

УДК 691.12:576.895.121:597.554.3

Л. А. Кителина

ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА ЦЕСТОДОЙ *BOITHRIOSERPHALUS* *ACHEILOGNATHI* ИЗ КИШЕЧНИКА СЕГОЛЕТКОВ КАРПА

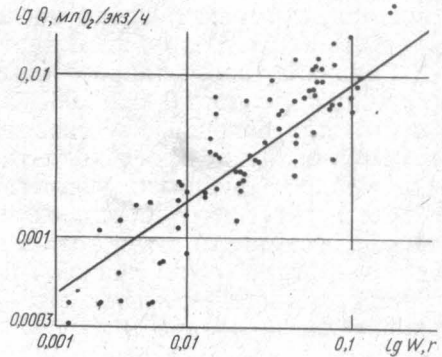
Изучение обменных процессов, связанных с жизнедеятельностью паразитов, участвующих во взаимосвязанном с обменом хозяина круговороте веществ, является важным и прогрессивным направлением в современной паразитологии (Маркевич, 1978). Для изучения взаимоотношений между популяциями систем «хозяин — паразит» все чаще используют принципы и методы экологической энергетике. Нами проводились исследования интенсивности потребления кислорода некоторыми элементами системы «сеголеток карпа-ботриоцефалюс», в том числе самим паразитом. При этом принимали во внимание мнение ряда исследователей о том, что цестоды являются не облигатными, а лишь факультативными анаэробами, нуждающимися в том небольшом количестве кислорода, которое имеется в их окружении (Davies, Walkey, 1966, Шульц, Гвоздев, 1972). Считают, что паразиты внутренних органов относятся в большинстве своем к аноксибионтам (Марков, 1958). По мнению автора, в пользу встречности аноксибиоза (по отношению к оксобиозу) свидетельствует происхождение паразитов от свободноживущих форм с оксидативным обменом, а также оксобиоз личинок паразитов. Здесь можно провести аналогию с некоторыми свободноживущими донными червями, которые обитают в иле, часто в анаэробных условиях. Тем не менее они способны использовать кислород на всех активных стадиях жизненного цикла, хотя и в меньших количествах, чем аэробные виды (Камлюк; 1974; Schiemer, Duncan, 1974 Кителина, 1978).

Целью настоящей работы было изучение скорости и интенсивности потребления кислорода, а также выяснение взаимосвязи энергетического обмена и веса тела цестод *B. acheilognathi*, извлеченных из кишечника сеголетков карпа. Эксперименты со свежесобранными гельминтами, которых содержали в растворе Рингера, ставили при температуре 17—20 °С. Потребление кислорода определяли методом замкнутых сосудов, используя в качестве респирометров склянки с притертыми пробками объемом 100 мл. В склянки, заполненные раствором Рингера, помещали различное количество гельминтов в зависимости от их размера: от 1 (крупные половозрелые особи) до 100 (мелкие) экземпляров с тем, чтобы за время экспозиции (3—7 ч) концентрация кислорода оставалась в пределах 2/3 исходного содержания его, которое определяли методом Винклера. За период экспозиции склянки неоднократно встряхивали с целью перемешивания жидкости. Параллельно с опытными ставили контрольные склянки с раствором без организмов. Потребление кислорода рассчитывали по разности результатов в контрольных и опытных сосудах. По окончании эксперимента опытных животных обсушивали фильтровальной бумагой и взвешивали на торзионных весах. Сырая масса гельминтов, использованных в экспериментах, охватывает почти два порядка величин, составляя 2—187 мг. Всего проведено 79 измерений. Полученные экспериментальные данные обработаны статистически, методом наименьших квадратов рассчитано степенное уравнение зависимости потребления кислорода гельминтом от массы тела типа: $Q = aW^k$, где Q — потребление кислорода в расчете на организм за единицу времени ($\text{млO}_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$); W — масса животного, г; a — коэффициент, численно равный обмену при $W = 1$; k — коэффициент, показывающий скорость изменения обмена при возрастании массы животного. Следовательно, скорость потребления кислорода животными с увеличением их размера повышается пропорционально массе в степени k .

Многочисленными исследованиями на объектах разного систематического положения показано, что существует высокая корреляция между скоростью дыхания и размером или массой тела животного. Для пара-

зитических животных, в частности гельминтов, такие исследования крайне малочисленны. Зависимость поглощения кислорода от размеров тела показана для плероцеркоидов цестоды *Schistocephalus solidus* (Müller) (Davies, Walkey, 1966), личинок и взрослых форм *Taenia taeniaeformis* (Brand, Alling, 1962).

В обзорной работе Л. В. Камлюк (1974) приведен анализ данных по зависимости скорости газообмена у представителей свободноживущих плоских и кольчатых червей от температуры, содержания в среде кислорода, трофического фактора, эффекта группы. Количественная сторона взаимосвязи скорости потребления кислорода и веса тела рассмотрена у представителей плоских червей (Камлюк, Кожова, Кукуш-



Зависимость между скоростью потребления кислорода (Q) и весом тела (W) у ботрицефалюса.

кина, 1974), к которым относится и исследуемый нами объект, и выражена уравнением: $Q = 0,122 W^{0,815 \pm 0,0434}$ мл $O_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ (1).

Авторы подчеркивают, что найденное соотношение передает только зависимость средних величин газообмена от массы и не исключает возможности значительных отклонений обмена, характерных для отдельных квадратов. Подобные соотношения, рассчитанные методом наименьших квадратов, дают вполне объективный критерий для оценки уровня газообмена у разных объектов, облегчают оценку влияния на обмен различных факторов, а также сопоставление опытных данных (Винберг, 1956).

Основное внимание мы уделяли изучению дыхания ботрицефалюса в зависимости от его индивидуальной массы. На рисунке в логарифмической системе координат представлены полученные данные с соответствующим разбросом экспериментальных точек. Найдено, что общее уравнение, отражающее количественную сторону взаимосвязи обмена и массы цестод, в первом приближении описывается следующими параметрами, полученными методом наименьших квадратов: $Q = 0,0455 W^{0,71 \pm 0,06}$ мл $O_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ (2). Коэффициент корреляции между $\lg W$ и $\lg Q$ составил 0,8.

Поскольку организмы в опыте находились в состоянии напряжения, полученные величины следует отнести к общему обмену, под которым принято понимать то количество энергии, которое тратит животное при движении.

Важность влияния размера тела на уровень метаболизма у цестод показана на примере *Taenia taeniaeformis* (Brand, Alling, 1962). Оказалось, что как для личиночной, так и для взрослой стадий этого гельминта уровень обмена пропорционален отрицательной степени функции массы, как и у свободноживущих животных. Авторы рассчитали коэффициент k , величина которого изменяется в пределах 0,67—0,90 без достоверных отличий при анаэробном и аэробном дыхании. По данным Davies, Walkey (1966), коэффициент регрессии в уравнении, описывающем взаимоотношения между размером и уровнем метаболизма как плероцеркоидов, так и взрослых *Schistocephalus solidus* в диапазоне температуры 10—40° летом и зимой, равен 0,52 (относительно к сухой массе тела). Авторы считают, что сходство в уровне дыхания взрослых и плероцеркоидов при 40°С указывает на то, что взрослые черви способны к аэробному обмену. Однако, если этого гельминта культивировать в хорошо аэрированной среде, наблюдается патология в его развитии. Кроме

того, рассчитано, что плероцеркоиды *S. solidus* в экспериментальных условиях имеют значительно ниже уровень оксидативного обмена, чем свободноживущие пойкилотермы, а именно в 2,6 раза. Анаэробный обмен многих паразитических гельминтов продолжается даже при напряжении кислорода. Поэтому тотальный расход энергии *S. solidus* может быть значительно выше, чем рассчитанный только при аэробном метаболизме. Экспериментальные исследования с этим же объектом, проведенные Meakins (1974), показали, что плероцеркоиды обладают довольно высокими показателями расхода кислорода, что также позволило автору допустить их сходство в этом плане с пойкилотермными животными.

Величина рассчитанного нами для *B. acheilognathi* коэффициента регрессии k , равного $0,71 \pm 0,06$, укладывается в диапазон для *T. taeniaeformis* и для большинства свободноживущих червей (0,67—0,90). В то же время величина коэффициента a , равная 0,046 (уравнение 2) в 2,68 раза меньше такового, рассчитанного для планарий—0,122 (1), что свидетельствует об относительно низком уровне аэробного дыхания ботриоцефалюса, почти в три раза меньшем, чем стандартный уровень свободноживущих плоских червей. Еще более низкая величина коэффициента a при сходном коэффициенте k получена при изучении дыхания 68 видов нематод различных трофических групп, в том числе паразитов высших растений (Klekowski, Wasilewska, Paplinska, 1972). Крайне низкая скорость потребления кислорода нематодами, характеризующимися отсутствием транспортной системы и осуществлением доставки кислорода путем диффузии непосредственно в клетки, отмечена при сравнении уровня дыхания их с другими группами беспозвоночных животных (Баталова, 1981), а зависимость между скоростью потребления и массой тела нематод выражена уравнением: $Q = 0,029 W^{0,72}$ (3), где W — г сырого веса, Q — мл·экз⁻¹·час⁻¹. Величина коэффициента a в уравнении (3), как видим, в полтора раза меньше рассчитанной нами для ботриоцефалюса.

Полученные результаты позволяют сделать предварительное заключение о том, что при аэробном дыхании величина интенсивности общего обмена ботриоцефалюса примерно в три раза ниже, чем у свободноживущих представителей типа плоских червей.

Таким образом, на основании проведенных исследований установлено, что скорость дыхания у ботриоцефалюса находится в степенной зависимости от массы тела. Представленные результаты в виде уравнения (2), отражающего связь между потреблением кислорода и массой тела, дают возможность рассчитывать интенсивность аэробного обмена у этого вида по их массе при 20 °С. Кроме того, полученные количественные зависимости в дальнейшем будут использованы для определения потока энергии в системе «каrp — ботриоцефалюс».

- Баталова Ф. М. Дыхание нематод.— В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981, с. 102—104.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во Белорусск. ун-та, 1956.— 252 с.
- Камлюк Л. В. Энергетический обмен у свободноживущих плоских кольчатых червей и факторы, его определяющие.— Журн. общ. биологии, 1974, 35, № 6, с. 874—885.
- Камлюк Л. В., Кожова О. М., Кукушкина Л. М. Об уровне энергетического обмена у планарий отряда Triclada (Plathelminthes, Turbellaria).— Докл. АН БССР, 1974, 18, № 4, с. 376—378.
- Китицына Л. А. Эколого-физиологические особенности массовых форм зообентоса.— В кн.: Водоем — охладитель Ладыжинской ГРЭС. Киев, 1978, с. 100—117.
- Маркевич А. П. Паразитоценология в СССР: итоги и перспективы.— В кн.: Матер. I Всес. съезда паразитоценологов. М., 1978, с. 6—41.
- Марков Г. С. Обмен веществ у паразитических червей.— Природа, 1940, № 12, с. 82—88.
- Марков Г. С. Физиология паразитов рыб.— В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб. Л., 1958, с. 122—143.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии.— М.: Наука, 1972.— Т. 2 — 513 с.

- Brand T., Alling D. W. Relations between size and metabolism in larval and adult *Taenia taeniaeformis*.—Comp. Biochem. Physiol., 1962, 5, p. 141—148.
- Davies P. S., Walkey M. The effect of body size and temperature upon oxygen consumption of the cestode *Schistocephalus solidus* (Müller).—Comp. Biochem. Physiol., 1966, 18, p. 141—148.
- Klekowski R. Z., Wasilewska L., Paplinska E. Oxygen consumption by soil-inhabiting nematodes.—Nematologia, 1972, 18, p. 391—403.
- Meakins R. H. The bioenergetics of the *Gasterosteus* (*Schistocephalus* host-parasite system).—Pol. arch. hydrobiol., 1974, 21, N 3/4, p. 455—486.
- Schiemer F., Duncan A. The oxygen consumption of a freshwater benthic nematode, *Tobrilus gracilis* (Bastian).—Oecologia, 1974, 15, N 2, p. 121—126.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 09.06.83

УДК 595.422:591.5

Л. А. Колодочка

АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ И БИСЕКСУАЛЬНЫХ ВИДОВ КЛЕЩЕЙ-ФИТОСЕИД

Клещи-фитосеиды (*Parasitiformes*, *Phytoseiidae*), многие из которых являются активными хищниками растительноядных клещей и насекомых, как правило, обоеполы. Однако среди них известно шесть видов, размножающихся путем партеногенеза, протекающего по типу телитоккии, когда потомство неоплодотворенных самок состоит только из самок (Ной, 1982). Два таких вида — *Amblyseius agrestis* и *A. herbarius* — обитают на территории СССР, и о выявлении у них столь интересного и довольно редко встречающегося в данном семействе клещей явления сообщалось ранее (Колодочка, 1974а, 1975). Следует напомнить, что телитоккия у последнего вида носит факультативный характер, так как для него известны самцы, изредка встречающиеся на растениях в природных условиях. Однако при содержании клещей в лабораторных условиях телитоккия проявляется в полной мере, и самцов *A. herbarius* в нашей лабораторной культуре мы не обнаруживали на протяжении многих поколений.

Телитоккия у акарифагов интересна не только с теоретической, но и с практической точки зрения. Например, использование таких видов в биологической защите растений от вредителей привлекательно по следующим соображениям. Наличие у хищных клещей партеногенеза типа телитоккии упрощает возникновение дочерних популяций акарифагов при расселении хищников в новые места обитания, так как любая особь может быть родоначальницей новой колонии. Кроме того, пищевые ресурсы на заселенных участках используются более экономно, поскольку в популяции телитокного вида отсутствуют самцы. Вместе с тем экология указанных видов до настоящего времени изучена недостаточно (Колодочка, 1974а, 1975; Малов, Бегляров, 1976; Бегляров и др., 1980). Поэтому были проведены лабораторные эксперименты для дальнейшего изучения их экологии.

Клещей *A. agrestis* и *A. herbarius* разводили на пластиковых садках по методике, изложенной ранее (Колодочка, 1973). Хищников кормили паутиными клещами *Tetranychus urticae*. Методики изучения активности питания и плодовитости клещей, а также определения их популяционных показателей аналогичны использованным прежде (Колодочка, 1977, 1978, 1983). Эксперименты проводили в освещенных (18 ч в сутки) термостатах с относительной влажностью воздуха 90—95 % и постоянной температурой $26,0 \pm 0,5$ °C. В каждом варианте опытов использовали 10—20 самок обоих видов, стандартизированных по возрасту.

Клещи *A. herbarius* в эксперименте питались взрослыми самками *T. urticae*, клещи *A. agrestis* — дейтонимфами-хризалидами того же вида, так как эти хищники неохотно нападали на относительно более крупных взрослых самок жертвы. Количество пищи, представляемой хищникам, превышало суточную норму потребления: ежедневно каждая самка *A. agrestis* получала 10 дейтонимф, а каждая самка *A. herbarius* — 10 взрослых самок жертвы. Хищников раз в сутки переносили на новую пластинку с исходным количеством жертв, где они содержались индивидуально. При этом подсчитывали количество съеденных за сутки паутиных клещей и количество отложенных хищниками яиц. Полученные в опытах результаты обработаны статистически. Кривые на графиках выровнены методом взвешенной скользящей средней (Урбах, 1963). Оси координат на рисунках выдержаны в линейном масштабе. Сравнение экологических характеристик проводили при помощи коэффициента Стьюдента. Популяционные показатели рассчитывали по методу Бёрча (Birch, 1948), изложенному в наших прежних работах (Колодочка, 1978, 1983). Следует особо отметить, что эксперименты со всеми видами клещей, обсуждаемыми в данной статье, проводились при стандартных абиотических условиях, параметры которых указаны выше.