НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ ИМ. И.И. ШМАЛЬГАУЗЕНА

КОРНИЙЧУК
Юлия Михайловна

УДК 576.895.122 (262.5)

Структура и особенности функционирования паразитарной системы трематоды *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) в прибрежной зоне Черного моря

03.00.18 – паразитология, гельминтология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание научной степени
кандидата биологических наук

Киев – 2002

Диссертацией является рукопись

Работа выполнена в Институте биологии южных морей Национальной академии наук Украины

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор **Гаевская Альбина Витольдовна,** Институт биологии южных морей НАН Украины и. о. заведующей отделом

Официальные оппоненты: доктор биологических наук **Корнюшин Вадим Васильевич,** Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины заведующий отделом

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник **Синицына Ольга Олеговна** Институт гидробиологии НАН Украины, старший научный сотрудник

Ведущая организация: Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского Министерства образования и науки Украины, кафедра зоологии

Защита диссертации состоится "___" _____ 2002 г. в _____ч. на заседании специализированного ученого совета Д 26.153.01 при Институте зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины по адресу: 01601, ДСП, Киев-30, ул. Б. Хмельницкого, 15.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена.

Автореферат разослан "___" _____ 2002 г.

Ученый секретарь
специализированного ученого совета,
кандидат биологических наук В.В. Золотов

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Паразитические организмы — неотъемлемая составляющая любых природных сообществ, в том числе и тех, которые функционируют в прибрежной зоне моря. Взаимодействия паразитов и их хозяев осуществляются в форме паразитарных систем (ПС); ядром этих образований служит популяция паразита, создающая единую систему с популяциями хозяев отдельных фаз его развития (Беклемишев, 1970; Добровольский и др., 1994). Соответственно, первостепенной задачей синэкологических исследований паразитов морских гидробионтов является выяснение закономерностей становления и особенностей функционирования ПС в природных и создаваемых человеком сообществах, поскольку только на этой основе возможно обеспечение экологической безопасности прибрежных регионов и предотвращение развития эпизоотий в марихозяйствах.

Важный компонент биоценозов прибрежной зоны Черного моря – трематоды, исключительно сложные жизненные циклы которых осуществляются с участием широкого спектра гидробионтов-хозяев. Функции окончательных, а нередко – и дополнительных хозяев этих гельминтов выполняют рыбы, в гельминтофауне которых трематоды преобладают по числу видов. Тем не менее, комплексные популяционные исследования трематод черноморских рыб ранее не проводились. Слабо изучены и жизненные циклы черноморских представителей этой группы плоских червей, известные лишь у 3% видов. Таким образом, исследование интегрируемых паразитическими организмами систем и, в частности, сложно организованных ПС трематод черноморских рыб, представляет теоретический и практический интерес.

Связь работы с научными программами, планами, темами. Диссертационное исследование выполнено в рамках работы отдела экологической паразитологии ИнБЮМ по госбюджетным темам: № 0187.0012 496 “Физиолого-биохимические основы продуцирования вещества для организации современной марикультуры”; № 0196U022108 “Долговременный паразитологический мониторинг морских экосистем с целью сохранения видового разнообразия, рационального использования и воспроизводства биоресурсов”; № 0199U001388 “Структурно-функциональные основы биоразнообразия морских сообществ”; № 0100U005074 “Изучение структуры и функционирования паразитарного компонента экосистемы Черного моря с целью сохранения видового разнообразия и обеспечения экологической безопасности”.

Цель и задачи работы. Основная цель исследования – изучить структуру и особенности функционирования ПС трематод в прибрежной зоне Черного моря на примере ПС одного из “модельных” видов. В качестве основных задач для ее достижения были поставлены следующие:

- на основе анализа данных о современном составе фауны трематод черноморских рыб, а также массовых видов моллюсков и ракообразных, обитающих у побережья Крыма, выбрать модельный объект – ПС, отвечающую требованиям сбалан-

сированности, стабильности и высокой численности фазовых группировок паразита;

- расшифровать жизненный цикл трематоды “модельного” вида; выполнить морфологические описания отдельных фаз ее развития;

- установить компонентный состав модельной ПС;

- изучить особенности структуры и функционирования подсистем модельной ПС;

- выявить факторы устойчивости отдельных подсистем модельной ПС, определяющие устойчивость системы в целом.

Научная новизна выполненных исследований. Подтверждена встречаемость в Черном море 42 видов трематод. Список известных для этого водоема трематод дополнен 4 видами, 2 из которых описаны в качестве новых для науки. 3 рода трематод впервые отмечены в Черном море. Расширен круг известных дефинитивных хозяев для 18 видов сосальщиков. Получены первые сведения о трематодах 7 видов черноморских рыб.

Впервые полностью расшифрован жизненный цикл трематоды *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) (Opecoelidae) в Черном море; 8 видов рыб отмечены в качестве новых хозяев этого паразита.

На примере ПС, образуемой *H. fasciata*, впервые комплексно исследованы структура и особенности функционирования паразитарных систем трематод в биоценозах прибрежной зоны Черного моря. Впервые установлены и изучены особенности репродуктивной стратегии гемипопуляции (ГП) партенит трематод при использовании короткоживущего моллюска-хозяина, а также ГП марит – при ее распределении в параксенных хозяевах разной степени облигатности. Данные о гостальной изменчивости морфологических показателей и фенетической структуры ГП марит *H. fasciata* являются первым опытом анализа этих показателей на трематодах рыб. Описанный для *H. fasciata* тип динамики численности ГП марит, характеризующийся круглогодичным ее пополнением, для трематод морских рыб ранее известен не был. Получены первые сведения о гостальной изменчивости плодовитости марит трематод черноморских рыб, установлено существование опосредованной регуляции численности ГП марит по принципу отрицательной обратной связи. Впервые изучены механизмы разделения ниш и характер взаимоотношений между членами сообщества кишечных трематод морских рыб. Предложен и апробирован новый подход к оценке степени облигатности параксенных окончательных хозяев гельминтов.

Теоретическое и практическое значение работы. Полученные результаты вносят вклад в изучение фауны, систематики, популяционной биологии трематод рыб, а также путей циркуляции этих гельминтов в прибрежной зоне Черного моря.

Данные о видовом составе трематод черноморских рыб могут быть использованы при мониторинге паразитологической ситуации в черноморских экосистемах, а также искусственном разведении и интродукции рыб в Черное море. Сведения об особенностях структуры и механизмах устойчивого функционирования ПС *Helicometra fasciata* могут быть использованы при разработке курсов лекций для студентов ВУЗов по экологии, частной и общей паразитологии, гидробиологии.

Личный вклад соискателя. Материал, положенный в основу диссертационной работы, собран, обработан и проанализирован автором самостоятельно. Видовое определение трематод, описанных в качестве новых для науки, выполнено при помощи ведущих специалистов в области систематики трематод – д.б.н., проф. А.В. Гаевской и д-ра Д. Гибсона (Великобритания). Вклад соискателя в работы, опубликованные в соавторстве, состоит в постановке задач исследования, самостоятельном сборе и обработке материалов, совместном обсуждении результатов и написании статей.

Апробация результатов диссертации. Результаты диссертационной работы доложены на научно-практической конференции паразитологов (Киев, 1999), конференциях молодых ученых “Понт Эвксинский-2000” (Севастополь, 2000) и “Понт Эвксинский-2001 (Севастополь, 2001), чтениях памяти В.А. Водяницкого (Севастополь, 2001 г.), на заседаниях отдела экологической паразитологии ИнБЮМ НАН Украины; были представлены в форме тезисных докладов на YII Европейском мультиколлоквиуме по паразитологии (Парма, Италия, 1996), 31 Европейском симпозиуме по морской биологии (Санкт-Петербург, Россия, 1996), международной конференции Балтийского общества паразитологов “Экологическая паразитология на рубеже веков” (Санкт-Петербург, Россия, 2000); международной конференции “Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем” (Мурманск, Россия, 2001).

Публикации. Основные результаты диссертационного исследования изложены в 10 статьях, опубликованных в рекомендованных ВАК Украины специализированных научных изданиях, а также 8 тезисах (из них 5 статей и 4 тезисов – без соавторов).

Структура и объем работы. Диссертационная работа изложена на 202 стр. машинописного текста и состоит из вступления, пяти разделов, выводов и списка использованных литературных источников, включающего 288 наименований. Текст иллюстрирован 20 таблицами и 55 рисунками. В приложениях общим объемом 30 стр. помещено 16 таблиц и 5 рисунков.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ПАРАЗИТАРНЫЕ СИСТЕМЫ ГЕЛЬМИНТОВ РЫБ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

В разделе рассмотрены основные исторические этапы развития популяционно-паразитологического направления исследований и формирования представлений

о ПС. Проанализированы сведения, содержащиеся в 113 литературных источниках. Показана необходимость расшифровки жизненных циклов трематод черноморских рыб, а также углубленных исследований в области популяционной биологии этой группы паразитических организмов и, в первую очередь, – изучения образуемых ими ПС.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для настоящего исследования собран в 1994 - 2001 гг. у крымского побережья Черного моря (м. Тарханкут, м. Лукулл, Балаклава, Евпатория, Кача, Карадаг, бухты Севастополя: Казачья, Карантинная, Мартынова, Песочная, Стрелецкая). Бухты, в которых проводились исследования ПС *H. fasciata*, расположены на незначительном удалении друг от друга и не разделены искусственными преградами. Всего обследовано 2 679 экземпляров рыб 56 видов, относящихся к 27 семействам, а также 2 076 моллюсков 20 видов (среди которых 1 557 *Gibbula adriatica*) и 726 креветок 2 видов (среди которых 703 *Palaemon elegans*). Вскрывали свежевыловленных хозяев, без их предварительной фиксации. Определение рыб выполнено по А.Н. Световидову (1964) и Т.С. Рассу (1993), креветок и моллюсков – по “Определителям фауны Черного и Азовского морей” (1968, 1972).

Строение фаз жизненного цикла *H. fasciata* исследовали на живых и анестезированных нагреванием объектах, а также на изготовленных по стандартной методике (Быховская-Павловская, 1969) тотальных бальзамовых препаратах. Предварительную фиксацию марит производили 70° спиртом под покровным стеклом, без прессования. При камеральной обработке материала использовали микроскопы МБС-10, МБИ 11У4.2, БИОЛАМ Д-12 и рисовальный аппарат РА-4. Для видового определения трематод привлечены определители и монографии (Определитель паразитов…, 1975; Скрябин, 1958; Yamaguti, 1971), а также работы отечественных и зарубежных авторов по систематике отдельных таксонов трематод (Гаевская, 1996; Bartoli et al., 1989; Gibson, Bray, 1982 и др.). Зараженность хозяев характеризовали величинами индекса обилия (ИО), а также экстенсивности и средней интенсивности инвазии (Margolis et. al., 1982).

Анализ морфологической изменчивости марит рода *Helicometra* произведен на серии из 6 выборок (25 экз. каждая) зрелых марит длиной 1,3 – 1,5 мм от хозяев, выловленных в теплый период года. Зависимость средней плодовитости марит и доли зрелых особей от численности локальной гемипопуляции изучена на материале от рулен, выловленных в теплый (весна – осень) период года.

Статистическая обработка полученных данных и оценка достоверности различий проведены по общепринятым методикам (Животовский, 1982; Захаров, 1982; Песенко, 1982; Лакин, 1990; Levins, 1968; Shoener, 1984). Расчет площадей проекций тела и гонад марит *H. fasciata* на контурных рисунках выполнен при помощи программы Auto CAD. Для расчета величин потоков инвазии, регулируемых парак-

сенными окончательными хозяевами, использована модифицированная нами методика Холмса – Контримавичуса – Атрашкевича, позволяющая определять величину потока яиц гельминта от популяции окончательного хозяина каждого вида ($D_{вых.f}$) по формуле $D_{вых.f} = ИО_{зрел.} \times N_{отн.} \times F_{отн.}$, где $ИО_{зрел.}$ — индекс обилия зрелых марит, $N_{отн.}$ — относительная численность хозяев данного вида, $F_{отн.}$ — индекс зрелости марит (отношение количества яиц в матке к длине тела червя).

В работе использован терминологический аппарат, разработанный В.Н. Беклемишевым (1970), уточненный А.И. Грановичем (1996), а также А.А. Добровольским с соавторами (1994).

ВЫБОР МОДЕЛЬНОГО ОБЪЕКТА

Основными требованиями, предъявляемыми к “модельной” ПС, являются сбалансированность и стабильность, а также высокая численность всех фазовых группировок паразита. Для выбора удовлетворяющей этим условиям ПС трематод необходимо было, в первую очередь, исследовать современный состав трематодофауны рыб, обитающих у крымского побережья Черного моря. Мы обследовали 60 % от всей фауны морских рыб Черного моря и 69 % – от фауны рыб, зарегистрированных у берегов Крыма (Световидов, 1964; Расс, 1993). В результате было установлено, что современная трематодофауна черноморских рыб в районе исследований насчитывает 46 видов, относящихся к 37 родам 19 семейств.

Список трематод черноморских рыб дополнен 4 видами, 2 из которых описаны в качестве новых для науки. 3 рода трематод (*Aphallus, Peracreadium* и *Pseudobacciger*) и 2 вида (*Pseudobacciger harengulae* и *Aphallus tubarium*) впервые отмечены в Черном море. Подтверждена встречаемость в Черном море 42 видов трематод. Значительно расширен круг дефинитивных хозяев для 18 видов сосальщиков; получены первые сведения о трематодах 7 видов черноморских рыб.

Анализ встречаемости трематод у обследованных рыб показал, что наиболее характерен для них вид *Helicometra fasciata* (Rud., 1819): эти трематоды найдены нами у рыб 21 вида, 8 из которых – новые для нее хозяева. Всего же, с учетом наших исследований, в качестве окончательных хозяев трематод этого вида отмечены 32 вида черноморских рыб из 18 родов. Согласно литературным и собственным данным, мариты *H. fasciata* регулярно (и нередко – в значительных количествах) отмечаются у 41% придонно-пелагических и 41,7% донных черноморских рыб. Окончательные хозяева *H. fasciata* – преимущественно хищники и эврифаги, основу питания которых составляют бентосные и нектобентосные ракообразные. Очевидно, что образуемая этой трематодой ПС приурочена к биоценозам прибрежной зоны Черного моря, что обусловлено особенностями экологических связей хозяев всех фаз развития *H. fasciata*. Исходя из изложенного, мы выбрали эту ПС в качестве объекта исследования.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ТРЕМАТОДЫ *HELICOMETRA FASCIATA* (RUD., 1819) В УСЛОВИЯХ ЧЕРНОГО МОРЯ

В результате проведенных нами исследований спонтанного заражения моллюсков прибрежных биоценозов впервые полностью расшифрован жизненный цикл трематоды *H. fasciata* в Черном море. Установлено, что он осуществляется по триксенному типу с участием одной свободноживущей личинки – церкарии. Первым промежуточным хозяином этой трематоды служит черноморский брюхоногий моллюск *Gibbula adriatica* (Phil.), в котором формируются материнская, а затем дочерние спороцисты. Выполнено описание и приведены рисунки 5 морфологических типов дочерних спороцист *H. fasciata*, различаемых по составу их потомства. У самых молодых особей (I тип, 0,140—0,252 х 0,070—0,084 мм) шизоцель щелевидная, зародышевых шаров в ней нет. У более зрелых спороцист (II тип, 0,238—1,064 х 0,070—0,126 мм) полость тела заполнена исключительно зародышевыми шарами. Особи, содержащие наряду с зародышевыми шарами эмбрионы церкарий или спороцист «внучатого» поколения, отнесены нами к III типу (0,560—1,302 х 0,126—0,196 мм); заметим, что находившиеся в их зародышевой полости “внучатые” партениты имели узкую шизоцель и никогда не содержали зародышевых шаров. В составе потомства дочерних спороцист IV типа (0,308—1,960 х 0,140—0,350 мм), наряду с эмбрионами церкарий и/или зародышевыми шарами, имеется хотя бы одна полностью сформированная церкария. Партенит размерами 0,392—2,010 х 0,154—0,742 мм, шизоцель которых была заполнена исключительно находящимися на разных стадиях развития церкариями, включая и зрелых личинок с темным экскреторным пузырем, мы отнесли к V морфологическому типу. В диссертационной работе приведено описание различных стадий развития церкарии *H. fasciata*. Зрелые личинки этой трематоды идентичны *Cercaria caradagi* Dolgikh, 1966, описанной от близкородственного хозяина, *Gibbula divaricata* (L.), из района Карадага. Это дает основание предположить, что в Черном море трематода *H. fasciata* может использовать в качестве 1-х промежуточных хозяев различных представителей рода *Gibbula.*

Вторые промежуточные хозяева *H. fasciata* – креветки *Palaemon elegans* и *P. adspersus*. Экспериментально установлено, что в мускулатуре *P. elegans* при температуре морской воды, обычной в районе исследований для середины лета (+ 20–23°С), метацеркария *H. fasciata* достигает инвазионности примерно за 20 дней. Тем не менее, значительные различия предельных значений размеров тела и органов метацеркарий (так, их длина колеблется от 0,240 до 1,190 мм) свидетельствуют о способности этих личинок к росту на протяжении всего периода пребывания в мускулатуре второго промежуточного хозяина.

Детально описан морфологический облик марит *H. fasciata*, отмечены его особенности у червей из разных хозяев. Указаны ранее не отмечавшиеся вариации положения нижней границы бурсы, формы и взаимного расположения гонад; протяженности и структуры желточных полей, а также формы их верхней границы;

описан случай аномалии желточников – недоразвитие одного из полей. Отмечены значительные различия предельных размеров тела и органов марит, находящихся на одной и той же стадии развития: так, длина тела ювенильных особей варьирует от 0,331 до 2,139 мм, зрелых – от 0,414 до 3,795 мм.

ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПАРАЗИТАРНОЙ СИСТЕМЫ ТРЕМАТОДЫ *HELICOMETRA FASCIATA* (RUD., 1819) В ПРИБРЕЖНЫХ БИОЦЕНОЗАХ ЧЕРНОГО МОРЯ

Анализ фазовой структуры жизненного цикла *H. fasciata* позволил выделить в составе ПС, формируемой этой трематодой, ряд подсистем. Каждая из них характеризуется своеобразием фазы развития паразита и набора сред его обитания, типа перехода инвазионного начала в следующую подсистему, а также способов решения задачи обеспечения устойчивости как подсистемы, так и ПС в целом.

Подсистема “гемипопуляция партенит — первый промежуточный хозяин”. Развитие паразита в рамках данной подсистемы начинается с момента внедрения мирацидия в ткани моллюска-хозяина и формирования материнской спороцисты. Конечный результат функционирования этого звена ПС *H. fasciata* – формирование зрелых церкарий и дисперсия их во внешней среде.

Поскольку в жизненном цикле *H. fasciata* материнская спороциста быстро сменяется дочерними, мы рассматривали спороцисты обоих типов в составе единой ГП партенит. Дочерние спороцисты локализуются в гонадах *G. adriatica*. Изучение гистологических препаратов срезов через гонаду зараженных моллюсков показало, что на ранних этапах формирования локальных микрогемипопуляций (ЛМГП) спороцист возможно развитие незначительного количества половых клеток моллюсков. Тем не менее, зрелые ЛМГП дочерних спороцист всегда кастрируют моллюсков-хозяев полностью. Поскольку ГП партенит *H. fasciata* представляет собой совокупность ЛМГП, распределенных среди 10 ± 0,2% популяции гиббул, ежегодно 1/10 часть популяции этих моллюсков практически полностью исключается из воспроизводства.

Состав потомков дочерних партенит *H. fasciata* свидетельствует об асинхронности их размножения: в полости тела одной и той же особи одновременно могут находиться (в различных сочетаниях и соотношениях) неоформленные зародышевые шары, «внучатые» спороцисты, разновозрастные эмбрионы церкарий и зрелые личинки. Сезонная динамика качественного состава потомства дочерних спороцист выражена отчетливо (рис. 1). В период с декабря по март эмбрионы церкарий отсутствовали в потомстве спороцист, отмеченные в декабре зрелые личинки были единичны. Очевидно, что в зимний период развитие церкарий блокируется. Соответственно, нагрузка на организм хозяина со стороны ЛМГП спороцист в этот критический период минимальна. Формирование спороцист “внучатого” поколения у *H. fasciata* приурочено к периоду, когда температура морской воды в районе ис-

следований не превышала 11°С. Вероятно, дочерние спороцисты способны отрождать

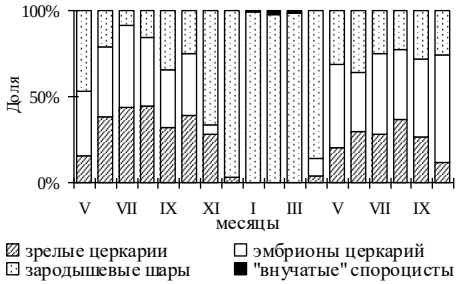


Рис. 1. Сезонные изменения состава потомства дочерних спороцист *Helicometra fasciata*

особей “внучатого” поколения лишь в начальный период размножения, переходя впоследствии на продукцию церкарий. Вторичного переопределения характера потомства каждой отдельной спороцисты, очевидно, не происходит, что определяется одногодичным жизненным циклом хозяина и согласуется с отсутствием в наших сборах спороцист, которые одновременно содержали бы как церкарий (или их эмбрионы), так и особей “внучатого” поколения.

В целом, объемы эндогенной аггломерации у *H. fasciata* крайне незначительны. Молодые (численностью менее 100 экз.) ЛМГП партенит отмечались нами вплоть до февраля. Судя по данным о составе потомства дочерних спороцист (см. рис. 1), максимальной зарегистрированной нами численности ЛМГП (не более 400 экз.) и среднем числе потомков в одной спороцисте в конце осени (15-20 экз.), особи “внучатого” поколения развиваются не более чем из 2% зародышевых шаров. Максимальное за весь период наблюдений количество зародышевых шаров в одной спороцисте было равно 70. Сопоставив эту цифру с количеством одновременно находящихся в спороцисте зрелых церкарий (до 19 экз.) и их эмбрионов (58 экз.), а также спороцист “внучатого” поколения (7 экз.), мы сделали вывод, что абсолютное большинство зародышевых шаров, закладывающихся в дочерних спороцистах на протяжении годового цикла, дифференцируется в личинок гермафродитного поколения. Указанное обстоятельство отличает *H. fasciata* от изученных в этом отношении трематод, первые промежуточные хозяева которых – долгоживущие моллюски (Мачкевский, 1982; Русанов, Галактионов, 1984; Атаев, Добровольский, 1990 и др.) и трактуется нами как специфическая адаптация к использованию некрупного короткоживущего хозяина, каковым и является *G. adriatica*. При заражении таких моллюсков отсутствует необходимость в периодическом возобновлении численности ЛМГП партенит; отбор благоприятствует ее поддержанию в оптимальных пределах.

ГП партенит распределена среди *G. adriatica* неравномерно: заражены преимущественно моллюски старших размерных групп. Поскольку во все сезоны года в таких моллюсках обычно находятся также и наиболее многочисленные ЛМГП

спороцист, именно они несут основную нагрузку по поддержанию численности ГП партенит *H. fasciata* и обеспечению эмиссии церкарий.

Подсистема "гемипопуляция церкарий — внешняя среда". В период между выходом из моллюска и заражением второго промежуточного хозяина церкарии *H. fasciata* являются свободноживущими бентосными организмами, ГП которых взаимодействует непосредственно с внешней средой. Сроки существования и численность ГП церкарий зависят от продолжительности эмиссии, ее ритма и объемов, продолжительности жизни и особенностей поведения церкарий во внешней среде, наличия и численности гидробионтов-элиминаторов. Основной результат функционирования рассматриваемой подсистемы – заражение 2-го промежуточного хозяина.

Длительность периода эмиссии церкарий определяется особенностями сезонной динамики состава ГП спороцист (см. рис. 1). Соответственно, ГП церкарий присутствует в прибрежной зоне Черного моря на протяжении большей части года. В условиях естественной освещенности церкарии *H. fasciata* демонстрируют ультрациркадный ритм эмиссии с двумя пиками – с 22.00 до 24.00 и с 2.00 до 4.00 (рис. 2), во время которых осуществляется 44% среднесуточной эмиссии. В целом, за 12 часов, с 18.00 до 6.00 утра следующего дня, из зараженных моллюсков выходит более 90%

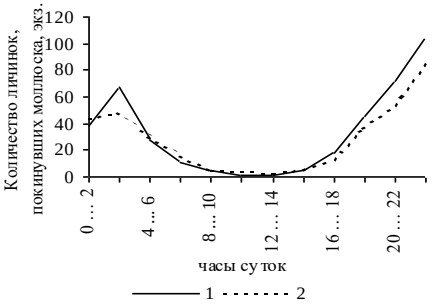


Рис. 2. Динамика суточной эмиссии церкарий *Helicometra fasciata* в условиях естественного освещения (кривая 1) и в темноте (кривая 2)

всех церкарий, покидающих их за одни сутки. Очевидно, что выработке адаптаций, направленных на совмещение ритмов выхода церкарий и активности заражаемых ими животных, способствовал узкий круг дополнительных хозяев *H. fasciata* – 2 вида креветок р. *Palaemon*, пик активности которых приходится на темное время суток (Маккавеева, 1979).

Среднесуточный объем эмиссии церкарий возрастает соответственно росту степени зрелости ЛМГП спороцист, оцениваемой по ее численности и среднему числу зрелых личинок в спороцисте.

Он существенно не зависит от длины светового дня (см. рис. 2), однако низкая температура воды угнетает выход зрелых личинок из моллюска, снижая его в 20 и более раз. Тем не менее, эффект кратковременного воздействия субоптимальных температур обратим. Так, моллюск *G. adriatica*, содержавшийся в течение недели в

холодильнике при + 7°С, эмитировал в этот период в среднем 4,86 церкарий в сутки; затем он был помещен в воду комнатной (+18 °С) температуры и в течение последующих суток его покинуло 46 личинок.

Кривая выживания церкарий *H. fasciata* соответствует «выпуклой» кривой I типа (Одум, 1975). В эксперименте, при температуре +18,5–20 °С все личинки оставались живыми в течение первых двух суток. 50 % личинок погибло через 96 ч после выхода из моллюска. Максимальная продолжительность жизни церкарий составила 144 ч, до этого возраста доживает только 3,9% церкарий. Таким образом, поскольку длительность жизни церкарий *H. fasciata* превышает период между двумя максимумами эмиссии, на протяжении всего периода выхода этих личинок из моллюсков-хозяев ГП церкарий присутствует в прибрежных биоценозах круглосуточно.

Описан комплекс типично “засадных” (термин В.В. Прокофьева) поведенческих реакций церкарий *H. fasciata*, используемых ими для заражения второго промежуточного хозяина. Поскольку большинство метацеркарий локализуется в торакальной мускулатуре креветок *P. elegans*, мы предполагаем, что личинки реагируют на респираторные токи воды этих хозяев.

Экспериментально установлена возможность элиминации церкарий *H. fasciata* 5 видами ракообразных, типичными для биоценоза цистозиры; наиболее активными элиминаторами оказались амфиподы *Marinogammarus olivii* и *Jassa* sp.

Подсистема “гемипопуляция метацеркарий — второй промежуточный хозяин”. Эта подсистема обеспечивает развитие *H. fasciata* от церкарии до инвазионной метацеркарии. Основной результат ее функционирования – аккумуляция личинок в хозяине и достижение ими инвазионного состояния. Мы ограничились рассмотрением взаимодействий ГП метацеркарий *H. fasciata* только с креветками *Palaemon elegans*, поскольку непосредственно в районе исследований многочисленны только представители этого вида. Кроме того, по нашим данным, зараженность *P. elegans* метацеркариями *H. fasciata*, оцениваемая по индексу обилия, в 15 раз выше, чем *P. adspersus*.

Стабилизация систем “метацеркарии – особь хозяина” достигается формированием вокруг паразитов цист и капсул. Исследование гистологических препаратов срезов, выполненных через разновозрастные инцистированные метацеркарии *H. fasciata*, показало, что паразитирование живых личинок не вызывает в окружающей их мышечной ткани креветок генерализованной воспалительной реакции или явлений лизиса – даже в случаях исключительно высокой зараженности хозяев. Плотность скоплений гемоцитов в непосредственной близости от погибших цист, напротив, исключительно высока. Поскольку погибшие личинки обычно встречались в самых мелких цистах и ни одна из них не имела предельных для вида размеров, мы считаем, что элиминация метацеркарий *H. fasciata* происходит только на ранних

этапах их развития. Масштабы элиминации невелики: погибает не более 2% внедрившихся личинок; связи между количеством метацеркарий в одном хозяине и долей элиминированных личинок мы не обнаружили. Прижившиеся метацеркарии, очевидно сохраняются в теле креветки в течение всей ее жизни.

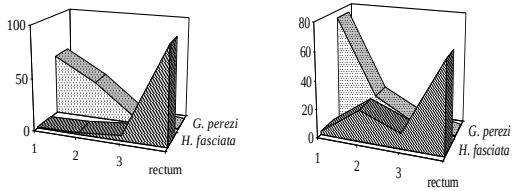
Основная часть ГП метацеркарий сосредоточена в креветках-годовиках, в разные сезоны года аккумулирующих от 65 до 97% инвазионного начала. Более крупные размеры и особенности поведения самок креветок делают их более значимым, по сравнению с самцами, каналом передачи инвазионного начала в следующую подсистему ПС *H. fasciata*: в самках аккумулируется более 80% ГП метацеркарий. Ход сезонных изменений показателей зараженности метацеркариями у самок и самцов *P. elegans*, тем не менее, оказался одинаковым.

По собственным и литературным (Световидов, 1964; Маккавеева, 1979) данным, максимальная численность в прибрежных биоценозах и активность креветок *P. elegans* и рыб – окончательных хозяев *H. fasciata* синхронизированы во времени. Это обеспечивает переход инвазионного начала, по трофической цепи, в следующую подсистему.

Подсистема “гемипопуляция марит — дефинитивные хозяева”. В рамках этой подсистемы осуществляется развитие *H. fasciata* от метацеркарий до особей гермафродитного поколения. Основная ее функция – обеспечение оптимальных для устойчивого функционирования ПС объемов дисперсии яиц. Переход инвазионного начала в следующую подсистему происходит пассивно.

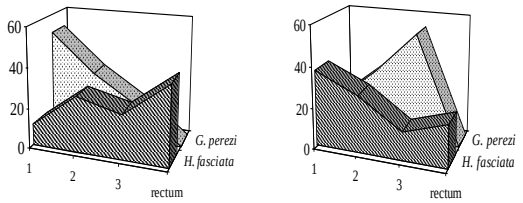
Поскольку локальные гемипопуляции марит, составляющие рассматриваемую ГП, подвержены, в первую очередь, биотическим воздействиям, мы попытались оценить степень влияния на *H. fasciata* марит трематод других видов – на примере сообщества кишечных трематод рулены.

Установлено, что пространственные ниши, занимаемые парами видов “*H. fasciata – Gaevskayatrema perezi*” и “*H. fasciata – Proctoeces maculatus*”, частично перекрываются. Поскольку пик численности *H. fasciata* приходится на осень, *G. perezi* – на зимний период, а *P. maculatus* – на весну, перечисленные пары видов разделяют общую пространственную нишу во времени. Кроме того, во все сезоны года наиболее плотные скопления *H. fasciata* и *G. perezi* максимально разобщены в пространстве (рис. 3).



А **Б**

В пользу отсутствия отрицательных взаимодействий между *H. fasciata* и *G. perezi* говорит также тот факт, что на пике численности каждого из них нами отмечены максимальные показатели не только ширины ниши, но



В **Г**

Рис. 3. Сезонные изменения распределения марит *Helicometra fasciata* и *Gaevskayatrema perezi* по кишечнику рулен *Symphodus tinca*.
А – весна, Б – лето, В – осень, Г – зима

и степени их перекрываемости.

Для пары видов «*H. fasciata – P. maculatus*», общим местообитанием которых является преанальная ампула, основной способ разделения пространственной ниши – несовпадение периодов максимальной численности. Не выявлено значимых различий между величинами интенсивности поражения преанальной ампулы рулен трематодами каждого из этих видов при совместной инвазии и заражении каким-либо одним из них.

Для каждой из рассмотренных пар частота совместных встреч трематод разных видов в общих местообитаниях незначительно ниже или равна частоте, ожидаемой для случая независимого их распределения по кишечнику хозяина. Таким образом, благодаря разделению во времени и пространстве ниш, занимаемых изученными видами трематод, у них отсутствуют проявления межвидовой конкуренции.

Характернейшая черта жизненного цикла *H. fasciata* – параксеноз на стадии мариты, обусловливающий полиморфностьПС в целом. Это обстоятельство заставляет выделять в пределах ГП марит парагемипопуляции (ПГП), приуроченные к каждому из окончательных хозяев.

Выполненный нами анализ вклада отдельных признаков в формирование морфологической разнородности марит рода *Helicometra* позволил сделать вывод, что изученные гостальные группировки марит *H. fasciata*, а также близкого вида, *H. pulchella*, гомогенны по характеру изменчивости большинства пластических и, в несколько меньшей степени, – относительных признаков. Наиболее изменчивыми показателями оказались размеры гонад и их относительные площади (Cv = 17 ÷ 48), индекс зрелости (отношение количества яиц в матке к длине тела червя) и общее количество яиц (Cv > 50). Это свидетельствует о наивысшей чувствительности к воздействиям среды именно половой системы хеликометр.

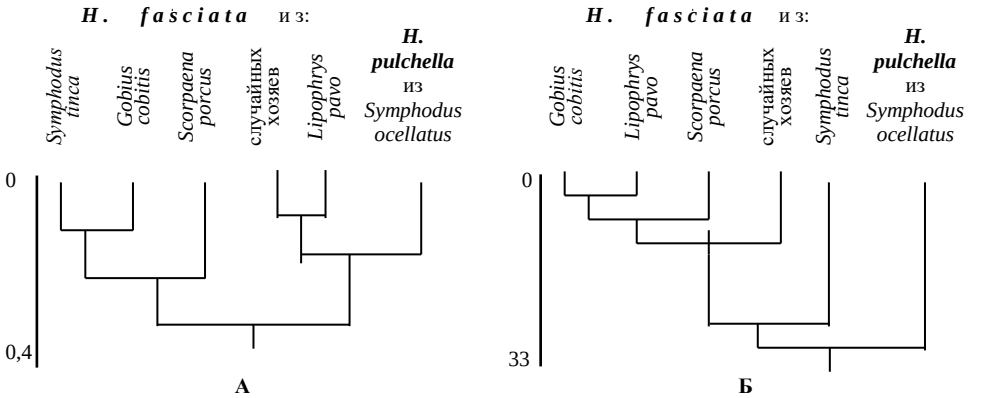


Рис. 4. Дендрограммы сходства морфологического облика марит рода *Helicometra* из разных парагемипопуляционных группировок по пластическим (**А**) и относительным (**Б**) признакам (мера сходства – дистанция по евклидову расстоянию)

Сравнение морфологических дистанций между выборками из нескольких ПГП марит по комплексу пластических признаков (рис. 4А) показало, что *H. fasciata* из хозяев более высокой степени облигатности (рулены, бычка-змеи, налима) составляют тесно связанный кластер. Черви из менее предпочитаемых хозяев (собачки-павлина и случайных) также фенотипически сходны и составляют отдельный кластер. Анализ сходства по комплексу относительных признаков (рис. 4Б) выделил наиболее своеобразную группировку – червей, паразитирующих в наиболее зараженном хозяине, рулене. Маркерами гостальных группировок марит *H. fasciata* могут служить такие морфофизиологические индикаторы, как относительная площадь проекции гонад, относительная длина желточных полей и индекс зрелости.

Нами впервые указаны 4 фена признаков расположения и формы элементов половой системы марит трематод *Helicometra fasciata* и выполнен фенетический анализ степени сходства ПГП-группировок марит этого вида. Показательно, что по комплексу значений частот фенов все пары группировок достоверно (по I-критерию идентичности Животовского) отличаются друг от друга при 1%-ном уровне значимости (рис. 5).

Установлено, что по форме гонад и характеру верхней границы желточных

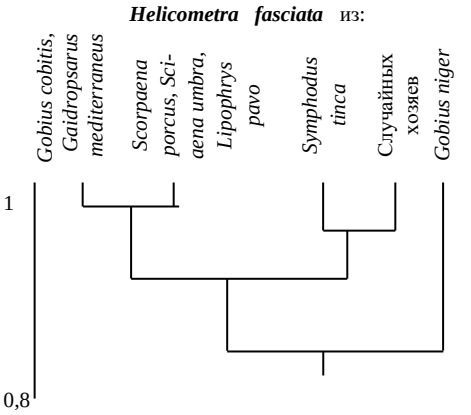


Рис. 5. Дендрограмма сходства гостальных группировок марит *Helicometra fasciata* по сумме частот рассмотренных альтернативно варьирующих признаков (мера сходства – показатель Животовского, r)

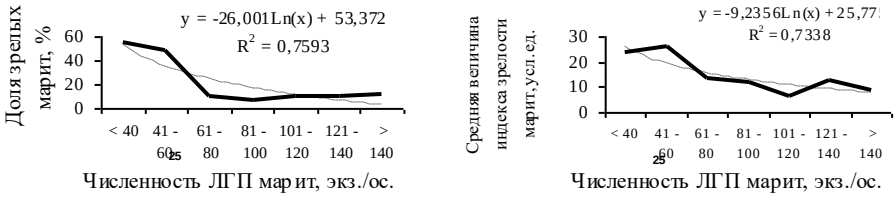
полей в ГП марит *H. fasciata* существуют гостальные экоформы, причем черви из наиболее зараженного и случайных хозяев максимально близки фенетически.

По нашим данным, мариты из наиболее зараженного хозяина, рулены, и из прочих хозяев представлены двумя различными экоформами.

Экоформа марит *H. fasciata*, характерная для умеренно зараженных облигатных хозяев, характеризуется наивысшей плодовитостью, минимальной вариабельностью морфологических признаков, а также самым высоким процентом реализации фенофонда.

Черви, паразитирующие в случайных хозяевах, заражаемых спорадически и неинтенсивно (ИО *H. fasciata* < 1), представляют собой ее балансирующий вариант, для которого характерна повышенная изменчивость морфологических признаков и более низкая плодовитость. Существование различных морфологических вариантов марит *H. fasciata* имеет вполне понятный биологический смысл, поскольку обеспечивает реализацию оптимальной для конкретных условий репродуктивной стратегии ГП. Так, при использовании наиболее интенсивно заражаемого (ИО = 43,9 экз./ос.) облигатного хозяина, рулены, эта стратегия направлена на максимальное увеличение числа зрелых особей, сопровождающееся угнетением размеров как тела, так и гонад червей (они занимают 9,4 ± 0,4 % от площади проекции тела) при сопутствующем сокращении количества продуцируемых одной маритой яиц (индекс зрелости марит 17,6 ± 2,2). В умеренно (ИО = 4,0 ÷ 28,3 экз./ос.) зараженных облигатных хозяевах (морском ерше, налиме, собачке-змее, темном горбыле, собачке-павлине) развивается меньшее количество червей, но обладающих относительно более мощно развитой половой системой (площадь проекции гонад 12,5 ± 0,4 % площади проекции тела) и высокой индивидуальной плодовитостью (индекс зрелости 26,4 ± 1,7). Среда случайных хозяев (11 видов рыб, ИО < 1) не способствует развитию генеративных элементов паразитирующих у них немногочисленных марит H. *fasciata* (гонады занимают всего 10,4 ± 0,6% площади тела, индекс зрелости = 18,5±3,3).

Очевидно, у *H. fasciata* существует эндогенный механизм регуляции численности ГП марит. Увеличение численности ЛГП замедляет созревание марит (рис. 6) и подавляет производство яиц. Таким образом, мы имеем дело с проявлением известного в экологии “эффекта скучивания”. В результате происходит стабилизация данного звена ПС на выводе во внешнюю среду количества яиц, оптимального для конкретного биоценоза, с присущими именно ему видовым составом и численностью хозяев.



А **Б**

Рис. 6. Зависимость доли зрелых особей (**А**) и плодовитости (**Б**) марит *Helicometra fasciata* от численности локальной гемипопуляции (на примере ПГП из рулены)

Выраженная гостальная изменчивость ГП марит *H. fasciata*, а также различия численности и особенности репродуктивной стратегии ПГП-группировок марит требуют оценить значимость популяций окончательных хозяев разных видов в поддержании ПС этой трематоды.

В конечном итоге, подсистема “ГП марит – дефинитивные хозяева” эффективно регулирует численность паразитов во всей ПС путем изменения количества выводимых в среду яиц. Учитывая, что основным результатом функционирования

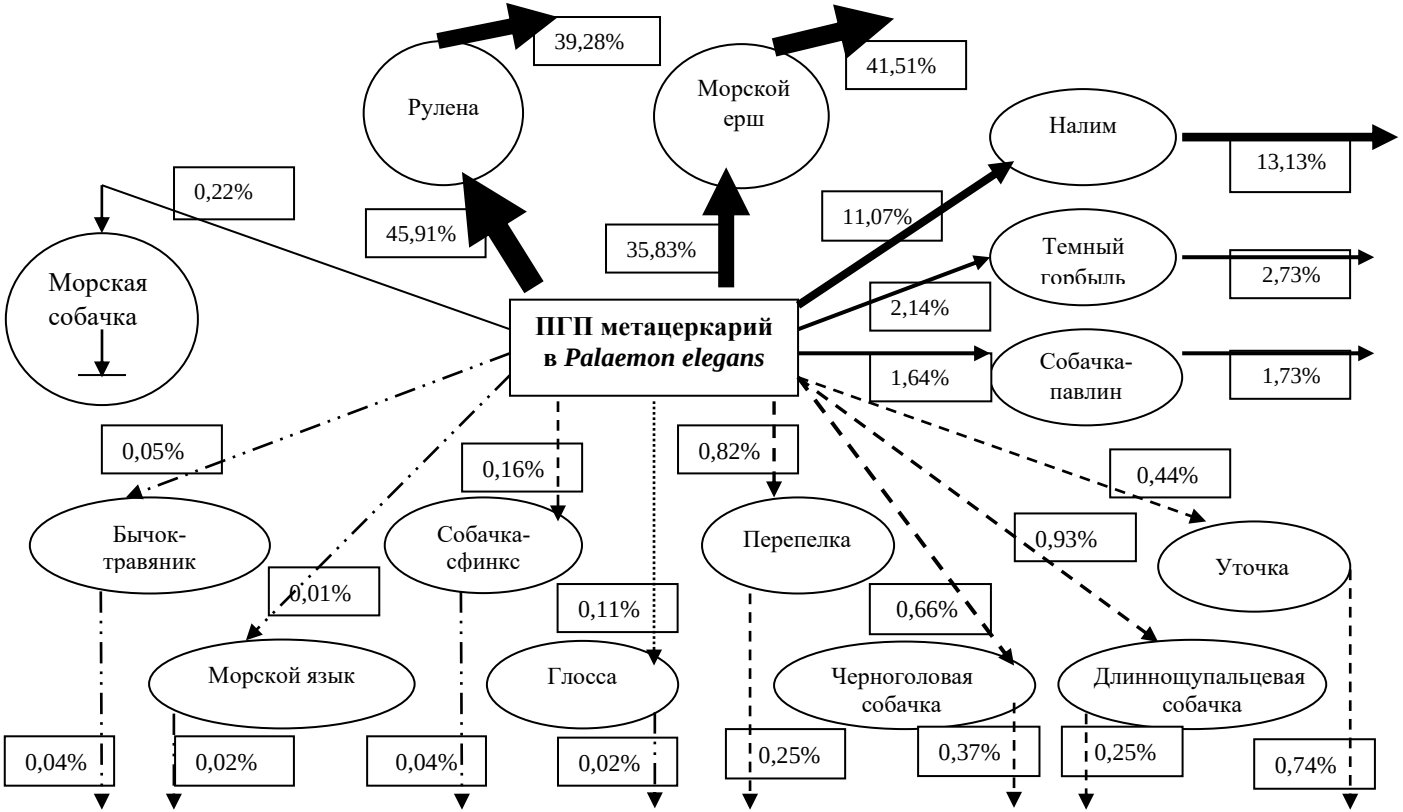


Рис. 7. Блок-схема потоков инвазии через различные звенья подсистемы «гемипопуляция марит – окончательные хозяева *H fasciata*», составленная с учетом различий в плодовитости марит из разных ПГП-группировок

рассматриваемого звена ПС является дисперсия яиц, для количественной оценки степени облигатности параксенных окончательных хозяев *H. fasciata* мы применили новый подход, основанный на сравнении их вклада в обеспечение именно этой функции подсистемы. Для соответствующих расчетов используется модифицированная нами методика Холмса – Контримавичуса – Атрашкевича. Выполненные нам расчеты показали, что без учета различий в плодовитости марит из разных хозяев единственным основным дефинитивным хозяином *H. fasciata* следовало бы считать рулену, поскольку поток инвазии от популяции этого хозяина составил бы 46% общей величины. С учетом же обозначенных выше различий можно сделать вывод о примерно одинаковой значимости рулены и морского ерша как окончательных хозяев *H. fasciata* (рис. 7): при их участии формируется, соответственно, 39,3 и 41,5% ГП яиц. Значимость рулены определяется крайне высокой зараженностью *H. fasciata*, морского ерша – его исключительно высокой численностью в сочетании с повышенной плодовитостью развивающихся в нем марит. Морского налима, темного горбыля и собачку-павлина, обеспечивающих формирование 18% ГП яиц *H. fasciata*, следует считать второстепенными облигатными хозяевами. 8 видов черноморских рыб, в совокупности регулирующих менее 2% потока инвазии, могут быть отнесены к категории случайных хозяев *H. fasciata*. Морская собачка, в которой мы находили только разноразмерных ювенильных марит *H. fasciata*, – абортивный хозяин для этой трематоды. Особо отметим, что наивысшие среди изученных ПГП значения доли асимметричных особей (13,3%) и показателя дисперсии флуктуирующей асимметрии (0,004) марит *H. fasciata* в ПГП из рулены не позволяют считать среду 1-го порядка, предоставляемую этим хозяином, оптимальной. Наиболее стабильно развитие марит осуществляется в умеренно зараженном морском ерше (соответственно, 4,4% и 0,001), у червей из прочих хозяев эти показатели имеют промежуточные значения.

Подсистема “гемипопуляция яиц — внешняя среда”. Выметанные маритами *H. fasciata* яйца, содержащие мирацидиев, формируют ГП, непосредственно взаимодействующую с внешней средой. Основной результат функционирования этой подсистемы ПС – заражение первого промежуточного хозяина. Ее устойчивость и пассивный переход инвазионного начала в следующую подсистему обеспечиваются двумя факторами: наличием у яиц филаментов, способствующих их заякориванию на талломах водорослей, в результате чего ЛГП яиц формируется в микростациях, предпочитаемых первыми промежуточными хозяевами *H. fasciata*; и длительным существованием ГП яиц в прибрежной зоне моря, что обусловлено использованием этим паразитом широкого спектра окончательных хозяев, различающихся продолжительностью и сроками пребывания в прибрежных биоценозах, а также предпочитаемыми местообитаниями.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что современная фауна трематод рыб, обитающих у черноморского побережья Крыма, представлена 46 видами, относящимися к 37 родам 19 семейств. Описано 2 новых для науки вида трематод; 2 вида (*Pseudobacciger harengulae* и *Aphallus tubarium*) и 3 рода (*Aphallus, Peracreadium* и *Pseudobacciger*) впервые отмечены в Черном море. 18 видов трематод найдены у новых хозяев. Получены первые сведения о трематодах 7 видов черноморских рыб.

2. Впервые полностью расшифрован жизненный цикл трематоды *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) в Черном море; найден первый промежуточный хозяин трематод этого вида – брюхоногий моллюск *Gibbula adriatica* (Phil.).

3. *H. fasciata* формирует в Черном море паразитарную систему, состоящую из 5 подсистем: “гемипопуляция партенит – первый промежуточный хозяин”, “гемипопуляция церкарий – внешняя среда”, “гемипопуляция метацеркарий – второй промежуточный хозяин”, “гемипопуляция марит – дефинитивные хозяева” и “гемипопуляция яиц с мирацидиями – внешняя среда”. Каждая из них характеризуется своеобразием фазы развития паразита и определенным набором сред его обитания, типом перехода инвазионного начала в следующую подсистему и стратегией решения задачи обеспечения устойчивости как подсистемы, так и системы в целом.

4. Устойчивость подсистемы “гемипопуляция партенит – первый промежуточный хозяин” на уровне “паразит – особь хозяина” определяется сезонными изменениями состава потомства партенит, а также специфической адаптацией – крайне малыми объемами эндогенной агломерации. Стабильность подсистемы в целом обеспечивается сочетанием высокой экстенсивности инвазии гиббул с неполной, на начальных этапах развития локальных микрогемипопуляций, паразитарной кастрацией моллюсков-хозяев и отсутствием у них паразитарного гигантизма.

5. Устойчивость подсистемы “гемипопуляция церкарий – внешняя среда” и активный переход инвазионного начала в следующую подсистему обеспечивают: “засадное” поведение церкарий – комплекс реакций, оптимизирующих расходование личинкой энергетических ресурсов и увеличивающих вероятность ее контакта со вторым промежуточным хозяином; согласованность периодов максимальной эмиссии церкарий и активности вторых промежуточных хозяев; растянутый период эмиссии церкарий, обеспечивающий длительное присутствие гемипопуляции этих личинок в биоценозах прибрежной зоны.

6. Устойчивость подсистемы “гемипопуляция метацеркарий – второй промежуточный хозяин” определяется преимущественным накоплением метацеркарий в группах хозяев, наиболее многочисленных во все сезоны года. Функционирующие в рамках этой подсистемы комплексы “паразит – особь хозяина” представляют собой стабилизированные образования, о чем свидетельствуют отсутствие генерали-

зованной воспалительной реакции тканей креветок и невысокая частота элиминации личинок *H. fasciata*.

7. Одним из факторов устойчивого функционирования подсистемы «гемипопуляция марит – дефинитивные хозяева» является стабильность комплексов “локальная гемипопуляция марит – особь дефинитивного хозяина”. Она обеспечивается низкой патогенностью особей этой фазы развития паразита, а также отсутствием проявлений межвидовой конкуренции с кишечными трематодами других видов, в частности, с *Gaevskajatrema perezi* (Mathias, 1926) и *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) – в результате эффективного разделения пространственной ниши.

Другим фактором, обеспечивающим относительную независимость подсистемы «гемипопуляция марит – дефинитивные хозяева» от межгодовых колебаний условий среды II-го порядка, является круглогодичное пополнение гемипопуляции марит. Еще один механизм устойчивости подсистемы – характерный для *H. fasciata* параксеноз на стадии мариты, определяющий морфологический, а также функциональный (обусловливающий различия репродуктивной стратегии гемипопуляции) полиморфизм парагемипопуляционных группировок марит, выражающийся в различиях не только их абсолютной численности, но и плодовитости. Это позволяет подсистеме гибко реагировать на особенности конкретного биоценоза путем изменения количества выводимых в среду яиц; тем самым регулируется численность паразитов и во всей паразитарной системе *H. fasciata*. В целом, применение методологических подходов теории паразитарных систем позволяет наполнить категории параксенных окончательных хозяев гельминтов биологическим смыслом, количественно оценив роль хозяев разных видов в формировании гемипопуляции яиц.

8. Устойчивость подсистемы “гемипопуляция яиц *H. fasciata* – внешняя среда” и пассивный переход инвазионного начала в следующую подсистему осуществляются благодаря: наличию у яиц филаментов, обеспечивающих формирование скоплений яиц в микростациях, предпочитаемых *G. adriatica*; длительному существованию гемипопуляции яиц в прибрежной зоне моря, что обусловлено использованием *H. fasciata* широкого спектра окончательных хозяев, сроки, предпочитаемые местообитания и продолжительность пребывания которых в зоне прибрежных зарослевых биоценозов весьма различны.

9. В районе проведения исследований (юго-западное побережье Крыма) численность в биоценозах гемипопуляций всех фаз развития *H. fasciata* и активность их хозяев синхронизированы во времени и пространстве, что способствует устойчивому функционированию паразитарной системы этой трематоды.

ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

Корнийчук Ю.М., Гаевская А.В. Репродуктивная стратегия трематоды *Helicometra fasciata* (Trematoda: Opecoelidae) как показатель степени благоприятности среды ее обитания // Экология моря. – 1999. – Вып. 48. – С. 43–47.

Корнийчук Ю.М. Фенотипическая гостальная дифференциация у марит трематоды *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) // Экология моря. – 1999. – Вып. 49. – С. 44–48.

Корнийчук Ю.М. О морфологической изменчивости черноморских представителей рода *Helicometra* (Trematoda: Opecoelidae) // Экология моря. – 2000. – Вып. 51. – С. 40–44.

Корнийчук Ю.М. О межвидовых взаимоотношениях трематод, обитающих в кишечнике черноморской рулены // Экология моря. – 2000. – Вып. 52. – С. 34–38.

Корнийчук Ю.М. О структуре трематодофауны черноморских губановых рыб (Pisces: Labridae) // Экология моря. – 2001. – Вып. 58. – С. 32–36.

Корнийчук Ю.М. Трематодофауна массовых видов Blenniidae в Черном море // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 43–46.

Мачкевский В.К., Гаевская А.В., Корнийчук Ю.М., Пронькина Н.В. Жизненный цикл трематоды *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) (Trematoda: Opecoelidae) в скальном биоценозе Черного моря // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 58–63.

Корнийчук Ю.М., Гаевская А.В. *Cainocreadium flesi* sp. n. (Trematoda, Opecoelidae) – новый вид трематод черноморских рыб // Вестник зоологии. – 2000. – Т. 34, вып. 6. – С. 89–91.

Корнийчук Ю.М., Гаевская А.В. *Peracreadium gibsoni* sp. nov. (Trematoda: Opecoelidae) – новый вид трематод от черноморских рыб // Экология моря. – 2001. – Вып. 56. – С. 27–30.

Гаевская А.В., Корнийчук Ю.М. *Pseudobacciger harengulae* (Yam., 1938) (Trematoda: Fellodistomidae) – новый для фауны Черного моря вид // Экология моря. – 1999. – Вып. 49. – С. 62–63.

Корнийчук Ю.М. Паразитарная система трематоды *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) в прибрежных зарослевых биоценозах Черного моря // Тезисы докл. междунар. конф. “Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем”. – Апатиты (Россия), 2001. – С. 110–111.

Корнійчук Ю.М. Структура і особливості функціонування паразитарної системи трематоди *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) в прибережній зоні Чорного моря. – Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.18 – паразитологія, гельмінтологія. – Інститут зоології ім. Шмальгаузена НАН України, Київ, 2002.

Робота присвячена вивченню структури і особливостей функціонування паразитарної системи “модельного” виду трематоди, *Helicometra fasciata*

(Rud.,1819), у прибережній зоні Чорного моря. У результаті фауністичних досліджень, виконаних з метою вибору модельного об'єкта, встановлено, що сучасна фауна трематод риб, що мешкають у узбережжя Криму, представлена 46 видами, 2 з котрих описані як нові для науки, 2 – вперше вказані для Чорного моря. Розшифровано життєвий цикл *H. fasciata* у Чорному морі, вивчено морфологія фаз її розвитку. Уперше відзначено паразитування марит *H. fasciata* у риб 9 видів. Проаналізовано структуру, особливості функціонування и фактори сталості усіх підсистем паразитарної системи *H. fasciata*. Запропоновано новий підхід до оцінці ступеня облигатности параксенніх остаточних хазяїв гельмінтів.

Ключові слова: трематоди, Чорне море, структура паразитарної системи, популяційна биологія, *Helicometra fasciata*.

Корнийчук Ю.М. Структура и особенности функционирования паразитарной системы трематоды *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) в прибрежной зоне Черного моря. – Рукопись.

Диссертация на соискание научной степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.18 – паразитология, гельминтология. – Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, 2002.

Диссертация посвящена изучению структуры и особенностей функционирования паразитарной системы «модельного» вида трематод – *Helicometra fasciata* (Rud.,1819), функционирующей в прибрежной зоне Черного моря.

В результате изучения трематодофауны черноморских рыб у побережья Крыма, целью которого был выбор вида - модельного объекта, установлено, что она представлена 46 видами. 2 вида описаны как новые для науки, 2 вида и 3 рода впервые указаны для Черного моря. 18 видов сосальщиков найдены у новых для них хозяев. Получены первые сведения о трематодах 7 видов черноморских рыб. Полностью расшифрован жизненный цикл *H. fasciata* в Черном море, изучены морфологические особенности фаз ее развития, отмечены значительные колебания предельных размеров метацеркарий и марит. Мариты этого вида впервые найдены у рыб 9 видов. Комплексно исследованы структура и особенности функционирования паразитарной системы *H. fasciata*, выявлены факторы ее устойчивости. Отмечены крайне малые объемы эндогенной агломерации партенит в короткоживущем моллюске-хозяине *Gibbula adriatica*, асинхронность размножения дочерних спороцист, блокирование эмбриогенеза церкарий в зимний период. Показана возможность неполной паразитарной кастрации хозяев на ранних этапах развития группировки спороцист. Гемипопуляция спороцист сосредоточена преимущественно в моллюсках старших размерно-возрастных групп. Приведены данные о поведении и сроках жизни церкарий *H. fasciata,* ритме их эмиссии – ультрациркадном с 2 ночными пиками. Показано, что основная часть гемипопуляции метацеркарий сосредоточена в

годовиках креветок *Palaemon elegans* (в разные сезоны года – от 65 до 97%). В качестве хозяев более значимы самки *P. elegans,* аккумулирующие более 80% метацеркарий. Приживается более 98% внедрившихся личинок; тканевая воспалительная реакция креветок на живых метацеркарий слабая, но резко усиливается при их гибели. Отмечено, что гемипопуляция марит пополняется круглогодично. Изучены механизмы разделения ниш и характер взаимоотношений между *H. fasciata* и прочими членами сообщества кишечных трематод рулены *Symphodus tinca*. Установлены особенности репродуктивной стратегии гемипопуляции марит при ее распределении в параксенных хозяевах разной степени облигатности. Исследованы гостальная изменчивость морфологических показателей и фенетическая структура гемипопуляции марит *H. fasciata*; отмечено, что по форме гонад и характеру верхней границы желточных полей существуют гостальные экоформы марит *H. fasciata*, черви из наиболее зараженного и случайных хозяев максимально близки фенотипически. Приведены сведения о гостальной изменчивости абсолютной плодовитости марит *H. fasciata*, установлено существование опосредованной регуляции численности гемипопуляции марит по принципу отрицательной обратной связи. Предложен и апробирован новый подход к оценке степени облигатности параксенных окончательных хозяев гельминтов, основанный на учете их роли в формировании гемипопуляции яиц.

Ключевые слова: трематоды, Черное море, структура паразитарной системы, популяционная биология, *Helicometra fasciata*.

Korniychuk Y.M. Structure and characters of functioning of trematode, *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) parasite system in the Black Sea near-shore. – Manuscript.

Thesis for a PhD degree by speciality 03.00.18 – parasitology, helminthology. – The Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine, Sevastopol, 2002.

The PhD-thesis is devoted to the study of *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) parasite system in the Black Sea near-shore. Faunistic investigations, carried out to recognize a “model” object, confirmed the occurrence of 42 trematode species from the Black Sea fish. Two new trematode species have been described. Three trematode genera and two species have been recorded in the Black Sea for the first time. The host-range was extended for 18 species. The first data on trematodes from seven Black Sea fish species were obtained. The life-cycle of *H. fasciata* in the Black Sea was described for the first time. *H. fasciata* maritae were recorded from nine new fish hosts. The structure, characters of functioning and factors of stability of *H. fasciata* parasite system were analyzed. Phenotypic structure of *H. fasciata* maritae hemipopulation was investigated; two kinds of maritae hemipopulation reproductive strategy were stated. New methodical approach was proposed to estimate the degree of obligatness of paraxenous definitive hosts of helminths.

Key words: trematodes, Black Sea, structure of a parasite system, population biology, *Helicometra fasciata*.