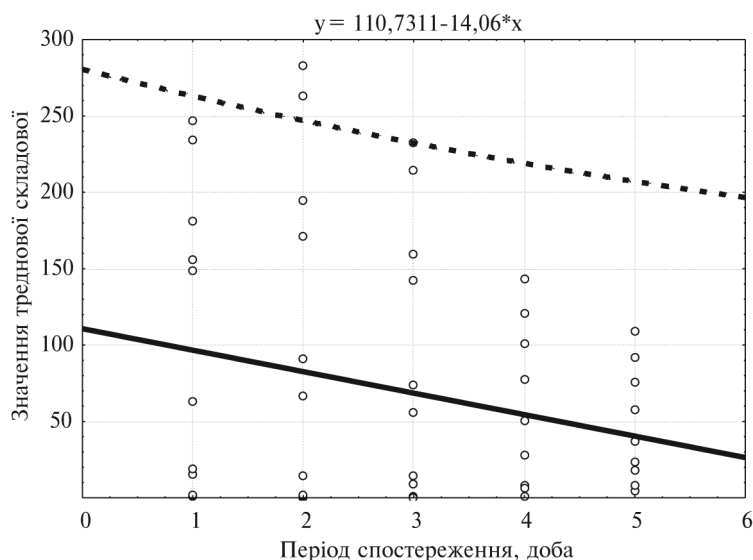
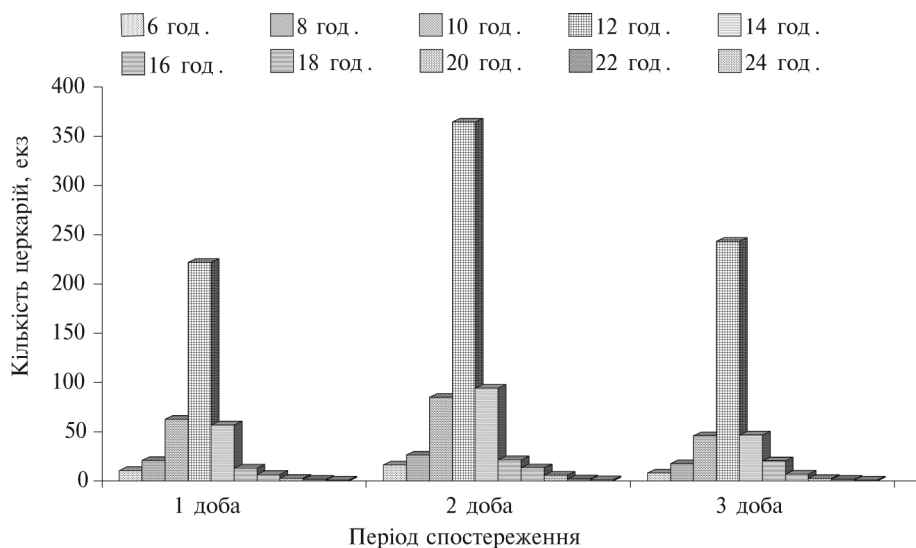
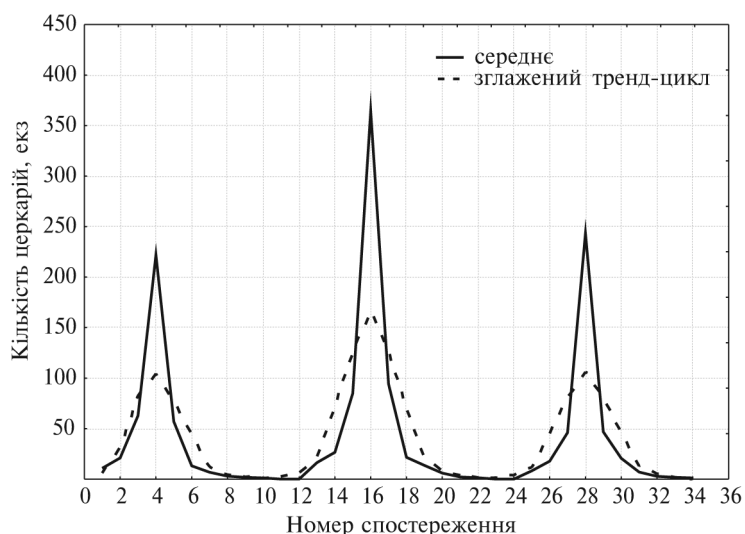


Рис. 8. Діаграма розсіяння значень трендової складової емісії церкарій *N. attenuatus* (результати аналізу часових рядів).

Fig. 8. The diagram of the value dispersion of the trend component of *N. attenuatus* cercaria emission (the results of the time row analysis).

женого, що пов'язано, на нашу думку, з невеликим періодом спостереження (3 доби). Для підтвердження наявності тренду нами проведено прогнозування динаміки викиду *L. stagnalis* личинок *P. elegans* (за допомогою методу Arima, Forecasting, пакет Statistica 6,0) (рис. 11). Виходячи з отриманих результатів, можна стверджувати про закономірність повторення добових коливань викиду молюсками церкарій *P. elegans* та наявності тренду щодо зменшення виділення личинок у часі.

У середньому одним молюском за 3 доби виділено $1426,6 \pm 571,65$ екз. церкарій, за одну добу — $475,52 \pm 190,55$ екз.

Рис. 9. Динаміка емісії церкарій *P. elegans*.Fig. 9. The dynamics of *P. elegans* cercaria emission.Рис. 10. Динаміка викиду церкарій *P. elegans* молюсками *L. stagnalis* (результати аналізу часових рядів).Fig. 10. The dynamics of *P. elegans* cercaria emission from *L. stagnalis* mollusks (the results of the time row analysis).

У результаті спостережень за ритмічністю емісії церкарій *H. asper*, гельмінта жаб (*Rana ridibunda*, *R. esculenta*, *R. arvalis*, *R. temporaria*), встановлено, що максимальний викид церкарій *P. corneus* припадає на 14-ту год. (рис. 5) та становить відповідно $23,64 \pm 1,67$ екз.

Після 18 год. лише в одного з досліджених *P. corneus* спостерігали вихід поодиноких церкарій *H. asper*. За 5 діб експерименту кількість церкарій *H. asper*, виділених одним молюском, становить у середньому $418,6 \pm 68,55$ екз., за одну добу — $83,72 \pm 13,74$ екз. Найбільшу кількість церкарій, виділених *P. corneus*, зареєстровано (рис. 12) в першу добу спостережень ($17,5 \pm 1,99$ екз.).

У динаміці, починаючи із другої доби, кількість личинок, що виходять з *P. corneus*, зменшується, досягаючи мінімуму ($9,6 \pm 0,61$ екз.) на п'яту добу експери-

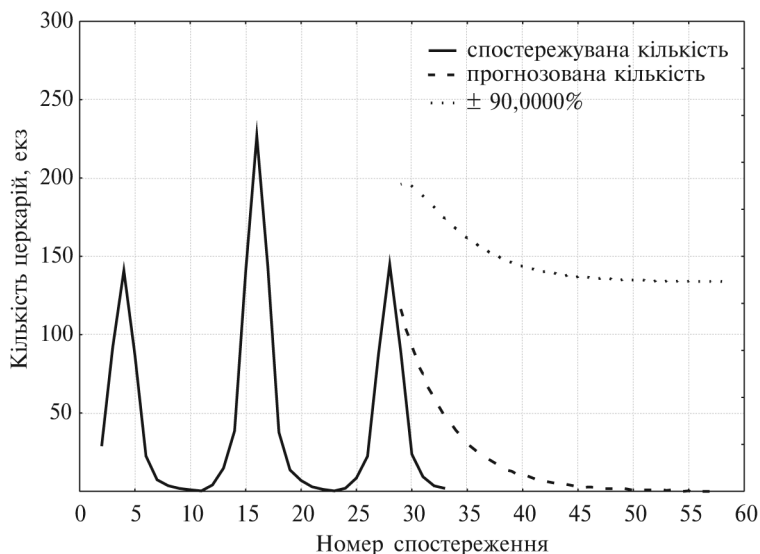


Рис. 11. Прогнозування динаміки виділення церкарій *P. elegans* молюсками *L. stagnalis*.

Fig. 11. The prognostication of the dynamics of *P. elegans* cercaria secretion by *L. stagnalis* mollusks.

менту. Згідно статистичного аналізу часового ряду, динаміка виділення молюсками *P. corneus* церкарій *H. asper* має чітко виражений тренд (рис. 13), який проявляється у зменшенні кількості виділення церкарій, про що свідчить й нахил регресивної прямої (рис. 14).

Проведений нами кореляційний аналіз щодо діаметра черепашки *P. corneus* ($n = 5$) та кількості виділених ними церкарій *H. asper* показав наявність вірогідної різниці між цими показниками ($r = 0,92$; $P < 0,01$).

Аналіз літературних джерел (Белякова, 1981; Гинецинская, 1968; Черногоренко, 1983 та ін.) та результати власних досліджень свідчать, що кількість церкарій трематод, які виходять з організму молюсків, залежить від віку та інтенсивності зараження хазяїв. Для кожного виду трематод притаманним є певний добовий ритм виходу церкарій з молюска, зумовлений особливостями життєвого циклу, еколо-

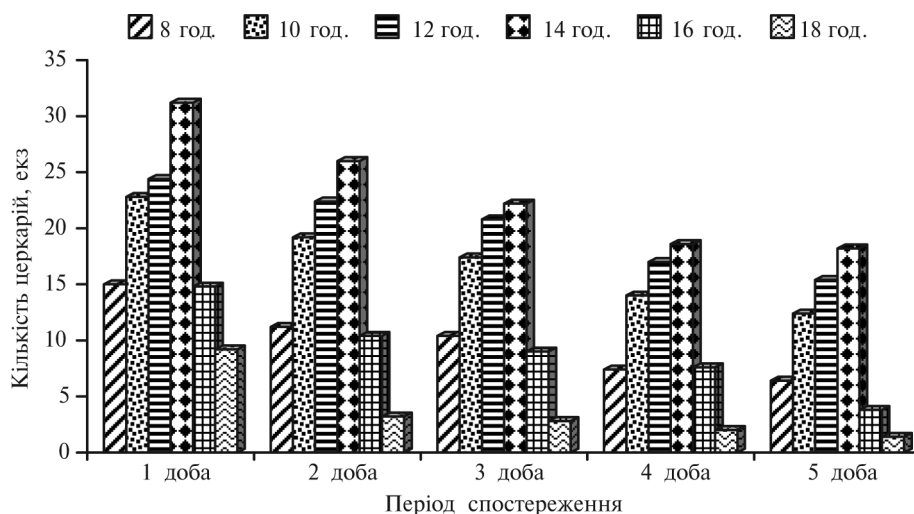


Рис. 12. Динаміка емісії церкарій *H. asper*.

Fig. 12. The dynamics of *H. asper* cercaria emission.

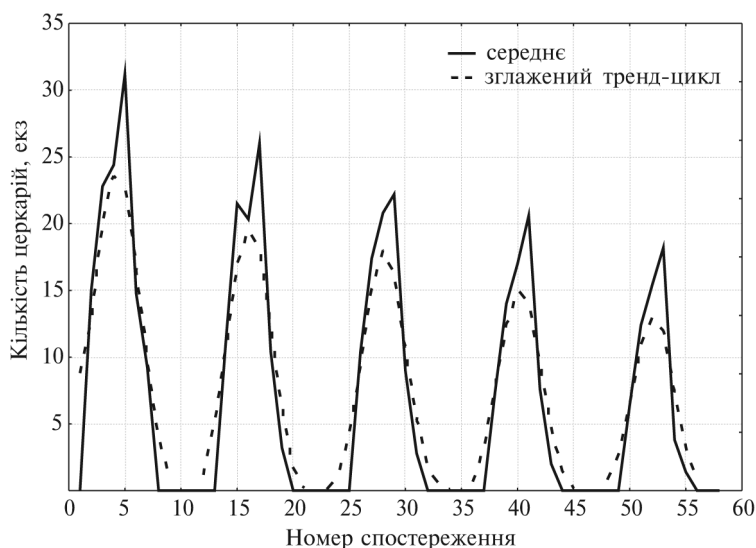


Рис. 13. Динаміка викиду церкарій *H. asper* молюсками *P. corneus* (результати аналізу часових рядів).
 Fig. 13. The dynamics of the discharge of *H. asper* cercaria by *P. corneus* mollusks (the results of the time row analysis).

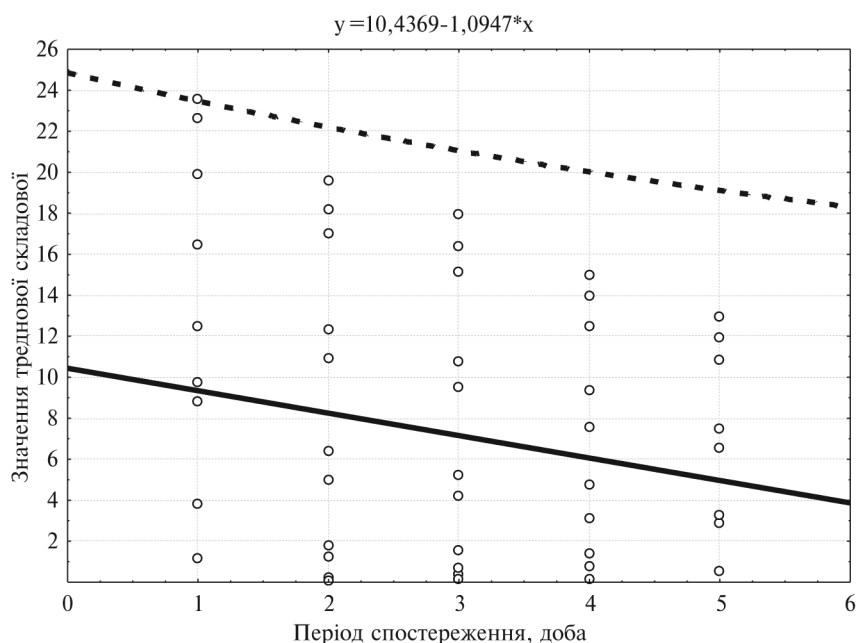


Рис. 14. Діаграма розсіяння значень трендової складової емисії церкарій *H. asper* (результати аналізу часових рядів).
 Fig. 14. The diagram of the value dispersion of the trend component of *H. asper* (the results of the time row analysis).

гічними преференціями церкарій, що виявляються у певних таксисах та контролюється впливом чинників зовнішнього середовища, найважливішу роль з яких відіграють температура води та світло. Як зазначає Т. А. Гинєцинська (1968), вплив цих факторів є настільки взаємозумовленим, що доволі важко встановити, який із них відіграє найважливіше значення.

Зокрема, саме ці фактори мали велике значення у формуванні та становленні паразито-хазяїнних відносин, у їхньому історичному розвитку (Черногоренко, 1983).

Висновки

В умовах Українського Полісся вперше вивчено динаміку емісії церкарій *E. aconiatum*, *H. asper*, *P. elegans* та *N. attenuatus*.

За результатами досліджень встановлено, що протягом експерименту викид молюсками церкарій різних видів трематод є нерівномірним. Після інтенсивного виходу личинок з організму молюсків, у першу чи другу добу досліджень, спостерігався поступовий спад.

Встановлено, що пік викиду церкарій *E. aconiatum* та *H. asper* припадає на першу добу, тоді як *P. elegans* й *N. attenuatus* — на другу добу спостереження. Довготривале виділення церкарій із заражених молюсків має характер закономірного повторення. Найінтенсивніший вихід досліджених церкарій трематод із молюсків відбувається в сонячні дні при температурі води 25–27 °С. Отримані результати свідчать про те, що максимальний вихід личинок різних видів трематод (*H. asper*, *P. elegans*, *N. attenuatus*, *E. aconiatum*) припадає на різні періоди доби, що обумовлено біологічними особливостями їхніх життєвих циклів, які сформувались у процесі еволюції та є певним пристосуванням паразита до життєдіяльності наступного хазяїна.

Література

- Белякова Ю. В. Динамика взаимоотношений между личинками трематод, моллюсками и факторами внешней среды в Кургальджинских озёрах // Паразиты — компоненты водных и наземных биоценозов Казахстана. — Алма-Ата : Наука, 1981. — С. 59–77.
- Близнюк И. Д., Черногоренко М. И. Об эмиссии церкарій *Opisthorchis felineus* из тела промежуточного хозяина // Проблемы паразитологии. — Киев : Наук. думка, 1964. — С. 73–76.
- Гинецкая Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. — Л. : Наука, 1968. — 411 с.
- Дороженкова Т. Е. О заражённости брюхоногих моллюсков озера Нарочь церкариями трематод сем. Schistosomatidae // Современные проблемы общей, медицинской и ветеринарной паразитологии : Тр. IV Междунар. науч. конф., посвящ. 125-летию со дня рождения акад. К. И. Скрябина и 70-летию кафедры мед. биологии и общ. генетики Витеб. мед. ун-та (Витебск, 2004 г.). — Витебск : Изд-во Витеб. мед. ун-та, 2004. — С. 29–31.
- Здун В. І. Личинки трематод в прісноводних молюсках України. — К. : Вид-во АН УРСР, 1961. — 141 с.
- Король Э. Н., Стенко Р. П. Церкарии трематод рода *Notocotylus* Diesing, 1839 (Digenea, Notocotylidae) на территории Крыма // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. — 2008. — С. 93–98.
- Краснолобова Т. А. Обзор циклов трематод рода *Plagiorchis* и близких к нему родов *Plagioglyphe* и *Metaplagiorchis* (Trematoda, Plagiorchidae) / Т. А. Краснолобова // Тр. ГЕЛАН. — 1982. — 31. — С. 23–59.
- Круглов Н. Д. Моллюски семейства прудовиков (Lymnaeidae Gastropoda Pulmonata) Европы и Северной Азии : Монография. — Смоленск : Изд-во СГПУ, 2005. — 507 с.
- Сербина Е. Н., Юрлова Н. И. Участие *Codiella troscheli* (Mollusca: Prosobranchia) в жизненном цикле *metorchis albus* (Trematoda: Opisthorchidae) // Мед. паразитология и паразитарные болезни. — 2002. — № 3. — С. 21–23.
- Соусь С. М. Сезонная динамика суточной продукции и ритма выхода церкарій *Diplostomum volvens* Nordmann, 1832 из моллюсков рода *Lymnaea* в озёрах Карасукской системы // Паразитология. — 2005. — 39, вып. 1. — С. 66–72.
- Черногоренко М. И. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ. — Киев : Наук. думка, 1983. — 210 с.
- Юрлова Н. И. Популяционная динамика трематоды *Echinoparyphium aconiatum* (Echinostomatidae) в первом промежуточном хозяине и оценка потока трансмиссивных личинок — церкарій // Паразитология в XXI веке — проблемы, методы решения: материалы IV Всерос. съезда паразитол. об-ва при Рос. акад. наук. — СПб., 2008. — Т. 3. — С. 234–237.
- Keiichi Ishii. A differential trematodes staining for living and dead larvae trematodes // Med. Sci. Biol. — 1953. — 6, N 5. — P. 481–485.

Отримано 28 октября 2010

Прийнято 14 вересня 2012