

В. К. МАЧКЕВСКИЙ, А. В. ГАЕВСКАЯ,  
Ю. М. КОРНИЙЧУК, Н. В. ПРОНЬКИНА

**ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ТРЕМАТОДЫ *HELICOMETRA FASCIATA* (RUD., 1819)  
(ТРЕМАТОДА: ОРЕСОЕЛИДАЕ) В СКАЛЬНОМ БИОЦЕНОЗЕ ЧЕРНОГО  
МОРЯ**

Изучены особенности жизненного цикла *Helicometra fasciata*, сезонная динамика численности и качественного состава гемипопуляций партенит, метацеркарий и марит трематоды. Выявлены особенности распределения гемипопуляций *H. fasciata* в популяциях хозяев.

Для понимания места и роли паразитов в морских экосистемах необходимы подробные данные об их жизненных циклах, биологии и экологии, паразито-хозяйинных отношениях. На примере трематоды *Helicometra fasciata* (Rud., 1819), одной из наиболее распространенных в Черном море, мы попытались показать особенности циркуляции паразитарного компонента в прибрежных сообществах. Круг дефинитивных хозяев этой трематоды довольно широк [4], дополнительными служат креветки *Palaemon elegans* и *P. adspersus* [3]. Первый промежуточный хозяин до наших работ был неизвестен.

**Материал и методика.** Материал собран в 1995-97 гг. в Карантинной бухте (г. Севастополь). Пробы отбирались регулярно, во все сезоны года. Моллюсков и креветок собирали сачком, отлов рыб производился удочкой и капроновой сетью с размером ячеи 2 x 2 см.

Партенит и метацеркарий исследовали *in vivo* и на гистологических срезах. Марит изучали на постоянных препаратах. Черви были разделены на две группы - ювенильные особи и зрелые с яйцами в матке. Для изучения размерной структуры гемипопуляции все трематоды были разбиты на 6 размерных классов с шагом дискретности 0,6 мм (от 0,2 мм до 3,8 мм); полученные данные обработаны по [2].

**Результаты. Партениты.** Обнаружены в гастроподах *Gibbula adriatica*. Представлены несколькими генерациями спороцист, имеющих в зависимости от возраста и сезона года различный вид и размеры. Материнская спороциста не найдена. Дочерние спороцисты в соответствии с характером отрождаемого потомства мы разделили на три типа. К первому отнесены особи размерами в среднем 0,4 x 0,09 мм, отрождающие себе подобных. Партениты второго типа (0,47 x 0,11) продуцируют как новых дочерних спороцист, так и церкарий; спороцисты третьего типа (0,5 x 0,12 мм) - исключительно церкарий.

Выявлен характер сезонных изменений качественного состава гемипопуляции спороцист (рис.1). С поздней осени и до первых весенних месяцев преобладают дочерние спороцисты первого типа. Ранней весной они постепенно перестраиваются на продукцию церкарий и становятся дочерними спороцистами со смешанным поколением. К концу июля все партениты производят только церкарий. Начиная с августа, доля партенит первого и второго типов постепенно увеличивается, в то время как спороцист с церкариями постепенно становится меньше. Эта тенденция сохраняется до октября. Численность гемипопуляций партенит также претерпевает сезонные изменения (рис. 2).

**Метацеркарии.** Церкарии заражают креветок *Palaemon elegans* и *P. adspersus*, формируя метацеркарий. Локализируются они в инцистированном виде в мышцах карапакса, реке абдомена и конечностей креветок.

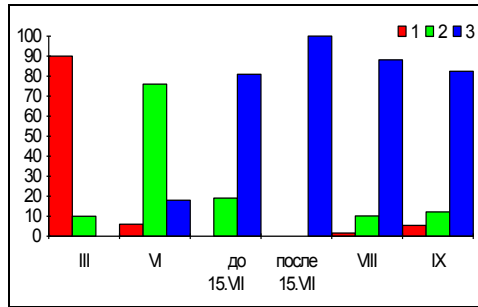


Рис.1. Сезонные изменения качественного состава гемипопуляции спорозист *Helicometra fasciata* (1, 2, 3 - типы спорозист, см. в тексте)

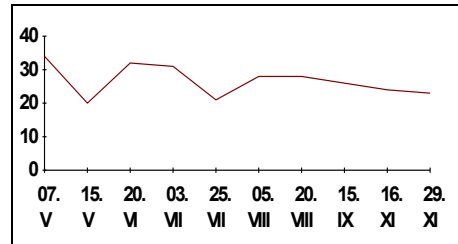


Рис.2. Сезонные изменения экстенсивности инвазии (%) габдул паренитами *Helicometra fasciata*

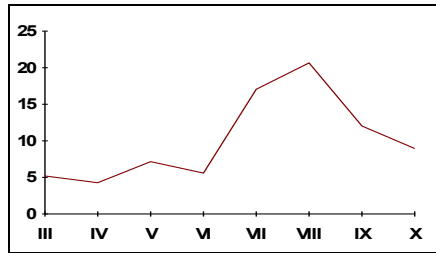


Рис.3. Сезонные изменения интенсивности инвазии (экз.) *Palaemon elegans* метацеркариями *Helicometra fasciata*

менее 0,3 мм, тонкостенные, прозрачные); "средневозрастные" (0,31 - 0,50 мм, с заметно уплотненной желтоватой оболочкой) и "старые" (длина свыше 0,51 мм, толстостенные, желто-оранжевые). Мы установили, что длина тела эксцистированных метацеркарий прямо пропорциональна длине цисты, поэтому сезонную изменчивость структуры их гемипопуляции можно проследить на основании учета разноразмерных инцистированных особей (рис. 4).

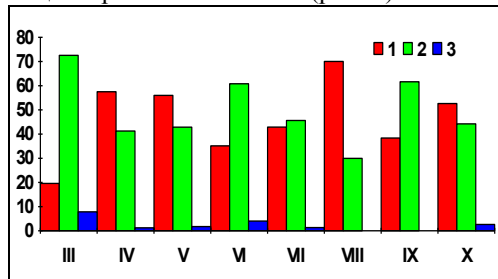


Рис.4. Сезонная динамика размерной структуры гемипопуляции метацеркарий *Helicometra fasciata* (1, 2, 3 - размерные группы цист, см. в тексте)

В марте доминировали цисты средней размерной группы, к концу весны появилось большое количество мелких цист, летом и в начале осени также доминировали цисты средних размеров, но доля самых молодых метацеркарий намного выше, чем весной. В октябре вновь появляются наиболее крупные метацеркарии.

**Мариты.** Изменения численности гемипопуляции марит в руленах носили выраженный сезонный характер (рис. 5).

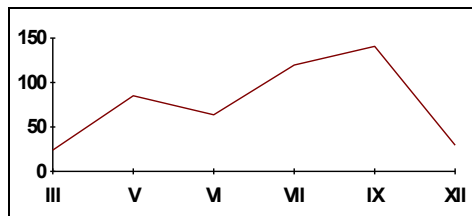


Рис.5. Сезонная динамика индекса обилия (экз.) марит *Helicometra fasciata* в руленах

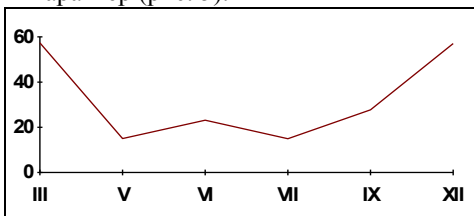


Рис.6. Сезонные изменения доли (%) зрелых особей в гемипопуляции марит *Helicometra fasciata*

В конце марта рыбы заражены довольно слабо, преимущественно маридами со зрелыми яйцами (рис.6). В течение теплого периода года прослеживается тенденция к росту зараженности рыб за счет пополнения гемипопуляции большим количеством ювенильных особей. Максимального значения индекс обилия марит достигает к сентябрю. С конца лета неуклонно растет доля взрослых марит, которая достигает максимума в декабре и остается до весны примерно на одном уровне.

**Обсуждение.** Полученные данные позволяют представить пространственно-временную структуру жизненного цикла *Helicometra fasciata*.

Весной с повышением температуры воды выше 10° С в прибрежной зоне появляются все виды хозяев, необходимые для завершения жизненного цикла паразита. В это время гемипопуляция партенит представляет собой совокупность микрогемипопуляций, распределенных среди 60 % гиббул прошлой годней генерации. Она сохраняет черты "зимней" организации: доминируют дочерние спороцисты, продуцирующие себе подобных (рис.1).

Гемипопуляция метацеркарий весной представлена в основном старшей размерно-возрастной группой, перезимовавшей в креветках. Но уже в апреле-мае доля метацеркарий нового заражения существенно возрастает в результате растущей эмиссии церкарий. В марте, когда перезимовавшие креветки появляются в прибрежной зоне, основную часть их популяции (57 %) составляют крупные особи размерами 41-60 мм. Они заражены метацеркариями на 100 % , при высокой (до 56 личинок на особь хозяина) интенсивности инвазии. Мелкие креветки заражены слабо (10 %, до 14 цист в хозяине). Средняя размерная группа креветок занимает по зараженности промежуточное положение.

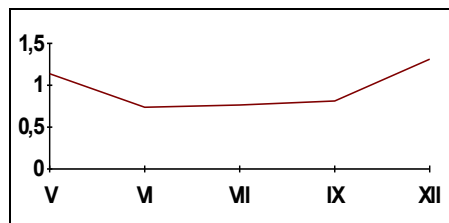


Рис.7. Сезонные изменения средней длины (мм) ювенильных марит *Helicometra fasciata*

Перезимовавшие мариты представлены крупными, большей частью зрелыми особями, за счет которых начинается весеннее заражение моллюсков. В мае происходит незначительное уменьшение средней длины молодых марит (рис. 7) за счет пополнения гемипопуляции перезимовавшими метацеркариями преимущественно старшей возрастной группы. Подошедшие к берегу рулены начинают активно питаться креветками,

получая с ними метацеркарий. В результате в мае доля самых молодых марит составляет около 17 % (рис.8). Общая численность марит в течение весны возрастает (рис.5).

Летом с повышением температуры воды продолжается постепенное переопределение характера отрождаемого партенитами потомства (рис. 1). Уже в мае-июне появляются спороцисты, производящие исключительно церкарий, и в начале июля они составляют 81%. Доля спороцист смешанного типа в это время невелика, но их присутствие свидетельствует о продолжающемся размножении микрогемипопуляций. К концу июля все спороцисты переходят на производство церкарий, однако оно продолжается сравнительно недолго. В августе характер отрождаемого потомства вновь изменяется: появляются спороцисты первого и второго типов, что, вероятно, является реакцией на начавшееся медленное понижение температуры воды и свидетельствует о подготовке гемипопуляции к зиме.

Зараженность гиббул в течение лета колеблется незначительно, а ее изменения отражают процессы, происходящие в популяции хозяина. Нерест годовалых гиббул начинается в конце мая - начале июня,

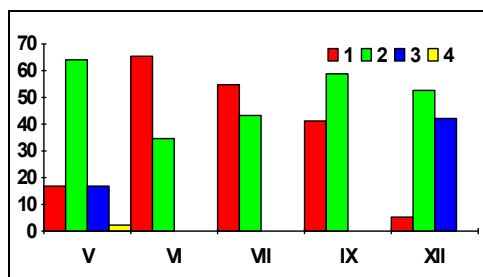


Рис.8. Сезонная динамика размерного состава (%) ювенильных марит *Helicometra fasciata* (1, 2, 3, 4 - размерные группы, см. в тексте)

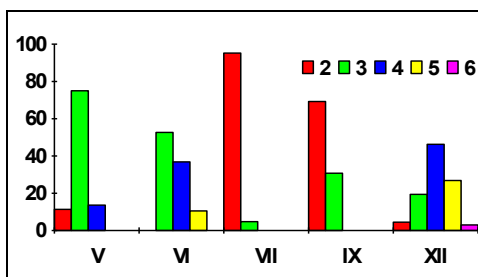


Рис.9. Сезонная динамика размерного состава (%) зрелых марит *Helicometra fasciata* (2, 3, 4, 5, 6 - размерные группы, см. в тексте)

после чего доля крупных моллюсков снижается [5, собств. данные]. Вероятно, в первую очередь отмирают старые, сильно зараженные особи, вследствие чего происходит некоторое снижение их зараженности. Этот процесс, по-видимому, продолжается до конца лета, пока особи прошлогодней генерации не отомрут полностью (согласно [5], продолжительность жизни гиббул - один год). Поэтому несмотря на постоянную летнюю реинвазию, количество микрогемипопуляций спороцист в популяции гиббул изменяется незначительно (рис. 2).

Размножение гиббул продолжается до сентября включительно, поэтому летом популяция этих моллюсков разбавляется разновозрастной молодью и в начале августа в ней уже регистрируются первые сеголетки, имеющие раковину высотой 5 мм. По нашим наблюдениям, весной у перезимовавших моллюсков аналогичного размера уже встречаются достаточно сформированные микрогемипопуляции партенит, но в августе-сентябре мы их не находили. Вероятно, в этот период заражение молоди моллюсков все же происходит, но микрогемипопуляции партенит на ранних стадиях развития не были обнаружены из-за их малых размеров. Зараженность более крупных гиббул к концу лета возрастает, что согласуется с увеличением гемипопуляции марит и, следовательно, увеличением эмиссии яиц. Однако суммарно эти два процесса дают картину относительной стабильности заражения популяции гиббул партенитами в конце теплого сезона года.

В конце мая - начале июня креветки выметывают яйца, после чего большая часть крупных, сильно зараженных самок-двухлеток погибает, что приводит к некоторому снижению показателей инвазии (рис. 3). В июле спороцисты производят основную массу церкарий. Последние интенсивно заражают креветок всех возрастов, в результате чего к августу индекс обилия метацеркарий возрастает до пиковых величин (в среднем 20,66 экз./особь). Структура гемипопуляции метацеркарий меняется в сторону увеличения доли самых молодых личинок (рис.4), что отражает процессы, идущие в это время в гемипопуляции партенит.

Зараженность маридами зеленушек после майского подъема демонстрирует некоторый спад (рис.5). Это может быть вызвано как гибелью после нереста крупных, сильно зараженных экземпляров, так и снижением пищевой активности этих рыб [1], приходящимся на май-июнь.

Размерно-возрастная структура гемипопуляции марит в июне носит следы активного весеннего питания рулен креветками (рис.7, 8). Доля ювенильных марит младшего размерного класса увеличилась до 65%, вследствие чего средние размеры молодых марит в целом снизились до 0,737 мм против 1,137 в мае. Это свидетельствует об интенсификации трансмиссии метацеркарий от дополнительного хозяина к дефинитивному. С мая по июнь снижаются и средние размеры зрелых марит (рис.10), что указывает на

сокращение сроков их созревания. В июле 95% зрелых мариит продуцируют яйца, имея размеры крупных ювенильных особей.

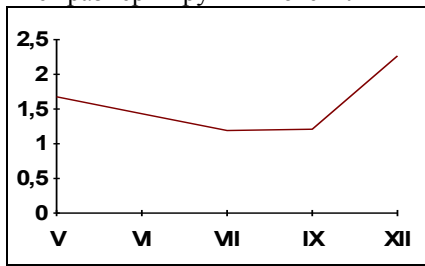


Рис.10. Сезонные изменения длины ( в мм ) зрелых мариит *Helicometra fasciata*

До сентября включительно доля ювенильных мариит младшей размерной группы неуклонно снижается (рис. 8), что можно объяснить как снижением интенсивности выедания креветок (о чем говорилось выше), так и, что более вероятно, подходом в августе к берегу незараженных сеголеток креветок.

Осенняя картина качественного состава гемипопуляции спороцист близка к августовской, но доля спороцист первого и второго типов возрастает. Таким образом, осенью микрогемипопуляции партенит переключаются на самовоспроизводство, т.е. происходит вторичное переопределение характера потомства. Вероятно, при этом часть крупных спороцист, производящих церкарии, погибает, а спороцисты смешанного типа перестраиваются на продукцию дочерних спороцист. Экстенсивность заражения гиббул партенитами к концу осени несколько уменьшается, вероятно, из-за разбавления их популяций особями новой генерации.

Осенью численность метацеркарий в популяции креветок неуклонно снижается (рис. 3) в результате появления у берега незараженной молодежи *P. elegans* и постепенного сокращения эмиссии церкарий; параллельно с этим снижается и доля мелких метацеркарий.

В сентябре молодые марииты по-прежнему представлены только двумя младшими размерными группами (рис.8). При этом доля самых мелких трематод, по сравнению с летом, снижена вследствие роста молодых мариит и увеличения количества более крупных особей. Аналогичная картина наблюдается и в группировке взрослых (рис. 9). В течение осени средняя длина как зрелых, так и ювенильных мариит растет. Доля молодых мариит в целом постепенно уменьшается, что свидетельствует о снижении интенсивности питания рулен креветками. Описанные процессы продолжаются всю осень.

Зимой с понижением температуры воды ниже 10°C все группы хозяев *Helicometra fasciata* уходят от берегов. Судя по данным, относящимся к ранней весне, зимой гемипопуляция партенит представлена в основном спороцистами, производящими спороцист. Вероятнее всего, она состоит из перестроившихся микрогемипопуляций, локализованных в наиболее крупных моллюсках первого летнего поколения, и новых микрогемипопуляций, сформировавшихся в мелких гиббулах осенней генерации. Эмиссия церкарий отсутствует, поэтому можно предположить, что гемипопуляция метацеркарий зимой численно не увеличивается. Судя по ее размерной структуре в начале марта, несмотря на низкие температуры воды, метацеркарии все же увеличиваются в размерах. Зимнее понижение температуры является, по-видимому, причиной замедления созревания ювенильных мариит. Так, в декабре практически все молодые марииты достигли размеров, при которых возможна продукция яиц, но они к ней не приступили. Взрослые марииты продолжали рост, достигая предельных размеров. Соотношение размерно-возрастных групп мариит (рис. 8) свидетельствует о том, что процесс пополнения гемипопуляции замедлился. Тем не менее, присутствуют единичные молодые марииты самой младшей размерной группы (5,26%), что подтверждает факт питания рулен креветками не только в течение теплого периода года, но и зимой [1]. Подобная структура гемипопуляции сохраняется в течение всего осенне-зимнего периода.

Зимой “старые” мариты, видимо, погибают, а молодые растут. К весне погибают последние, самые крупные зрелые мариты, поэтому к маю зрелые черви этих размерных групп не обнаруживаются. Молодые мариты к началу весны, не достигнув половой зрелости, имеют размеры, близкие к окончательным, что позволяет им в кратчайшие сроки приступить к яйцепродукции

**Заключение.** В условиях Черного моря в жизненном цикле *H. fasciata* выделяются два основных периода. Первый - период активной циркуляции, второй - латентного переживания. Первый период начинается обычно в марте, когда температура воды в прибрежной зоне поднимается выше 10° С. В это время на мелководье прибрежной зоны сосредотачиваются хозяева всех стадий жизненного цикла *H. fasciata*: моллюски, креветки, рыбы. Локализованные в них гемипопуляции партенит, метацеркарий и марит в той или иной мере готовы к включению в схему жизненного цикла. В течение всего теплого периода во всех гемипопуляциях идет активная трансмиссия инвазионных стадий по цепочке хозяев. С наступлением осени жизненная активность всех стадий идет на спад. На зимовку гемипопуляции *H. fasciata* уходят вместе со своими хозяевами в ноябре, при понижении температуры воды ниже 10° С. Зимний период можно охарактеризовать как период не только переживания, но и подготовки к будущему сезону активной циркуляции.

Обобщая вышеизложенные данные о пространственно-временной структуре гемипопуляций *H. fasciata*, можно увидеть, что этот вид хорошо приспособлен к сезонному ритму экологических условий прибрежной зоны.

1. Калинина Э.М. Рост и питание черноморских зеленушек родов *Crenilabrus* и *Symphodus* // Тр. Севаст. биол. ст. - 1963. - 16. - С. 323-336.
2. Лакин Г.Ф. Биометрия. - М: Высшая школа, 1980. - 239 с.
3. Мордвинова Т.Н. Гельминтофауна высших ракообразных Крымского побережья северо-западной части Черного моря (систематика, фаунистика, экология): Автореф. дисс... канд. биол. наук. - М. - 1980. - 22 с.
4. Определитель паразитов позвончатых Черного и Азовского морей. - Киев: Наук. думка, 1975. - 551 с.
5. Чухчин В.Д. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. - Киев: Наук. думка, 1983. - 176 с.

Получено 10.05.97

V. K. MASHKEVSKY, A. V. GAEVSKAYA,  
J. M. KORNIYCHUK, N. V. PRONKINA

#### LIFE CYCLE OF *HELICOMETRA FASCIATA* (RUD., 1819) (TREMATODA: OPECOELIDAE) IN THE ROCK BIOCEANOSIS FROM THE BLACK SEA

##### Summary

The life cycle of *Helicometra fasciata* from the Black Sea coastal rock biocenosis, seasonal dynamic of abundance and quantitative composition of partenite, metacercaria and adult trematode hemipopulations are studied. Characters of *H. fasciata* hemipopulations distribution in the host populations are revealed.