

**ОСОБЕННОСТИ БАТИМЕТРИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ
МОРСКИХ И ОКЕАНИЧЕСКИХ ТРЕМАТОД**

На основе собственных и литературных данных обсуждаются особенности батиметрического распространения трематод у морских и океанических рыб, и показана возможность использования подобной информации при изучении биологии и экологии как хозяев, так и самих паразитов.

Рыба и ее паразиты представляют собой такое сообщество организмов, в котором паразит (особенно в тех случаях, когда речь идет об эндопаразитах) является как бы частью внутренней среды своего хозяина - рыбы, а рыба - непосредственной средой для самого паразита. Известно, что многие виды паразитов могут быть использованы в качестве индикаторов особенностей биологии и экологии их хозяев, в том числе трофических связей, поведения, глубины обитания, миграции, происхождения, зоогеографии и т.п. [2].

К числу подобных паразитов относятся плоские черви - трематоды, широко распространенные у морских и океанических рыб и отмеченные у них от прибрежного мелководья до абиссальных глубин.

Говоря о возможности использования трематод в качестве биоиндикаторов батиметрического распространения их хозяев - рыб, прежде всего, отметим, что пользоваться такими данными следует с определенной осторожностью. Это связано со спецификой цикла развития данных паразитов, в котором имеется несколько сменяющих друг друга стадий, каждая из которых протекает в разных, сменяющих друг друга хозяевах, принадлежащих, как правило, к разным типам животных.

Классическая схема жизненного цикла трематоды выглядит следующим образом. В качестве первого промежуточного хозяина эти гельминты используют моллюсков (только у некоторых рыбьих сангвиниколид эту роль выполняют полихеты), причем на данной стадии развития трематоды проявляют узкую специфичность к своему хозяину. Дополнительными хозяевами служат различные беспозвоночные и/или рыбы, а окончательными - позвоночные животные, в том числе и рыбы. Попадание трематоды от первого промежуточного хозяина к дополнительному непосредственно не зависит от их трофических связей, поскольку дополнительные хозяева заражаются при помощи расселительной личинки паразита - церкарий. Передача паразита по паразитарной цепочке в этом случае осуществляется только благодаря топической близости обоих хозяев, но диктуют ее все же особенности питания дополнительного хозяина. Передача же паразита от дополнительного хозяина к окончательному осуществляется только по пищевой цепи. Следовательно, используя какой-либо вид трематоды в качестве биоиндикатора глубины обитания рыбы - ее окончательного хозяина, необходимо учитывать экологию остальных хозяев, включенных в ее жизненный цикл.

Приведем только один характерный пример. Антигония *Antigonia capros* в Северо-Восточной Атлантике живет в толще вод вдоль подводных склонов на глубинах 500 - 700 м, т.е. относится к придонно-пелагическим рыбам кромки шельфа и верхней части материкового склона, трематодофауна которых существенно отличается от таковой рыб других ихтиоценов [1]. Однако, мы зарегистрировали у антигонии три вида трематод - *Hemiurus luehei* (сем. Hemiuridae), *Tergestia laticollis* (сем. Fellodistomidae)

и *Opechona bacillaris* (сем. Leposreadiidae), которые не встречаются у рыб ее ихтиоцены, а характерны только для неритических рыб.

Первый из них - *H. luehei* является обычным паразитом неритических рыб - планктофагов, прежде всего сельдевых и лососевых, и, как правило, не встречается глубже 100 м. Его первый промежуточный хозяин - гастропода *Philine denticulata* живет на небольших глубинах. В качестве дополнительных хозяев паразит использует сагитт и, по всей видимости, каланоидных копепод [15], которые предпочитают глубины до 150-200 м.

Различные сагитты служат дополнительными хозяевами и у трематод рода *Tergestia* [17].

Что касается *O. bacillaris*, найденной у антигонии, то ее обычными хозяевами также являются неритические рыбы. Единственное сообщение об обнаружении *O. bacillaris* у рыб глубоководного ихтиоцены - это ее регистрация у синеротого окуня на Китовом хребте [3], но к этому вопросу мы вернемся позже. Дополнительными хозяевами *O. bacillaris*, как и у двух предыдущих видов, служат планктонные беспозвоночные - ктенофоры, и прежде всего *Pleurobrachia pileus*, сагитты, мелкие медузы [14], глубина обитания которых ограничена толщей вод до 150-200 м. Таким образом, обнаружение у антигонии трематод, не свойственных рыбам ее батиметрической группировки, может свидетельствовать об освоении ею более широкого диапазона глубин, чем принято было считать.

Вместе с тем, данные об особенностях батиметрического распределения трематод могут серьезно помочь при изучении биологии не только хозяев, но и самих паразитов. Здесь, однако, следует отметить, что в подавляющем большинстве паразитологических работ, особенно опубликованных до середины 20-го столетия, в очень редких случаях указывалась глубина вылова рыб и, следовательно, находок паразита. И только в последние 15-20 лет этому вопросу стали уделять большее внимание, тщательно регистрируя глубину вылова рыбы. Во многом это было обусловлено развитием собственно глубоководных исследований в Мировом океане.

Естественно, что чем больший круг хозяев имеет паразит, причем хозяев из разных биотопов, тем в пределах большего диапазона глубин он может быть найден. Например, *Brachyphallus crenatus* (сем. Nemiuridae), по собственным и литературным данным, зарегистрирован почти у 70 видов рыб, населяющих глубины от прибрежного мелководья до 1350 м. Однако обнаружение этой трематоды на больших глубинах еще не означает, что в тех условиях возможно успешное прохождение ее жизненного цикла. Для этого там должны быть представлены хозяева всех стадий ее жизненного цикла, и прежде всего первый промежуточный. Именно наличие в той или иной точке первого промежуточного хозяина конкретного паразита говорит о наличии здесь очага инвазии им (напомним об узкой специфичности трематод на первой личиночной стадии развития - стадии партеногенетического поколения). Первый промежуточный хозяин *B. crenatus* - гастропода *Retusa obtusa* не известен глубже 300 м. Метациклические хозяева *B. crenatus* обнаружены в планктонных беспозвоночных - каланоидных копеподах, сагиттах и ктенофоре *Pleurobrachia pileus*. Основными окончательными хозяевами *B. crenatus* являются неритические планктофаги - лососевые, сельдевые и некоторые другие рыбы. Так, по [4], в Балтийском море разные возрастные группы салаки заражены этим паразитом на 1,6 - 30%. В случае паразитирования *B. crenatus* у населяющих большие глубины крупных хищных рыб - палтусов, трески, мерлузы, морского окуня и некоторых других, рыбы-планктофаги выполняют, по [12], роль обязательного третьего промежуточного хозяина ("obligatory third intermediate host") в его жизненном цикле. Хищные рыбы, совершающие значительные вертикальные миграции, получают вместе с пищей - рыбами-планктофагами, многие из которых также способны к вертикальным миграциям, и паразита, а далее уже заносят его на большие глубины, где первый промежуточный хозяин этой трематоды отсутствует. Таким образом, для части

популяции *B. crenatus* паразитирование у рыб больших глубин является своего рода типиком в жизненном цикле.

Еще одна гемиуридная трематода – *Hemiurus communis* зарегистрирована в Северо-Восточной Атлантике у рыб на глубинах от 40 до 1000 м [12, собств.дани.]. В числе ее хозяев – рыбы 35 видов, совершенно различных по систематическому положению, батиметрическому распространению и ихтиоценом. Например, один из хозяев этой трематоды – тригла *Aspitrigla cuculus* – тепловодный вид, редко опускающийся до 250 м. *H. communis* найден у триглы на глубине 80 - 120 м. Глубоководный *Haplostethus atlanticus* обычен на глубинах более 500 м. *H. communis* обнаружен у него на глубине 920 - 980 м. И вот здесь необходимо вспомнить особенности жизненного цикла *H. communis*. Его первый промежуточный хозяин – прибрежная гастропода *Retusa truncatula*. Церкарии были найдены у этого моллюска на глубине 6-15 м [16]. Второй промежуточный хозяин, основное предназначение которого заключается в передаче покоящихся стадий паразита (метацеркарий) следующему хозяину – различные планктонные беспозвоночные (каланоиды, сагитты, гребневники). Однако упомянутая выше тригла – типично бентическая рыба, которая питается крабами, креветками и другими донными беспозвоночными. К числу бентофагов относятся и многие другие хозяева *H. communis*, такие как палтус, камбала и т.д., в рационе которых планктонные беспозвоночные значатся только на самых ранних стадиях их развития. Как к ним и на такие большие глубины попали метацеркарии данной трематоды объяснить было бы трудно, если не предположить, что в жизненный цикл паразита, как и в случае с *B. crenatus*, включился еще один “дополнительный” хозяин – планктофаг, который, в свою очередь, является пищей для хищных рыб – окончательных хозяев паразита. Отсюда следует естественный вывод о том, что не все так просто в схеме жизненного цикла *H. communis*, как это показано исследователями [17]. И следовательно, именно усложнение жизненного цикла у данного вида привело к его встречаемости в столь широком диапазоне глубин.

Среди трематод есть семейства, представители которых обнаруживаются только на определенных глубинах. Таких семейств немного и, как правило, они содержат 1-2, обычно монотипичных рода. Гораздо чаще встречаются семейства, в которых каждый из родов, а иногда и отдельные виды в этих родах, приурочены к конкретным, только для него характерным горизонтам. Например, зоогонидные трематоды (сем. Zoogonidae) рода *Diptherostomum* встречаются на небольших глубинах: *D. brusinae* мы находили у рыб в Черном море на глубинах 0,5 - 25 м, в водах Анголы – на 50 - 92 м, в Центрально-Восточной Атлантике – на 90 - 110 м; *D. americanum* обнаружен нами в водах Намибии на глубине 120 - 185 м. В то же время среди зоогонид есть типично глубоководные роды, например, *Neosteganoderma* (глубина находок 225 - 350 м для *N. glandulosum* и 3000 м и более - для *N. gillissi*) или *Panopula* (глубина обнаружения – более 3000 м) [12, 18].

В последние годы были открыты новые роды трематод, приуроченные к очень большим глубинам: *Tellervotrema* (сем. Opencolidae), например, встречена на глубинах 546 - 1000 м, *Degeneria* (сем. Gorgoderidae) – 1700 - 2654 м, уже упомянутая *Panopula* на глубине, превышающей 3000 м, а *Profundivermis* (сем. Leporeadiidae) найден только на абиссальном плато на 4850 м [8, 10, 18 и др.].

Однако наиболее интересны случаи обнаружения одного и того же вида трематод и в прибрежной зоне и на больших глубинах. Как правило, это виды, широко распространенные в Мировом океане, многие из них найдены от субарктических до субантарктических широт в широком диапазоне глубин. Один и тот же вид паразита в зависимости от географического положения района может быть найден или у шельфовых рыб или у рыб, населяющих абиссаль. Очевидно, что существенную роль в их батиметрическом распределении играет температурный фактор. Последний, кстати, имеет немаловажное значение и в распространении трематод по географическим регионам [13]. Выше мы уже привели примеры широкого батиметрического

распространения таких видов, как *Brachyphallus crenatus* (10 – 1350 м) или же *Hemiurus communis* (40 – 1000 м), и попытались дать объяснение этому феномену.

Еще более паразителен диапазон глубин, на которых найдены такие виды как *Gonocerca phycidis* (сем. Derogenidae) (260 – 4850 м) или же *Glomericirrus macrouri* (сем. Hemiuridae) (100 – 4815 м) [7, 19, собств. данн.]. Например, *G. phycidis*, по [19], в субполярной области встречается в мелководной и среднеглубинной зонах, а в умеренной области и субтропиках – на больших глубинах. Брей [7] считает, что этот вид вообще более характерен для абиссали (4850 м), чем для глубин 1600 – 2700 м. Однако без знания особенностей жизненного цикла подобных паразитов трудно делать какие-либо выводы об их приуроченности к тем или иным глубинам.

И вот здесь мы вернемся к вопросу о регистрации *Opechona bacillaris* на Китовом хребте (26°10' ю.ш. – 6°20' в.д.). Паразит был найден (сборы Л.Д.Алешкиной) у глубоководного мезобентического синеротого окуня *Helicolenus tristanensis* на глубине 235 м [3]. Температура воды на этом горизонте в тот момент составляла 17°C, что соответствует летней температуре поверхностных вод у побережья Намибии [5]. В водах Намибии *O. bacillaris* встречена нами только у ее типичного хозяина – восточной скумбрии *Scomber colias*, зараженность которой достигала 84%. Первоначально мы предположили, что *O. bacillaris* могла быть занесена на Китовый хребет мигрирующей сюда скумбрией, которая действительно заходит в близко подходящую к материковому склону северную часть Китового хребта. В новых условиях паразит освоил нового хозяина – мезобентического, питающегося мелкой рыбой и нектобентическими ракообразными синеротого окуня. Но произойти это могло только при условии усложнения жизненного цикла трематоды за счет включения в него “транспортных” хозяев – рыб-планктофагов. Однако не менее вероятно и другое предположение: популяция *O. bacillaris* на Китовом хребте представляет собой часть некогда единой популяции паразита, чей ареал оказался разорванным вследствие расхождения американского и африканского континентов.

Таким образом, приведенные выше примеры особенностей батиметрического распространения трематод убедительно демонстрируют нам возможность использования этих данных для познания особенностей биологии и экологии как их хозяев – рыб, так и самих паразитов.

Единственное, что остается добавить, это тот факт, что с глубиной все же происходит обеднение фауны трематод рыб, и не только их видового разнообразия, но и численности. Один характерный пример. У эпигонуса *Epigonus telescopus* (n=15), отловленного на Китовом хребте на глубине 500 м, нами обнаружено 4 вида трематод, зараженность которыми колебалась от 7 до 46%, а у *E. denticulatus* (n=20), выловленного в том же районе, но на глубине 1000 м, трематоды вообще не были обнаружены. Подобные примеры можно найти и в работах других авторов (см., напр., [10]).

Из-за ограниченного объема статьи список цитированной литературы намеренно ограничен небольшим числом работ, содержащих наиболее наглядные примеры по рассматриваемой тематике.

1. Гаевская А.В. Паразиты рыб Северо-Восточной Атлантики: фауна, экология, особенности формирования: Автореф. дис. докт. биол. наук. – Л., 1984. – 35 с.
2. Гаевская А.В. Еще раз о значении данных по паразитам рыб для смежных дисциплин // Журн. общ. биологии. – 1989. – 19, №1. – С. 123 – 127.
3. Гаевская А.В. Некоторые заметки о трематодах рода *Opechona* (Lepocreadiidae) // Паразитология. – 1990. – 24, №5. – С. 439 – 442.
4. Гаевская А.В., Жудова А.М. Зараженность молоди салаки Вислинского залива плероцеркоидами *Proteocephalus* // Гидробиол. журн. – 199. – 15, вып. 3. – С. 98.
5. Кудерский С.К. Особенности гидрологических условий шельфовых вод у побережья Юго-Западной Африки и их влияние на распределение и поведение некоторых промысловых рыб // Мат. конф. по рез-там океанол. исслед. в Атлант. океане. – Калининград, 1967. – С. 198 – 209.

6. Bray R.A. A revision of the family Zoogonidae Odhner, 1902 (Platyhelminthes: Digenea): Introduction and subfamily Zoogoninae // System. Parasitol. - 1986. - 9, No. 1. - P. 3 - 28.
7. Bray R.A. The helminth parasites of deep-sea macrourid *Coryphaenoides (Nematonurus) armatus* // Abstr. reports. III Intern. Symp. August 14-21, 1991, Petrozavodsk. - 1991. - P. 11 - 13.
8. Bray R.A. The bathymetric distribution of deep-sea fish digeneans // Abstr. IV Intern. Symp. of Fish Parasitology, October 3-7, 1995, Munich, Germany. - 1995. - Posters. - P. 25.
9. Bray R.A., Rollinson D. Enzyme electrophoresis as an aid to distinguishing species of *Fellodistomum*, *Steringotrema* and *Steringophorus* (Digenea: Fellodistomidae) // Intern. J. Parasitol. - 1985. - 15, No. 3. - P. 255 - 263.
10. Campbell R.A., Haedrix R., Munroe T.A. Parasitism and ecological relationships among deep-sea benthic fishes // Marine Biology. - 1980. - 57, No. 4. - P. 301 - 313.
11. Gibson D.I., Bray R.A. A study and reorganization of *Plagioporus* Stafford, 1904 (Digenea: Opecoelidae) and related genera, with special reference to forms from European Atlantic waters // J. Natur. Hist. - 1982. - 16, No. 4. - P. 529 - 559.
12. Gibson D.I., Bray R.A. The Hemiuridae (Digenea) of fishes from the North-East Atlantic // Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.). - 1986. - 51, No. 1. - P. 1 - 125.
13. Gibson D.I., Bray R.A. How do the helminth - parasites of fishes survive in the frozen north // Parasitology. - 1984. - 82, No. 2. - xlix.
14. K  ie M. On the morphology and life-history of *Opechona bacillaris* (Molin, 1859) Looss, 1907 (Trematoda, Lepocreadiidae) // Ophelia. - 1975. - 13, No.1. - P. 63 - 86.
15. K  ie M. On the morphology and life-history of *Hemiurus luehei* Odhners, 1905 (Digenea: Hemiuridae) // J. Helminthol. - 1990. - 64, No.1. - P. 193 - 202.
16. K  ie M. On the morphology and biology of *Hemiurus communis* Odhners, 1905 (Digenea: Hemiuridae) // Parasite. - 1995. - 2. - P. 195 - 202.
17. Nagasawa S., Marumo R. Паразиты щетинкочелюстных залива Суруга, Япония // Уми, Мер. - 1979. - 17, No.3. - P. 127 - 136 (на японск., рез. на англ.).
18. Overstreet R.M., Pritchard M.H. Two new zoogonid digenea from deep-sea fishes in the Gulf of Panama // J. Parasitol. - 1977. - 63, No.5. - P. 840 - 844.
19. Zdzitowiecki K. Occurrence of digenetic trematodes in fishes off South Shetlands (Antarctic) // Acta Parasitol. Pol. - 1988. - 33, No. 3. - P. 155 - 167.

Институт биологии южных морей НАНУ,
г. Севастополь

Получено 24.04.2000

A. V. GAEVSKAYA

THE BATHYMETRIC DISTRIBUTION OF MARINE AND OCEANIC FISHES TREMATODES

Summary

The characters of bathymetric distribution of trematodes in the World Ocean are discussed basing on own and literary data. The possibilities of these data using for study of biology and ecology both hosts and trematodes are shown.