

- Максимович Н.В., Шилин М.Б. Распределение ларватона моллюсков в губе Чупа (Белое море) // Тр. Зоол. ин-та. 1991. Вып. 233: «Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна». С. 44–57.
- Максимович Н.В., Шилин М.Б. Структура ларвацены *Bivalvia* в губе Чупа (Белое море) // «Экологические исследования беломорских организмов». 1997. С.-Пб, из-во ЗИН РАН. С. 52–54.
- Масленников С.И., Корн О.М., Кашин И.А., Мартыненко Ю.Н. Многолетние изменения численности личинок донных беспозвоночных в бухте Алексеева острова Попова Японского моря // Биология моря. 1994. Т. 20. № 2. С. 107–148.
- Милейковский С.А. Влияние периодичности размножения литоральных и верхнесублиторальных беспозвоночных с пелагическим развитием на состав и биологию неритических планктонных биоценозов в Белом море и других морях // Докл. АН СССР. 1960. Т. 134. № 4. С. 980–983.
- Милейковский С.А. «Пелагический ларватон» и его биологическая роль в жизни моря // Океанология. 1973. Т. 13. Вып. 2. С. 346–347.
- Ошурков В.В., Шилин М.Б., Оксов И.В., Смирнов Б.Р. Сезонная динамика меропланктона в губе Чупа (Белое море) // Биология моря. 1982. № 1. С. 1–10.
- Перцова Н.М., Сахарова М.И. Зоопланктон пролива Великая Салма (Белое море) в связи с особенностями гидрологического режима в 1966 г. // Океанология. 1967. Т. 7. Вып. 6. С. 1068–1075.
- Прыгункова Р.В. Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чупа Белого моря // Исслед. фауны морей. Л. 1974. Т. 13 (21). С. 4–55.
- Ушакова О.О., Саранчова О.Л. Устойчивость к воздействию пониженной солености планктонных личинок массовых видов беспозвоночных Белого моря // Зоологический журнал. 2003. Т. 82. № 3. С. 318–324.
- Чивилев С.М., Шилин М.Б., Лебский В.К. Пелагические личинки полихет губы Чупа Белого моря // Бентос Белого моря (Популяции, биоценозы, фауна). 1991. Тр. ЗИН АН СССР. Т. 233. С. 58–78.
- Шилин М.Б. Личинки массовых видов донных беспозвоночных в планктоне губы Чупа Белого моря // Морской планктон (систематика, экология, распределение). Исслед. фауны морей. 1989. Т. 41 (49). С. 132–139.
- Шилин М.Б. Полевой определитель планктона. 1990. Приложение к автореф. дис... канд. биол. наук.
- Шилин М.Б. Сезонная динамика, распределение и продукционные характеристики меропланктона губы Чупа (Белое море). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР. 1991. 21 с.
- Thorson G. Reproduction and larval development of Danish Marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Oresund). Medd. Dan. Komm. havunders. Og. Fisk. Ser. Plankton. 1946. Vol. 4. № 1. 529 p.
- Thorson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // Biol. Rev. 1950. Vol. 25. № 1. P. 1–45.

STRUCTURE AND SEASONAL DYNAMICS OF MEROPLANKTON IN THE MOUTH PART OF CHUPA BAY (THE WHITE SEA)

I.M. Primakov, O.L. Saranchova, O.O. Ushakova
Zoological Institute of RAS, St.-Petersburg, Russia
e-mail: igor@IP5790.spb.edu

Abundance and species composition of summer larvaton in the mouth part of Chupa Bay were investigated. The significant correlation between water temperature and larval density was shown. The highest larval abundance was recorded in the middle of June 2001 and May 2003 as a result of early and strong increase of water temperature. Larvae of bottom invertebrates – Polychaeta, Gastropoda, Bivalvia, Echinodermata and Bryozoa – were the main group of larvaton. Using Krivozerskaya and Kruglaya Bays as model water areas it was shown that the larvaton composition is determined by artificial and natural populations of adult organisms.

ДИНАМИКА ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ И ДЫХАНИЯ У ЦЕРКАРИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ БЕЛОМОРСКИХ ТРЕМАТОД

В.В. Прокофьев
Псковский государственный педагогический университет, г. Псков, Россия
e-mail: prok58@mai.ru

В жизненном цикле большинства видов трематод имеется свободноживущая фаза, представленная личинкой мариты – церкарией. На этой фазе решаются две основные биологические задачи

– это дисперсия инвазионных единиц в пространстве и передача паразита следующему хозяину. Для успешного выполнения указанных задач большинство свободноживущих церкарий способны активно плавать в толще воды, благодаря наличию особого локомоторного органа – хвоста. Во внешней среде личинки не питаются и живут исключительно за счет накопленных во время развития в моллюске-хозяине запасов гликогена и жира, расположенных преимущественно в хвосте (Гинецинская, 1960; Гинецинская, Добровольский, 1963; Гинецинская и др., 1981). Поэтому особенности работы хвоста и его размерные характеристики в значительной мере определяют сроки жизни церкарий, а значит и их способность к заражению следующего хозяина (Галактионов, Добровольский, 1998; Прокофьев, 1999, 2001 и др.).

Вместе с тем, церкарии, будучи личинками марит, во время пребывания во внешней среде не растут, у них не функционируют пищеварительная и репродуктивная системы и, в большинстве случаев, отсутствует секреторная активность в клетках железистого аппарата. Поэтому, метаболизм у свободноживущих церкарий определяется, в основном, энергетическим обменом, связанным с работой мускулатуры хвоста. Косвенным выражением такого обмена служит дыхательная активность личинки.

Ранее нами были проведены исследования по определению возрастной динамики двигательной (Прокофьев, 2005) и дыхательной (Прокофьев и др., 2001; Прокофьев, 2008) активности беломорских свободноплавающих церкарий *Himasthla elongata* (сем. Echinostomatidae), *Cryptocotyle lingua* (сем. Heterophyidae), *Cercaria parvicaudata* (сем. Renicolidae) и *Maritrema subdolum* (сем. Microphallidae).

В настоящей работе предпринята попытка оценить связь локомоторной и респираторной активности этих личинок в процессе их жизни. Для большей наглядности и облегчения сравнения мы объединили результаты наблюдений за скоростью плавания и дыхания для каждого вида изученных личинок (см. рис. А-Г).

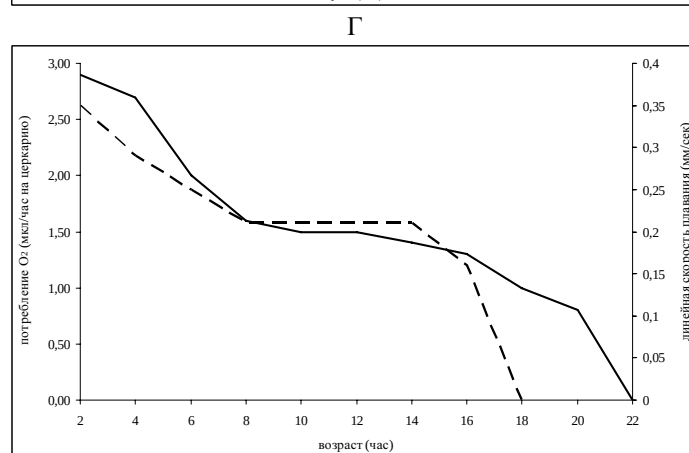
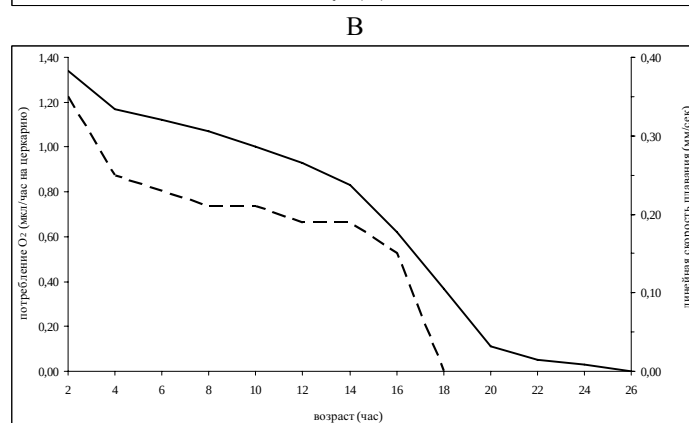
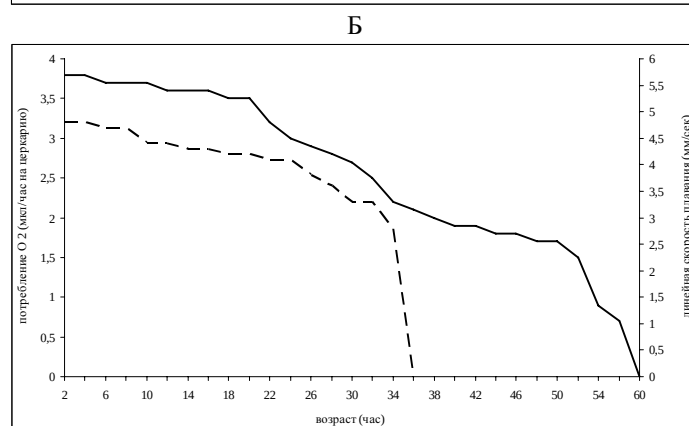
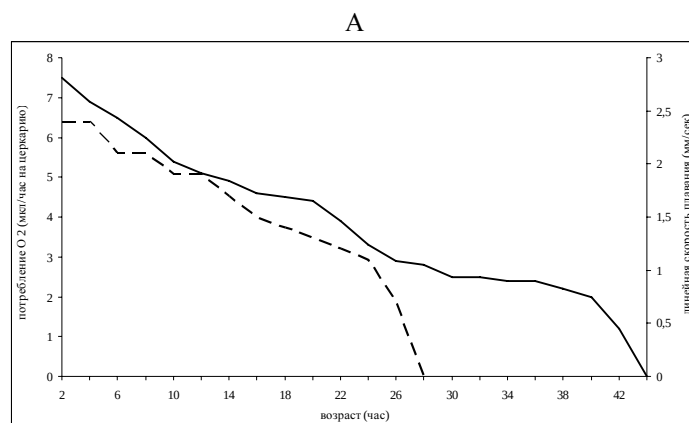
Прежде чем приступить к анализу связи двигательной и дыхательной активности церкарий необходимо сделать небольшое замечание. Известно, что скорость потребления кислорода организмами, в том числе и водными, является функцией их массы, а, соответственно, и размеров (объема) тела (Hemmingsen, 1960; Алимов, 1989, 2000, и др). Из исследованных нами видов наиболее крупные эхиностоматидные личинки в первые часы жизни демонстрируют максимальную, а самые мелкие микрофаллидные – минимальную интенсивность дыхания (см. рис. А-Г) (см. табл.).

Объемные характеристики исследованных церкарий

Вид церкарий	Объем тела $\times 10^{-3} \text{ см}^3$	Объем хвоста $\times 10^{-3} \text{ см}^3$	Общий объем $\times 10^{-3} \text{ см}^3$
1	2	3	4
<i>Himasthla elongata</i>	11,05	1,06	12,11
<i>Cryptocotyle lingua</i>	1,0	0,32	1,32
<i>Maritrema subdolum</i>	0,28	0,02	0,3
<i>Cercaria parvicaudata</i>	1,96	0,06	2,02

Вместе с тем, ранее нами было показано, что для церкарий трематод прямая зависимость респираторной активности от размеров личинок проявляется лишь в первом приближении (Прокофьев и др., 2001; Прокофьев, 2008). В частности, для свободно плавающих церкарий, интенсивность дыхания связана, в первую очередь, с размерами их локомоторного органа, а не тела. Подобное утверждение тем более очевидно, если учесть, что основные запасы гликогена, за счет окисления которого обеспечивается энергетика обмена личинок, сосредоточены в хвосте церкарии.

Сопоставление рисунков А-Б позволило отметить четкое совпадение динамики скоростей плавания и потребления кислорода для всех исследованных видов. Такое совпадение служит хорошей иллюстрацией связи интенсивности дыхания церкарий с их двигательной активностью. По мере снижения скорости плавания, снижается и дыхательная активность личинок. Несомненно, что это связано с особенностями работы мышечного аппарата локомоторного органа церкарий. Чем выше скорость плавания, тем активнее должна работать мускулатура хвоста. Соответственно, необходим более высокий уровень энергетического обмена, а значит и повышенная респираторная активность. Именно этим, на наш взгляд, объясняется прямая зависимость дыхания церкарий от их подвижности.



Динамика двигательной активности и дыхания церкарий:
 А – *Himasthla elongata*; Б – *Cryptocotyle lingua*; В – *Maritrema subdolum*; Г – *Cercaria parvicaudata*.
 — — дыхание; - - - - движение

Сравнение графиков дыхания и плавания изученных церкарий позволило отметить интересную особенность – с прекращением плавания, скорость потребления O_2 снижается в 2–3 раза, но еще довольно длительное время остается на весьма высоком уровне. Особенно четко это заметно для эхиностоматидных (27–39 ч, рис. А), гетерофидных (35–52 ч, рис. Б) и рениколидных (18–20 ч, рис. Г) церкарий. Резкое падение интенсивности дыхания происходит лишь в последние 2–4 часа наблюдений, незадолго до гибели личинок. Сохранение довольно высокого уровня дыхания после прекращения плавания, на наш взгляд, вполне объяснимо, поскольку после прекращения плавания и оседания личинок на дно, работа их локомоторного органа еще определенное время (от 4 до 20 ч, в зависимости от вида) продолжается. Однако, амплитуда и частота колебаний последнего настолько малы, что церкарии уже не способны плавать. Это требует определенных затрат энергии и соответствующего уровня потребления кислорода, необходимого для окисления гликогена. Постепенно движения хвоста ослабевают и наступает его полная иммобилизация. Но даже после полного обездвиживания личинки погибают не сразу, а еще некоторое время (1–5 ч) остаются живыми.

Церкарии, во время жизни во внешней среде, являются аэробными животными (Smyth, Halton, 1983; и др.). Поэтому интенсивность дыхания личинок может служить косвенным показателем общего уровня их обменных процессов. В свою очередь, общий уровень можно представить в виде двух частей – основного обмена, связанного с функционированием всех органов и систем (кроме локомоторной), и метаболизма, связанного с двигательной активностью. А поскольку локомоторная активность исследованных личинок в последние часы жизни (2–4 ч) равна нулю, то, по-видимому, величина интенсивности дыхания в этот период характеризует уровень основного обмена животных. В таком случае, на основании сравнительного анализа двигательной и респираторной активности изученных нами церкарий, можно сделать вывод о том, что основная часть их энергетического обмена связана с обеспечением локомоторной функции. Если выразить через скорость потребления O_2 долю основного обмена по отношению к общему (в процентах), то окажется, что она составляет от, примерно, 25% (*H. elongata*, *C. lingua* и *Cercaria parvicaudata*) до 10% (*M. subdolum*,) (рис. А–Г).

Иными словами, на долю двигательного метаболизма приходится от 3/4 до 9/10 общего уровня энергетического обмена. В действительности, эти цифры, по-видимому, могут быть несколько ниже, поскольку основной обмен в первые часы жизни церкарий, наверняка, выше, чем в последние. Однако, несомненно, что все же основная часть энергетического обмена связана с обеспечением именно локомоторной активности. Приходится только сожалеть, что до сих пор в литературе практически нет никаких сведений об энергетике обменных процессов у церкарий трематод. Поэтому, пока приходится оперировать лишь предположениями, либо сведениями, полученными на основании косвенных наблюдений.

Особый интерес представляет сопоставление двигательной и дыхательной активности у личинок *C. lingua*. Гетерофидные церкарии, в отличие от остальных исследованных личинок, обладают дискретным типом плавания, при котором процесс движения можно разбить на два чередующихся периода, активный и пассивный. В ходе первого церкария активно работает хвостом, что обеспечивает ее поступательное движение. Во время второго она замирает и в таком состоянии парит в воде, медленно опускаясь вниз. Затем весь процесс повторяется. При этом с возрастом длительность пассивного периода увеличивается, а активного, наоборот, падает. Поэтому большую часть жизни во внешней среде церкарии *C. lingua* пребывают в неподвижном состоянии (Прокофьев, 2005). В связи с этим можно было бы ожидать, что интенсивность их дыхания будет ниже, чем у соизмеримых с ними, непрерывно плавающих *Cercaria parvicaudata*. Однако это не так (рис. Б, Г). Скорость потребления кислорода личинками гетерофид оказывается выше, чем *Cercaria parvicaudata*. Указанное противоречие, на наш взгляд, объясняется следующими обстоятельствами. Во-первых, скорость плавания церкарий *C. lingua* в течение первых 20–22 ч остается практически неизменной, тогда как у *Cercaria parvicaudata* она снижается почти в 2 раза уже через 8 ч жизни во внешней среде.

Во-вторых, выше было отмечено, что интенсивность дыхания церкарий напрямую связана с размерами их хвоста и поэтому основная часть энергетического обмена направлена на обеспечение функционирования именно этого органа. А поскольку объем хвоста личинок *C. lingua* оказывается в несколько раз больше, чем у *Cercaria parvicaudata* (см. табл.), то и респираторная активность гетерофид превышает этот показатель у рениколид.

В-третьих, по-видимому, и в целом метаболическая активность гетерофид выше, чем рениколид. Если сравнить скорость потребления кислорода в последние часы перед гибелью церкарий, когда они уже

практически неподвижны, то окажется, что несмотря на то, что общий объем личинок *Cercaria parvicaudata* выше, чем *C. lingua* (см. табл.), уровень основного обмена первых в несколько раз ниже, чем вторых (см. рис. Б, Г). В совокупности, все три обстоятельства и приводят к тому, что, несмотря на дискретный тип локомоции, интенсивность дыхания гетерофийд оказывается достаточно высокой.

Более того, скорость потребления кислорода церкариями *C. lingua* в конце жизни практически равна таковой для личинок *H. elongata* (см. рис. А, Б). Это указывает на то, что, по-видимому, относительный уровень основного обмена, с учетом значительных различий в размерах (см. табл.), у гетерофийд оказывается выше, чем не только у рениколид, но даже и у эхиностоматид.

Следует так же обратить внимание на интересное, по нашему мнению, обстоятельство, связанное с динамикой дыхания церкарий *C. lingua*. После прекращения плавания интенсивность респирации этих личинок, в отличие от остальных исследованных видов, длительное время фактически не изменяется и остается на весьма высоком уровне (менее чем в 2 раза ниже максимального) (рис. А-Г). Столь высокий уровень дыхания кажется тем более удивительным, если учесть, что даже, как отмечалось выше, в период активного плавания, когда колебания локомоторного органа чередуются с остановками, гетерофийды большую часть времени проводят в состоянии покоя, паря в толще воды. После прекращения плавания и оседания на дно состояние покоя становится доминирующим, поскольку хвост практически перестает работать, лишь изредка сокращаясь с небольшой частотой и амплитудой.

Представляется весьма показательным, что именно у церкарий с дискретным типом локомоции, после прекращения плавания, интенсивность дыхания оказывается выше ожидаемой. На наш взгляд, это связано с особенностями энергетики работы поперечно-полосатой мышечной ткани, которые упускаются из виду большинством исследователей. Известно, что энергия АТФ расходуется не только на сокращение, но и на расслабление мышечного волокна (Хэм, Кормак, 1983, и др.). Для того, чтобы произошло расслабление миофибрилл нужно разорвать связь между актином и миозином, а для этого следует снизить концентрацию ионов Ca^{2+} в саркоплазме мышечного волокна. Избыток ионов кальция «перекачивается» в полость цистерн саркоплазматического ретикулума при помощи особых кальциевых насосов. Работа этих насосов как раз и происходит с затратой энергии АТФ.

С учетом изложенных выше соображений, следует предположить, что суммарная энергия, необходимая для локомоции церкарий *C. lingua* складывается из двух частей: энергии необходимой для сокращения и для расслабления мускулатуры хвоста. Причем в период плавания личинок расходуются обе части, а при пассивном парении лишь вторая. В таком случае, можно считать, что, по крайней мере, в первые часы после оседания на дно и прекращения движения интенсивность дыхания церкарий соответствует уровню энергетического обмена (за вычетом основного обмена), необходимому для поддержания мускулатуры хвоста в расслабленном состоянии во время парения. Причем уровень этот, судя по скорости потребления O_2 , оказывается довольно высоким (см. рис. Б).

Нет сомнений, что и у непрерывно плавающих церкарий энергия затрачивается не только на сокращение, но и на расслабление мускулатуры хвоста. Однако, поскольку локомоторный орган таких личинок работает практически непрерывно, заметить и каким-либо образом оценить эти затраты невозможно. Лишь наблюдение за возрастной динамикой локомоции и дыхания церкарий с дискретным типом плавания дает такую возможность.

Тот факт, что не только сокращение, но и расслабление мускулатуры хвоста требует немалых затрат энергии, заставляет более осторожно подходить к оценке связи локомоторной активности и длительности жизни церкарий трематод (Гинецинская, 1968; Галактионов, Добровольский, 1998; Прокофьев, 1995, 1999, 2001). В первую очередь это относится к видам, личинки которых обладают прерывистым плаванием. Безусловно, что сам по себе, дискретный тип локомоции, действительно позволяет церкариям более экономно утилизировать энергетические запасы в период парения, когда энергия расходуется лишь на поддержание расслабленного состояния мускулатуры. Однако эта экономия и ее вклад в пролонгирование сроков жизни церкарий, по-видимому, не столь велики, как можно было бы предполагать.

Работа выполнена при содействии РФФИ N 07-04-01675 и ИНТАС N 05-1000008-8056.

Литература

- Алимов А. Ф., 1989. Введение в продукционную гидробиологию / Л.: Гидрометеиздат. 152 с.
Алимов А. Ф., 2000. Элементы теории функционирования водных экосистем / СПб.: Наука. 147 с.
Галактионов К. В., Добровольский А. А., 1998. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод / С-Пб.: Наука. 404 с.

- Гинецинская Т. А., 1960. Гликоген в теле церкариев и зависимость его распределения от их биологии // Докл. АН СССР. Т. 135, Вып. 4. С. 1012–1015.
- Гинецинская Т. А., 1968. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция / Л.: Наука. 410 с.
- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А., 1962. Гликоген и жир на разных фазах жизненного цикла сосальщиков. Ч. I. Морфология распределения гликогена и жира // Вестн. ЛГУ. № 9. С. 67–81.
- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А., 1963. Гликоген и жир на разных фазах жизненного цикла сосальщиков. Ч. II. Биологическое значение гликогена и жира // Вестн. ЛГУ. № 3. С. 23–33.
- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А., Оксов И. В., 1981. Работы по гельминтологии / М.: Наука. С. 82–87.
- Прокофьев В. В., 1995. Биология церкарий литоральных трематод Баренцева и Белого морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. С-Пб.: С-ПбГУ. 161 с.
- Прокофьев В. В., 1999. Влияние температуры и солености воды на продолжительность жизни церкарий морских литоральных трематод *Cryptocotyle* sp. (Heterophyidae), *Levinseniella brachysoma* и *Maritrema subdolum* (Microphallidae) // Паразитология. Т. 33, Вып. 6. С. 520–526.
- Прокофьев В. В., 2001. ВЛИЯНИЕ температуры и солености воды на продолжительность жизни церкарий морских литоральных трематод *Podocotyle atomon* (Opencoealidae) и *Renicola thaidus* (Renicolidae) // Паразитология. Т. 35, Вып. 1. С. 69–76.
- Прокофьев В. В., 2005. Особенности плавания церкарий некоторых видов трематод // Паразитология. Т. 39, Вып. 3. С. 250–261.
- Прокофьев В. В., Бергер В. Я., Галактионов К. В., 2001. Интенсивность дыхания церкарий трех видов трематод из литоральных моллюсков *Littorina littorea* L. (Gastropoda) Белого моря // Паразитология. Т. 35, Вып. 3. С. 72–79.
- Хэм А., Кормак Д., 1983. Гистология. Т. 3 / Пер. с англ. М.: Мир. 296 с.
- Hemmingsen A. M., 1960. The relation of standard (basal) energy metabolism to total fresh weight of living organisms // Rep. Stenool. Memor. Hospital., Copenh. Vol. 4. P. 7–58.
- Smith J. D., Halton D. W., 1983. The physiology of trematodes / Cambridge Univer. Press., Cambridge et al. 446 p.

DYNAMICS OF MOVING ACTIVITY AND BREATH IN TRANSMISSIVE LARVAE (CERCARIAE) OF SOME TREMATODE SPECIES PARASITIC IN MARINE ANIMALS

V.V. Prokofiev

Pskov State Pedagogical University, Pskov, Russia
e-mail: prok@ellink.ru

The relationships between locomotion and respiration in free-swimming cercariae *Himasthla elongata* (Echinostomatidae), *Cryptocotyle lingua* (Heterophyidae), *Cercaria parvicaudata* (Renicolidae) and *Maritrema subdolum* (Microphallidae) was evaluated in experimental studies on moving and breath activity during the cercariae life span. It was shown a clean coincidence in dynamics of oxygen consumption and swimming rate in all cercariae studied: the swimming rate decreased the breath activity decreased as well. It was concluded that the main part (75–90%) of energetic metabolism (the rate of which was evaluated by dynamics of breath activity) is connected with providing of cercarial locomotion. It was shown that in cercariae with intermittent type of locomotion (*C. lingua*) the relative level of respiratory activity was higher then in continuously swimming larvae.

ДЛИННОЦЕПОЧЕЧНЫЕ ПОЛИЕНОВЫЕ КОМПОНЕНТЫ ПРИРОДНЫХ ЛИПИДОВ: КОМПЬЮТЕРНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ СВОЙСТВ И ПРОГНОЗА ФУНКЦИЙ

А.Л. Рабинович, П.О. Рипатти

Учреждение Российской академии наук Институт биологии
Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск, Россия
e-mail: rabinov@krc.karelia.ru

Введение

В биомембранах сосуществуют многие десятки и даже сотни типов липидных молекул, они образуют ее основу; имеются также белки, углеводы, холестерин и другие молекулы, – разнообразие биомембран огромно. Липиды различаются по химическому строению головных групп и/или углеводородных це-