

ПРОВ 98

ПРОВ 2010

Министерство сельского хозяйства СССР

Всесоюзная ордена Ленина и ордена Трудового Красного Знамени
академия сельскохозяйственных наук имени В. И. Ленина

Всесоюзный ордена Трудового Красного Знамени
институт гельминтологии имени К. И. Скрябина

На правах рукописи

МАЧКЕВСКИЙ Владимир Константинович

УДК 576.895.122.639.42

**БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ ТРЕМАТОДЫ
PROSTOECES MACULATUS—
ПАРАЗИТА ЧЕРНОМОРСКИХ МИДИЙ**

03.00.20 — гельминтология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва — 1984

Работа выполнена в лаборатории экологической паразитологии Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского АН УССР

Научные руководители:

кандидат биологических наук **А. М. Парухин**

член-корр. АН УССР, доктор биологических наук **В. Е. Заика**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор **В. И. Петроченко**
(ВИГИС)

кандидат биологических наук **Т. А. Краснолобова** (ГЕЛАН)

Ведущее учреждение: Московский ордена Ленина и ордена Трудового Красного Знамени государственный университет им. М. В. Ломоносова

Защита состоится «.....»1984 г. в «.....» час. на заседании специализированного совета Д.020.04.01. при Всесоюзном институте гельминтологии им. К. И. Скрябина.

117259 г. Москва, В-259, Б. Черемушкинская, 28.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Всесоюзного института гельминтологии им. К. И. Скрябина.

Автореферат разослан «.....»1984 г.

Ученый секретарь специализированного совета доктор ветеринарных наук **А. П. Симонов**,

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. В настоящее время создание управляемых ферм - марикультуры приобретает все большее значение у нас в стране и за рубежом. Объектами марикультуры являются различные виды беспозвоночных, водорослей и рыб (Шелберн, 1968; Бардач, Ритер, Макларни, 1978; Милн, 1978; Лавровская, 1979; Коновалов, 1983 и др.). Наиболее вероятными местами развития марикультуры в СССР является Дальний Восток (Японское море), Белое и Черное моря, где в настоящее время проводятся работы по изучению биологии, экологии и опытно-культуривированию отдельных видов гидробионтов.

В целях улучшения использования биологических ресурсов Черного моря постановлением Коллегии Минрыбхоза СССР от 25 декабря 1980г. (протокол № 48) утверждена Межведомственная комплексная целевая программа "Юг", в которой особое внимание уделяется проблеме разведения и воспроизводства промысловых двустворчатых моллюсков - черноморских мидий, в частности изучению паразитарных болезней этих моллюсков. Паразиты могут существенно снижать рентабельность мидиевых хозяйств и иметь не только экономическое, но и медицинское значение. До последнего времени паразитофауна мидий, обитающих в территориальных водах СССР изучена крайне недостаточно (Кулачкова, Гроздилова, 1982).

В настоящее время внимание многих исследователей привлекает трематода *Proctocercus maculatus* (сем. *Peliodistomatidae*) развитие отдельных фаз жизненного цикла которой осуществляется в различных видах мидий.

Впервые этот вид трематод, извлеченных из заднего кишечника двух видов лабридовых рыб в районе Триеста, был описан Лооссом (Looss, 1901). В дальнейших исследованиях рядом авторов (Linton, 1907; Odhner, 1911; Fujita, 1925; Yamaguti, 1934, 1938, 1953; Freeman, Llewellyn, 1958; Stunkard, Uzman, 1959; Prévot, 1965; Lang, Dennis, 1976; Парухин, 1976 и др.) было установлено, что *P. maculatus* широко распространен в тропических и умеренных водах Мирового океана и имеет сложный жизненный цикл. Первым промежуточным хозяином *P. maculatus* являются мидии, дополнительным - различные виды бензосных беспозвоночных и дефинитивным - преимущественно лабридовые и спаровые рыбы. Однако, некоторые исследователи (Freeman, Llewellyn, 1959; Stunkard, Uzman, 1959; Tripp, Turner, 1979), обнаружив половозрелых трематод в различных беспозвоночных в том числе

в мидиях, пришли к выводу о сокращении пути циркуляции *P. maculatus* в биоценозах до двух или до одного хозяина. В работах упомянутых исследователей были затронуты частично вопросы биологии и экологии этих трематод, но практически оказались неисследованными вопросы паразит-хозяинных отношений между партенитами и их хозяевами-мидиями. На Черном море до настоящего времени заражение мидий партеногенетическими поколениями трематод *P. maculatus* было зарегистрировано лишь один раз в Керченском проливе (Долгих, 1965). Высокое заражение черноморских мидий партенитами *P. maculatus* было зарегистрировано нами в Егорлыцком заливе (Северо-западная часть Черного моря) где расположено опытное мидиевое хозяйство. Учитывая перспективы развития марикультуры мидий в Азово-Черноморском бассейне было принято решение о необходимости проведения исследований важнейших аспектов биологии и экологии трематод *P. maculatus*.

Цели и задачи исследования. 1. Изучить жизненный цикл трематод *P. maculatus* в Черном море, ее морфологию и основные аспекты биологии и экологии на отдельных фазах жизненного цикла; 2. Выявить характерные особенности паразит-хозяинных отношений между мидиями и партеногенетическими поколениями *P. maculatus* и изучить влияние партенит на ростовые и биохимические показатели мидий; 3. Выяснить элиминирующую роль гидробионтов мидиевого биоценоза в регуляции численности *P. maculatus*. 4. Дать зоогеографическую характеристику распространения *P. maculatus* в Мировом океане и в Черном море (территориальные воды СССР); 5. Разработать предварительные рекомендации по диагностике заболевания мидий, вызываемого партенитами *P. maculatus*, и профилактике его в мидиевых хозяйствах.

Научная новизна и практическая ценность работы. Впервые в мировой науке и у нас в стране комплексно изучены основные моменты биологии и экологии трематод *P. maculatus* на всех фазах жизненного цикла. Особое внимание уделено изучению строения, биологии и экологии партеногенетических поколений, паразит-хозяинным взаимоотношениям мидий и партенит. Выявлены сезонные изменения в характере размножения партенит. Изучены пространственно-временные особенности распространения *P. maculatus* в мидиевом биоценозе.

Установлено отрицательное влияние партенит на важнейшие биологические показатели мидий. Поселяясь практически во всех органах, паразиты кастрируют хозяина, разрушают ткани, вызывая атрофию органов и гибель моллюсков. Паразитирование партенит резко за-

медляет рост мидий, сильно снижает уровень содержания гликогена в мантии и гепатопанкреасе. Ответная реакция выражается в элиминации спороцист путем фагоцитоза амебocyтaми соединительной ткани и гемодимф. Выявлена неодинаковая реактивность различных тканей на спороцист.

Получены количественные данные, характеризующие роль гидробионтов мидиевого биоценоза в регуляции численности *P. maculatus* в результате элиминации расселительных личинок гермафродитного поколения - церкарий.

Дана зоогеографическая характеристика распространения *P. maculatus* в Мировом океане и в Черном море. Разработаны рекомендации по диагностике гельминтозного заболевания черноморских мидий, вызываемого партеногенетическими поколениями *P. maculatus*, и профилактики его в мидиевых хозяйствах бассейнового и плотового типов. Результаты выполненного исследования используются при разработке биотехники выращивания черноморских мидий в АзЧерНИРО (г. Керчь), Очаковском опытно-промышленном мидиево-устричном рыбоконсервном комбинате (г. Очаков).

Апробация работ. Результаты работы докладывались на 9-й конференции Украинского паразитологического общества (Киев, 1980), 2-й Всесоюзной конференции по вопросам паразитологии водных беспозвоночных (Вильнюс, 1980), на советско-американском симпозиуме по паразитологии и патологии морских организмов (Ленинград, 1981), 4-м Всесоюзном совещании по научно-техническим проблемам марикультуры (Владивосток, 1983), Конференции Всесоюзного общества гельминтологов "Биологические основы борьбы с гельминтами животных и растений" (Москва, 1983), на 2-м Всесоюзном съезде паразитологов (Киев, 1983).

Основные положения диссертационной работы были обсуждены на семинаре Крымского отделения ВГБО (1982) и на Ученом совете Института биологии южных морей АН УССР.

Публикации. По теме диссертации опубликованы 10 работ.

Объем работы. Диссертация изложена на 127 машинописных страницах и состоит из введения, семи глав, выводов, списка литературы (включающего 186 работ, в том числе 74 иностранных), приложения. Текст содержит 51 иллюстрацию.

1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Местом работы где проводились исследования *P. maculatus* была

акватория Егорлыцкого залива, прилегающая к Егорлыцкому хозяйству. Распространение *P. maculatus* исследовалось во время морской и шести сухопутных экспедиций (I). В процессе работы гельминтологическому обследованию было подвергнуто свыше 7000 экз. мидий, 1600 экз. брюхоногих моллюсков, 50 экз. полихет, 800 экз. рнб. Гельминтологические вскрытия гидробионтов производились традиционными методами (Быховская-Павловская, 1969). При изучении одного из факторов, влияющих на зараженность мидий партенитами, измерение подвижности воды проводилось с помощью гипсовых шаров (Muns, 1968). Микроскопические исследования и микрофотосъемка осуществлялись с помощью микроскопов МБС-9 и МБИ-6. Гистологические исследования проводились по общепринятым методикам (Роскин, 1961). Срезы толщиной 7-10 мк делались на ротационном микротоме и окрашивались железным гематоксилином Гейденгайна и азор П-эозином (с некоторыми модификациями). Оценка влияния партенит на рост мидий проводилась во время круглогодичного наблюдения за выращиваемыми сеголетками мидий в железобетонном бассейне Егорлыцкого хозяйства с последующим построением кривых роста (Мина, Клевезаль, 1976). Изменение содержания гликогена в мантии и гепатопанкреасе зараженных и незараженных партенитами мидий в течение года исследовалось по методике (Seifter et al, 1950). В опытах по элиминации церкарий *P. maculatus* гидробионтами мидиевого биоценоза использованы рекомендации сотрудников ГВИА СССР (Шигин, Горовая, 1974; Сударилов, Шигин, 1975; Илюшина, 1977 и др.). Статистическая обработка результатов произведена по методике (Урбах, 1964; Парчевская, 1969).

II. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ И БИОЛОГИЯ ТРЕМАТОД *PROSTOCES MACULATUS*

2.1. Партеногенетические поколения

Первым дефинитивным хозяином, в котором осуществляется партеногенетическая фаза жизненного цикла *P. maculatus*, являются черноморские мидии. Заражение происходит инвазионной расселительной личинкой партеногенетического поколения — мирацидием.

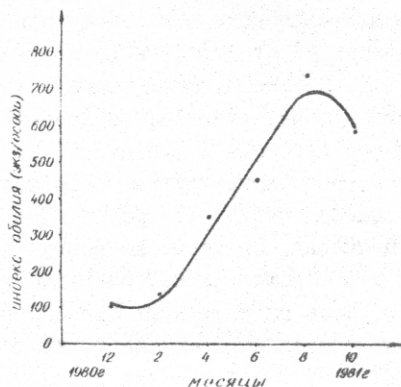
Мирацидий. Тело мирацидия имеет небольшие размеры, овально-вытянутой формы, покрыто ресничками. В передней части его имеется железистый комплекс, служащий, видимо, для передвижения личинки в тканях хозяина. В паренхиме тела находятся диффузно разбросанные генеративные клетки. Экспериментально установлено, что мирациции не выходят из зрелых яиц, отложенных маритой в морскую воду. Вследствие чего допущено предположение, что заражение мидий происходит.

зрелыми яйцами, заносимыми в мидию током воды во время фильтрации.

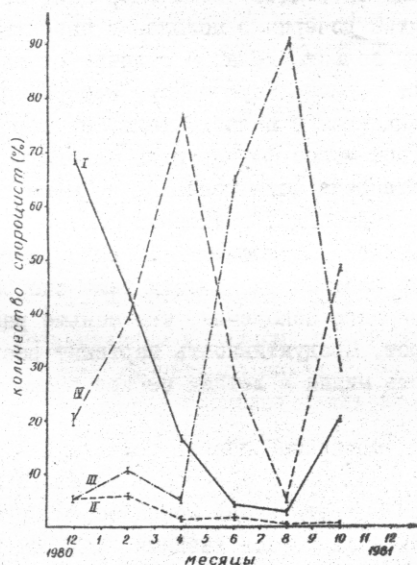
Спороцисты. Мирацидий, попав в мидию, превращается в материнскую спороцисту и дает начало партеногенетическому поколению. Поселяются партениты в мягких тканях практически всех органов - (мантии, пищеварительной железе, мезосоме, ноге, мышцах и др.). По мере роста материнской спороцисты в ней развиваются дочерние поколения спороцист, имеющих различное строение и функцию. Одни дочерние спороцисты продуцируют себе подобных, другие - расселительных личинок гермафродитного поколения церкарий, третьи одновременно отрождают и спороцист, и церкарий. Практически всегда среди партенит находятся, в большем или меньшем числе, спороцисты, содержащие зародышевые шары и эмбрионы на различных стадиях развития.

Гистологические исследования строения партенит показали, что тело материнских и дочерних спороцист покрыто тегументом типичного для партенит трематод строения. Снаружи тегумент покрыт крупными складками, увеличивающими поверхность всасывания. Потреблению питательных веществ из тканей хозяина способствуют и непрерывающиеся волнообразные движения спороцист. Тело спороцист заполнено паренхимой. По мере развития дочернего поколения паренхима постепенно редуцируется, образуя полость тела. В отличие от материнских спороцист дочерние имеют герминальную массу, которая часто погружена в паренхиму либо выдается в полость тела, не теряя связи с паренхимой. В герминальной массе формируются зародыши дочернего поколения, которые развиваются асинхронно и, по мере созревания, выталкиваются в полость тела, где, постоянно флотируя, они продолжают свое дальнейшее развитие. Относительные размеры герминальной массы зависят от степени наполнения полости тела спороцисты. Чем больше число особей дочернего поколения, тем меньше размеры герминальной массы, и наоборот. Продуктивность партенит весьма высока; максимальная зараженность мидий в летний период составляла 80 000 спороцист-особь.

Качественный и количественный состав гемипопуляции партеногенетических поколений *P. maculatus* в течение годового цикла не одинаков. В холодный период, охватывающий конец осени, зиму и первые два месяца весны и характеризующийся низкими, доминантными температурами воды в заливе, гемипопуляция партенит имеет самую низкую численность (фиг. 1). Наибольшая численность спороцист наблюдается в летне-осенний период. Выраженная сезонность наблюдается и в качественном составе партенит (фиг. 2). С поздней осени



Фиг. 1. Сезонная динамика численности партенит в популяции мидий.



Фиг. 2. Сезонные изменения качественного состава гемипопуляции партенит (партениты содержат: I - себе подобных; II - спорцист и церкарий; III - церкарий; IV - зародышевые шары и эмбрионы).

и до поздней весны в гемипопуляции партенит преобладают особи, производящие дочерние поколения спороцист. С начала лета и до середины осени дочерние поколения большинства партенит состоят из церкарий. Численность спороцист, производящих одновременно и дочерних спороцист и церкарий, на протяжении года остается примерно на одном уровне.

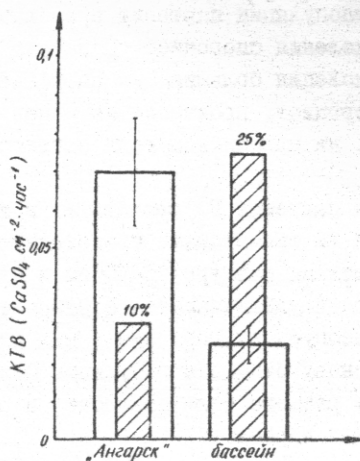
Анализ распределения партенит *P. maculatus* в популяции мидий показывает, что заражение их трематодами происходит на первом году жизни по достижению моллюсками размера 20-30 мм в длину. Процентное соотношение зараженных мидий увеличивается с возрастом. И локализована большая часть гемипопуляции партенит в мидиях 2-3-х летнего возраста, составляющих основу биомассы популяции мидий, что, видимо, связано с увеличением размера тела моллюсков и расширением жизненного пространства для паразитов.

На заражение мидий партенитами наряду с рядом факторов, влияет подвижность воды. Мидии из бассейнов хозяйства со слабой проточностью воды оказались в 2,5 раза сильнее заражены, чем мидии, взятые из пролива между Егорлыцким и Теандровским заливами, характеризующегося высокой подвижностью воды (фиг. 3). Степень подвижности воды может способствовать или затруднять контакт мирацидиев и церкарий со своими хозяевами.

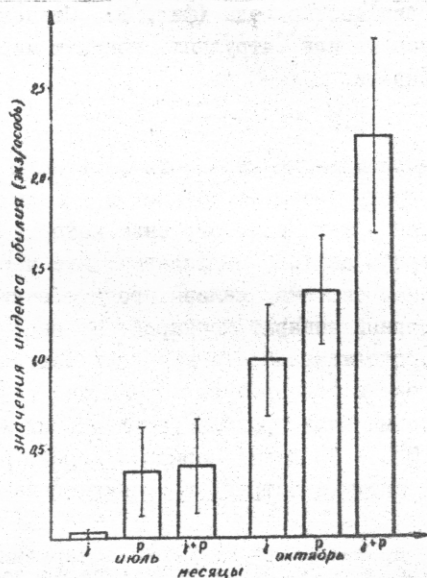
2.2. Церкария

На одном из этапов жизнедеятельности партениты продуцируют и выделяют во внешнюю среду довольно крупных и тяжелых личинок гермафродитного поколения - церкарий, строение которых напоминает мариит. Описаны характерные анатомо-морфологические черты строения церкарии: выделительная система, железы проникновения и др. Впервые описывается сенсорный аппарат церкарий. Во внешней среде церкарии не питаются, продолжительность жизни их зависит от накопленного в тканях гликогена и температуры окружающей среды. При температуре воды 21°C максимальная продолжительность их жизни составляет три дня, а при 5°C - 30 дней. Церкарии хорошо приспособлены к передвижению по твердому субстрату и проникновению в дополнительного хозяина.

Среди спороцист производящих церкарий, обнаружено уникальное явление. В некоторых спороцистах (0,55%) регулярно происходит ускоренное созревание одиночных церкарий и превращение их в метациркарий. Одна церкария в силу каких-то причин начинает питаться содер-



Фиг. 3. Зависимость зараженности мидий партенитами от подвижности воды (□ - подвижность воды; ▨ - экстенсивность заражения).



Фиг. 4. Сезонные изменения количественного и качественного состава гемипопуляции мидий (j - молодые мидии; p - половозрелые мидии).

жимым спороцисты, расти, увеличиваются в размерах её генеративные органы, соотношение пропорции тела становится таким как у метацеркарии. Так как наблюдаемое явление не носит массового характера, можно предположить, что в основе ускоренного созревания церкарии лежит физиологический сдвиг, изменяющий поведение личинки.

2.3. Метацеркария

Церкария, достигшая дополнительного хозяина (гастропод: *Rissoa membranacea*, *R. splendida*, *Tricola pulla* или даже мидий и полихет: *Nereis diversicolor*, *N. succinea* превращается в метацеркарию. В Гастроподах всегда присутствует только одна метацеркария, хотя экспериментально установлено, что проникнуть в мантийную полость моллюска одновременно могут свыше десятка церкарий. В брехонотих моллюсках церкария превращается в прогенетическую метацеркарию, которая отличается от мариит, паразитирующих в рыбах, несколько более крупными размерами. Зрелые яйца метацеркарий содержали подвижных мирацидиев. Метацеркарии, обнаруженные нами в мидиях, яиц не содержали. Зараженность *Rissoa* метацеркариями в естественной среде не высока (около 1%). Участие в жизненном цикле полихет установлено экспериментально. Проникшие перкутанно церкарии локализовались в целоме своих хозяев. В одну полихету в течение трех часов проникало до 80 церкарий. Часть из них с течением времени погибала, другие росли и развивались, но не превращались в прогенетические формы.

2.4. Мариит

Облигатными хозяевами гермафродитного поколения *P. maculatus* в Черном море являются зеленушки - димерсальные рыбы семейства Labridae: перепелка (*Crenilabrus quinquemaculatus*), рябчик (*Cr. griseus*), рулен (*Cr. tinca*), глазчатый губан (*Cr. ocellatus*), питающиеся различными бентическими беспозвоночными, в том числе гастроподами и полихетами, и в течение большей части времени года встречающиеся в мидиевом биоценозе. В Ботлижском заливе встречаются только два вида зеленушек: рябчик и глазчатый губан. Количественный и качественный возрастной состав гемипопуляции мариит в этом районе характеризуется сезонной динамикой (фиг. 4). В первой половине лета численность гемипопуляции мариит не велика и преобладают среди них формы продуцирующие яйца. Но к середине осени количество мариит резко увеличивается, и различия между численностью

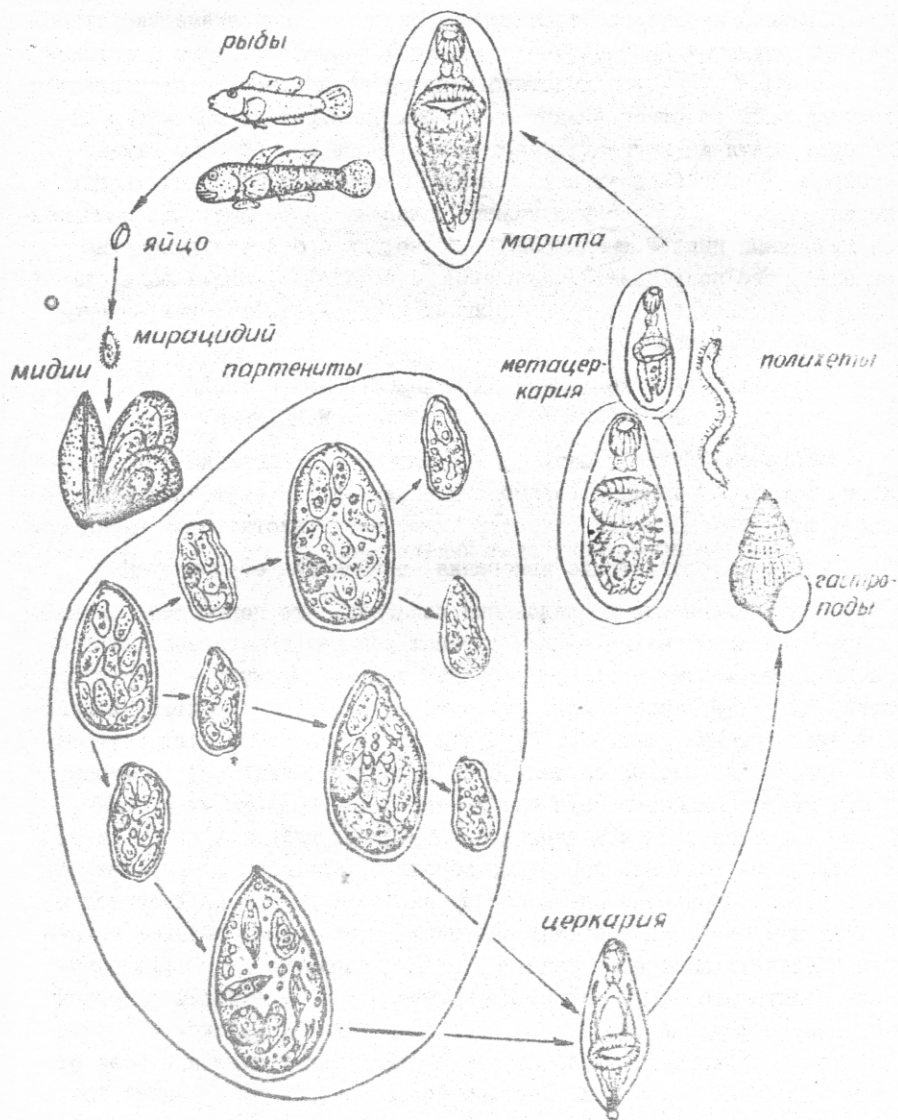
половозрелых и неполовозрелых мариит заметно сокращаются. При оседлании зараженных рыб в аквариуме выяснилось, что продолжительность жизни мариит этих трематод в рыбах 2-3 месяца.

Неравномерно распределяются марииты и в популяциях двух видов хозяев. Сильнее заражены рябчики, что можно объяснить преобладанием в их пищевом спектре брюхоногих моллюсков и полихет, по сравнению с глазчатым губаном, который питается преимущественно водорослями. В популяциях обоих видов зеленушек большая часть мариит оказалась распределенной среди двухлеток и годовиков, что тоже можно объяснить изменением спектра питания рыб с возрастом, когда в рационе рыб доля животных организмов значительно увеличивается (Калинина, 1963).

2.5. Жизненный цикл и сезонные изменения в биологии *P. maculatus*

Обобщая полученные данные по жизненному циклу, необходимо отметить, что в Черном море развитие *P. maculatus* осуществляется с участием трех хозяев: первого промежуточного, дополнительного (второго промежуточного) и дефинитивного (фиг. 5).

Различаются два основных периода, влияющих на биологию *P. maculatus* в Егорлыкском заливе: зимне-весенний и летне-осенний. В холодное время года (зима — весна) численность спороцист в мидиях является самой низкой. При этом дефинитивные хозяева *P. maculatus* отпочковывают из прибрежной зоны на глубины, и за счет естественной гибели сокращается численность гастропод *Rissoa* — дополнительных хозяев *P. maculatus*, в которых развиваются прогенетические метатеркарии. Это почти исключает новое заражение мидий партенитами. В этот период спороцисты, находящиеся в мидиях, в основном воспроизводят себе подобных, почти не выделяя во внешнюю среду церкарий. Поэтому к началу теплого летне-осеннего периода происходит накопление спороцист в популяции мидий. Повышение температуры воды летом сопряжено с появлением в прибрежной зоне в районе мидиальных поселений зеленушек и новых поколений *Rissoa*. В это время численность партенит значительно увеличивается и большинство из них начинают продуцировать церкарии, выходя во внешнюю среду, заражают дополнительных хозяев. Рыбы заражаются трематодами поедая моллюсков и полихет и через определенное время начинают выделять в среду инвазионные яйца. При этом осуществляется новое заражение мидий и плотность гемипопуляций спороцист продолжает



Фиг. 5. Схема жизненного цикла *P. maculatus* в Черном море.

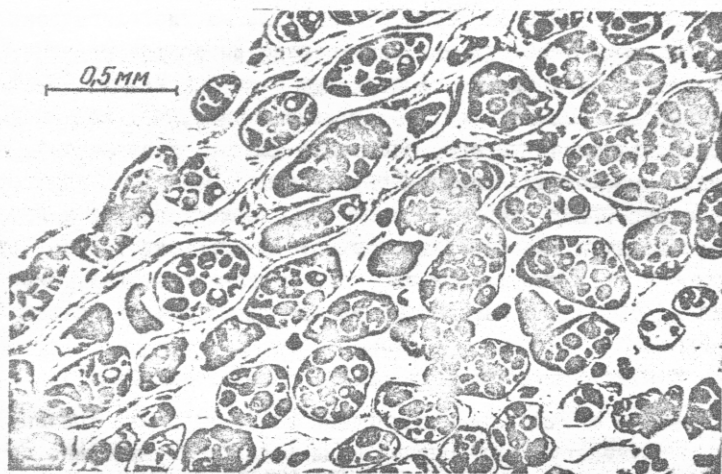
увеличиваться. Этот период активного размножения и распространения паразита характеризуется самыми высокими значениями численности гемипопуляций партеногенетического и гермафродитного поколений *P. maculatus*. Так происходит до поздней осени, пока с наступлением холодов рыбы не откочевывают на глубины, и марины в них через некоторое время не погибают. Партениты, часть из которых, видимо, отмирает в силу естественных причин, в это время большей частью перестраиваются на продуцирование дочерних спороцист. Так замыкается жизненный цикл *P. maculatus*. Можно почти без преувеличения сказать, что популяция *P. maculatus* в холодное время года существует в основном в виде гемипопуляции партеногенетических поколений, которая локализована в мидиях.

III. ПАЗАРИТО-ХОЗЯИНЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ПАРТЕНИТАМИ *P. MACULATUS* И МИДИЯМИ

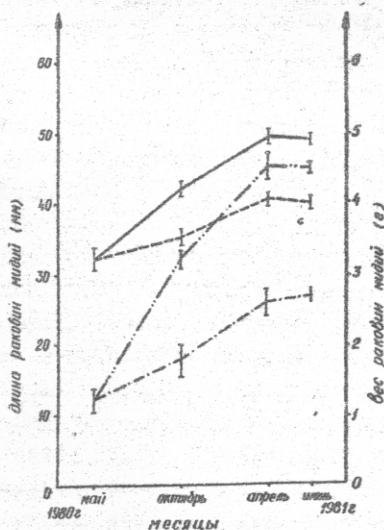
Одним из основных направлений нашего исследования было выяснение паразит-хозяинных взаимоотношений мидий и партенит. Установлено, что эти отношения зачастую имеют антагонистический характер.

3.1. Патологические изменения, вызываемые спороцистами

Гистологические исследования показали, что партениты, локализуясь в таких жизненно важных органах как гепатопанкреас, мезосомма, гонады, мантия, почки, биссусная железа, мускулы — ретракторы ноги, аддуктор, нога и др., существенно нарушают структуру и функцию этих органов (фиг. 6). Паразиты не только травмируют внутренние органы; во многих случаях они "нафаршировывают" их, замещая собой функционально важные ткани, тем самым вызывая их атрофию. Кроме того, партениты интенсивно потребляют питательные вещества из организма хозяина, при этом, вероятно, отравляя его своими метаболитами. Поражение спороцистами мантии мидий с находящимися в них ацинусами гонад серьезно нарушает гаметогенез, вызывая полную или частичную кастрацию хозяина. Однако паразиты не всегда вызывают полную кастрацию мидий. По нашему мнению частичная кастрация мидий происходит в том случае, если заражение моллюсков и поражение гонад происходит на последних стадиях гаметогенеза и если степень заражения не велика. Паразитирование партенит в мантии также нарушает её функцию, связанную с формированием раковины: створки истончаются, становятся хрупкими, подчас уродливо искривляются край раковины, на внутреннем перламутровом слое появляются бугри-



Фиг. 6. Гиперинвазия гаметитами гепатопанкреаса мидии.



Фиг. 7. Сезонные изменения ростовых показателей зараженных и незараженных мидий (--- длина, — вес раковины зараженной мидии; --- длина, — вес раковины незараженной мидии).

тые образования, напоминающие жемчуг. Партениты очень часто локализируются в гепатопанкреасе. В ряде случаев масштабы поражения спороцистами гепатопанкреаса столь велики, что на гистологическом разрезе различить какие-либо характерные структуры органа практически невозможно (фиг. 6). Партениты поражают и стенки желудочно-кишечного тракта, вызывая атрофию его отдельных участков. Локализуясь в мышцах ноги, заднем аддукторе, биссуной железе, крае мантии, травмируя или разрушая их, спороцисты тем самым ослабляют прикрепление мидий к субстрату, нарушают правильную ориентацию их в пространстве, необходимую для нормальной жизнедеятельности, ослабляют смыкание створок, чем нарушается защитная функция раковины. Нередки случаи опадания сильно зараженных мидий с коллекторов, а также гибели их.

3.2. Элиминация спороцист в тканях мидий

Присутствие в тканях мидий паразитов не безразлично хозяину. Мидии активно элиминируют спороцист. Нами описаны характерные особенности воспалительного процесса в соединительной ткани мидий, протекающего с участием базофильных и эозинофильных амебоцитов соединительной ткани и гемолимфы, образующих воспалительный очаг вокруг отдельных спороцист, в результате чего спороцисты погибают и разрушаются. Началом воспалительного процесса можно считать миграцию базофильных и эозинофильных амебоцитов к спороцисте, с образованием вокруг неё слабо выраженного скопления, в котором преобладают базофилы. В дальнейшем вокруг спороцисты из амебоцитов образуется многослойная капсула, внутренний слой которой состоит преимущественно из эозинофилов, наружный же представлен базофилами. Эозинофилы в очаге воспаления выполняют в основном фагоцитарную функцию, переваривая клетки спороцисты, тогда как базофилы изолируют очаг воспаления от окружающих тканей. Завершается воспалительный процесс полным уничтожением спороцисты и заполнением эозинофилами оставшейся от неё полости. Нередко элиминации подвергаются и церкарии, вышедшие из спороцист в окружающие ткани.

Выявлена неодинаковая реактивность тканей различных органов по отношению к партенитам. Наиболее реактивной является соединительная ткань в области кровеносных сосудов в кишечного тракта, мантии, аддуктора. Наименьшая реактивность характерна для ткани гепатопанкреаса. В целом реактивность тканей ^{её сильнее} проявляется при умеренном заражении; в случае гиперинвазии или слабого зараже-

ния мидий элиминация спороцист наблюдается реже.

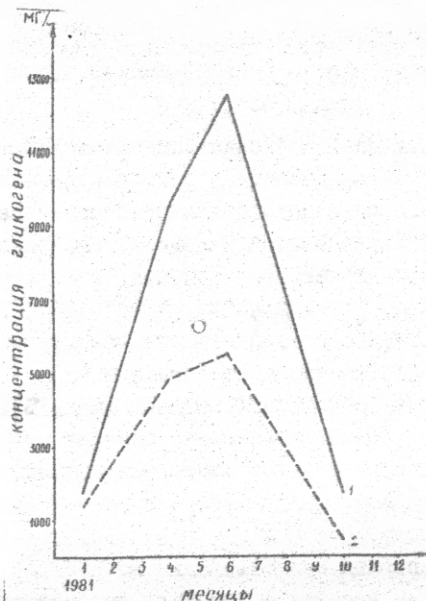
3.3. Влияние партенит на отдельные биологические показатели мидий

При исследовании паразит-хозяинных отношений мидий и партенит установлено влияние партенит на рост и биохимические показатели мидий на протяжении годового цикла. В качестве биохимического критерия явилось содержание в мантии и гепатопанкреасе гликогена — важнейшего энергетического материала, используемого гидробионтами (Гинецинская, Добровольский, 1962, 1963; Гинецинская, 1968 и др.). Результаты исследований показали, что изменение концентрации гликогена в тканях зараженных и незараженных мидий в течение года происходит аналогичным образом (фиг. 3). Однако присутствие в мидиях партенит существенно снижает содержание гликогена в органах. Наиболее сильное отставание зараженных мидий в накоплении гликогена наблюдается летом в период активного размножения партенит и продуцирования ими церкарий, которые запасают гликоген в теле на период существования во внешней среде.

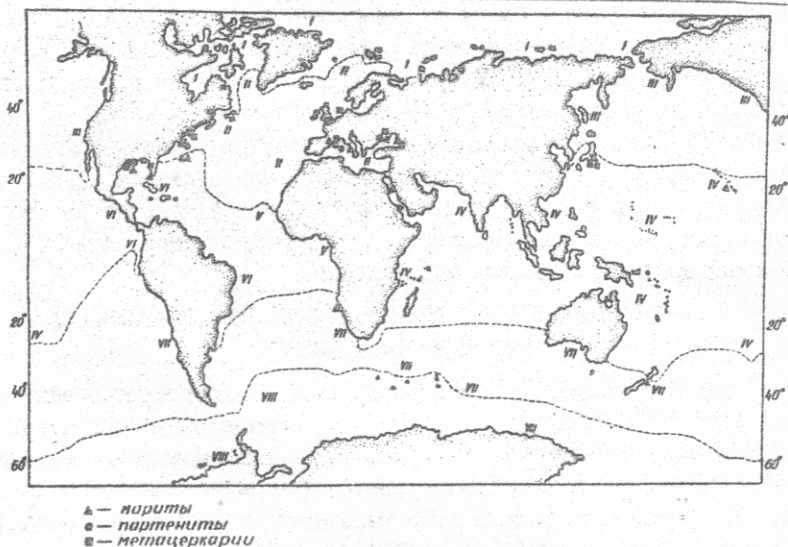
Анализ изменения весовых и линейных параметров раковин и мягких тканей зараженных и незараженных сеголетков мидий, выращенных на протяжении года в одном из бассейнов Егорлыкского хозяйства показал, что партениты оказывают существенное ингибирующее воздействие на рост мидий (фиг. 3). Максимальное различие в темпах роста раковины зараженных мидий по сравнению с незараженными наблюдается зимой. Это можно объяснить следующими причинами: нарушением функции мантии, зараженной партенитами, воздействием низких температур, затрудняющих потребление мидиями солей кальция из окружающей среды, понижающих активность питания моллюсков, низкой концентрацией кормовых объектов мидий зимой.

IV. ЭЛИМИНАЦИЯ ЦЕРКАРИЙ *P. maculatus* ГИДРОБИОНТАМИ МИДИЕВОГО БИОЦЕНОЗА

Одной из задач нашего исследования явилось определение роли отдельных гидробионтов мидиевого биоценоза в регуляции численности трематод *P. maculatus* путем элиминации церкарий. В экспериментах участвовало два вида креветок (*Palaeomon elegans*, *P. adspersus*), четыре вида мелких рыб: глазчатый губан (*Crenilabrus ocellatus*), леопардовый лисуи (*Pomatoschistus microps leopardinus*), бычок цулик (*Proterorhinus marmoratus*), морское шило (*Neophis*



Фиг. 8. Сезонная динамика содержания гликогена в мантии зараженных (---) и незараженных (—) мидий.



Фиг. 9. Распространение трематод *P. maculatus* в Мировом океане (зоогеографическое районирование — по Л.А.Зенкевичу (1968)).

ophidion tetes), два вида полихет (*Nereis diversicolor*, *N. succinea*) и 4 вида моллюсков (*Rissoa splendida*, *R. membranacea*, *Nana donovani*, *Hydrobia ulnaria*). В результате проведенного исследования оказалось, что все гидробионты активно элиминируют церкарий *P. maculatus*: путем внедания, в результате ограниченной неприживаемости церкарий в облигатных и факультативных и полной неприживаемости в абортивных и каптивных дополнительных хозяевах *P. maculatus*. Установлено, что скорость внедания церкарий зависит от сложности микрорельефа дна (на открытом субстрате церкарии внедаются быстрее), от различной приспособленности гидробионтов к питанию церкариями (наилучшими элиминаторами оказались креветки и мелкие зеленушки), от концентрации церкарий (быстрее всего церкарии внедались в начале опытов, когда численность их была самой высокой). Изучение этого вопроса является предпосылкой к разработке биологических мер регуляции численности *P. maculatus* в условиях марикультуры.

У. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ТРЕМАТОД *P. MACULATUS* В МИРОВОМ ОКЕАНЕ

Анализ собственных и литературных данных показал, что распространение трематод *P. maculatus* связано с прибрежным мелководьем морей тропических и умеренных широт (фиг. 9), характеризующихся широким среднегодовым диапазоном температур и солености: от Красного моря $(t - 25,3), (S - 41,1\%)$ до эстуарий рек Мексиканского залива, заливов Новой Англии, Темзы и Черного моря $(t - 8,5 - 23,5^{\circ}), (S - 10 - 32\%)$ (Морской атлас, 1953).

Эвритермность и эвриталлинность *P. maculatus* могут быть косвенным свидетельством биологической пластичности вида, позволяющей ему существовать как в холодных широтах умеренных областей с континентальным климатом, так и в тропических водах Мирового океана. В Черном море *P. maculatus* обнаружен в мелководном Егорлыцком заливе и в ряде районов Крымского и Кавказского побережий.

В Егорлыцком заливе партениты и церкарии *P. maculatus* вместе со своими хозяевами-мидиями в течение года переживают довольно значительные перепады температур (от -2°C зимой, когда мелководный залив часто покрывается льдом, до $+27^{\circ}\text{C}$ летом, когда перегрев воды вызывает массовые заморы) и солености (от сильного распределения верхних слоев воды весной, во время таяния льда и снега, до 17-18‰ в осн льное время года).

С наибольшей вероятностью этих трематод можно обнаружить в акваториях со слабой подвижностью воды (тихих бухтах, лиманах). Повсеместное распространение вдоль берегов Черного моря облигатных хозяев *P. maculatus* беспозвоночных и рыб (Световидов, 1964; Маккавеева, 1979) предполагает также и широкое распространение этих трематод в Черном море.

VI. ДИАГНОСТИКА И ПРОФИЛАКТИКА ГЕЛЬМИНТОЗНОГО ЗАБОЛЕВАНИЯ, ВЫЗЫВАЕМОГО ПАРТЕНИТАМИ *P. maculatus*

На основании полученных данных о биологии и экологии *P. maculatus* определены характерные признаки паразитарного заболевания мидий, вызываемого партеногенетическими поколениями трематод, которое по видовому названию паразита названо проктоэкозом.

Зараженных мидий можно выявить по ряду фенотипических признаков уже во время сбора моллюсков. Сильно зараженные мидии без особого труда открываются от субстрата и легче незараженных. Вследствие ингибирующего воздействия партенит на рост мидий кольца прироста раковины зараженных моллюсков укорачиваются, как бы надвигаясь друг на друга, в результате чего поверхность створок становится более рифленой. Иногда у зараженных мидий край раковины уродливо искривлен, образует уступы, сама раковина становится тоньше, легче и хрупкой. Довольно часто края створок зараженных мидий оказываются обломанными.

При вскрытии зараженных мидий тело их имеет вздутая и пузырчатые образования желто-оранжевого цвета, в которых находятся скопления спорист. Хорошо обнаруживаются партениты при исследовании органов мидий компрессорным методом.

Нами разработаны рекомендации по профилактике проктоэкоза в мидиевых хозяйствах бассейнового и плотового типов, суть которых сводится к ограничению контактов мигрирующих *P. maculatus* с мидиями и ограничению численности паразитов в зоне выращивания мидий. При этом необходимо предпринимать следующее: 1. В бассейновых хозяйствах разработать защитные устройства на водозаборных сооружениях, препятствующие попаданию в выростные бассейны дополнительных и дефинитивных хозяев *P. maculatus*; 2. Очищать водозаборные сооружения от мидиальных обрастаний, которые привлекают дефинитивных хозяев *P. maculatus* - рыб и способствуют завершению жизненного цикла, что является источником попадания инвазионных яиц паразита в водозабор хозяйства; 3. Разводить в бассейнах с мидиями

креветок, являющихся хорошими элиминаторами церкарий *P. maculatus*. 4. Целесообразно помещать в бассейны мидий, не достигших 20-30 мм чтобы избежать попадания в них зараженных мидий, так как заражение мидий партенитами происходит по достижению ими указанного размера. 5. Во время выращивания мидий необходимо, особенно в летне-осенний период, осуществлять ежемесячный паразитарный контроль и зараженных мидий отбраковывать.

В хозяйствах плотового типа необходимо: 1. Устанавливать несущие конструкции над сравнительно большими глубинами в удалении от обычных мест обитаний дефинитивных хозяев *P. maculatus*. 2. Размещать мидийные коллектора так, чтобы обеспечивалась высокая подвижность воды, что затрудняет контакт инвазионного начала паразита с мидиями и другими группами хозяев трематод. 3. В районах предполагаемого размещения мидийных хозяйств важно проводить предварительные гельминтологические исследования для выявления *P. maculatus*. Высокое заражение всех групп хозяев этими трематодами в естественных условиях может оказаться серьезным фактором, препятствующим созданию хозяйства в конкретном районе при прочих благоприятных условиях.

ВЫВОДЫ

1. Впервые в СССР проведено детальное изучение жизненного цикла трематоды *Proctoeces maculatus* (сем. *Fellodistomatidae*), протекающего по схеме триксенного типа. Высказанное ранее иностранными авторами мнение о том, что для этого вида характерен диксенный тип развития не подтвердилось. В условиях Черного моря промежуточным хозяином *P. maculatus* зарегистрированы мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. (*Bivalvia*). Дополнительными хозяевами трематоды выявлены шесть видов бентосных беспозвоночных - моллюски: *Rissoa membranacea*, *R. splendida*, *Tricolia pulla* (*Gastropoda*), *M. galloprovincialis* и полихеты: *Nereis diversicolor*, *N. succinea*.

Дефинитивными хозяевами являются придонные рыбы семейства *Lacrimilabrus griseus*, *Cr. tinca*, *Cr. quinquemaculatus*, *Cr. ocellatus* *bridae* и *Gobiidae*: *Gobius niger*, *G. gobitis*, часто встречающиеся с мидиевом биоценозе.

Таким образом для жизненного цикла *P. maculatus* зарегистрировано явление при котором последовательно роль промежуточного и дополнительного хозяев играет моллюск одного вида *M. galloprovincialis*. Биологический смысл этого явления состоит в том, что путь

циркуляции трематод в мидиевом биоценозе укорачивается и повышается вероятность заражения дополнительного хозяина. Явление носит адаптивный характер.

2. Наблюдениями установлено, что мирацидий *P. maculatus* не выходит из яйца в морской воде, вследствие чего сделан вывод о том, что мидии заражаются партенитами *P. maculatus*, заглатывая инвазионные яйца трематод, содержащие сформированных мирацидиев.

3. Гистологические исследования показали, что дочерние спороцисты *P. maculatus* (в отличие от материнских) имеют герминальную массу, а их тегумент - типичное для трематод строение.

4. Выявлены сезонные различия в характере размножения спороцист. Для зимне-весеннего периода характерна низкая численность гемипопуляции партенит, в которой в это время преобладают спороцисты, продуцирующие себе подобных. В летне-осенний период, когда численность партенит достигает высших значений, подавляющее большинство спороцист отрождает церкарий. Выход максимального количества церкарий происходит в августе.

5. Показано, что наиболее зараженными партенитами *P. maculatus* оказываются мидии 2-3-х летнего возраста.

6. Установлено, что зараженность мидий спороцистами зависит от таких экологических факторов, как температура воды, ее подвижность и присутствие в биоценозе дефинитивных хозяев *P. maculatus*, которые в холодное время года мигрируют из прибрежной зоны на глубины.

7. Впервые изучена система расположения сенсилл на теле церкарий *P. maculatus*. Выявлены способы проникновения церкарий в дополнительных хозяев. Определена продолжительность жизни церкарий в различных средах и при разной температуре в морской воде.

8. Установлено, что в гастроподах метацеркарии превращаются в прогенетические формы, продуцирующие яйца, тогда как в полихетах и в мидиях формирование яиц в метацеркариях не наблюдается.

9. Выявлены сезонные изменения качественного и количественного состава гемипопуляции мари *P. maculatus* в рыбах Егорлыцкого залива Черного моря. В начале лета численность мари невелика и преобладают среди них половозрелые особи. К середине осени количество мари резко увеличивается и различие в соотношении молодых и половозрелых форм сокращается.

10. Выяснено неравномерное распределение мари между двумя видами рыб - зеленушек (*Crenilabrus friseus*, *C. ocellatus*), оби-

тающих в Егорлыкском заливе и внутри популяций каждого из видов рнб.

II. В жизненном цикле *P. maculatus* выявлена тенденция к ацелерации развития, следствием которой является смещение эмбриогенеза мيراидия на фазу чариты, эмбриогенеза внучатого поколения партенит (спороцист и церкарий) на фазу праматеринской по отношению к нему спороцисты, а превращение церкарий в метцеркарий иногда происходит в спороцистах (0,55% от всех спороцист); в дополнительных хозяевах наблюдается прогенез метцеркарий.

I2. Показано, что партениты *P. maculatus* являются весьма патогенными паразитами черноморских мидий — перспективного объекта марикультуры — оказывающие влияние на численность моллюсков и их товарный вид.

I3. Установлено многофакторное воздействие партенит на многие органы мидий (мантию, мезосому и гонады, гепатопанкреас и кишечник, ногу и биссусную железу, мускулы и др.), что приводит к нарушению гаметогенеза и кастрации мидий, функций пищеварительной системы, нарушению функции мантии в образовании раковины, атрофии мышц, ослаблению смыкания створок мидий и прикрепления моллюсков к субстрату. В морских хозяйствах сильно зараженные мидии опадают с коллекторов и гибнут.

I4. Выявлена ответная реакция мидий на паразитирующих спороцист и выходящих из них церкарий, которая выражается в том, что часть паразитов элиминируется путем фагоцитоза амебоцитами гемолимфы и соединительной ткани. Установлена неодинаковая реактивность тканей различных органов мидий по отношению к спороцистам. Более выраженной реактивностью обладают участки тканей мезосомы, наименее — гепатопанкреас.

I5. Показано, что паразиты значительно снижают уровень содержания гликогена в мантии и гепатопанкреасе мидий. Форма кривых, отражающих характер сезонных изменений концентраций гликогена в тканях зараженных и незараженных мидий аналогична. При этом максимальная концентрация гликогена в тканях незараженных мидий приходится на период их размножения, а у зараженных — на период массовой эмиссии церкарий.

I6. Выяснено, что партениты оказывают существенное ингибирующее воздействие на рост мидий. Максимальное отставание в росте зараженных мидий от незараженных наблюдается зимой, что объясняется понижением резистентности зараженных моллюсков к неблагоприятным

факторам зимнего периода.

17. Показано, что многие гидробионты мидиевого биоценоза (креветки: *Palaemon elegans*, *P. adspersus*; рыбы: *Crenilabrus ocellatus*, *Pomatoschistus microps leopardinus*, *Proterorhinus marmoratus*, *Neophis ophidion tereus*; моллюски: *Rissoa membranacea*, *R. splendida*, *Nana donovani*, *Hidrobia arenarum*, *Bittium reticulatum*; полихеты: *Nereis diversicolor*, *N. succinea*) выступают в роли элиминаторов и способны снижать численность церкарий *P. maculatus* в нем. Установлено, что основными способами элиминации церкарий являются: выедание церкарий гидробионтами, а также ограниченная приживаемость церкарий в облигатных и факультативных и полная гибель в абортивных и каптивнх дополнительных хозяевах *P. maculatus*.

18. Установлено, что распространение *P. maculatus* в Черном море связано с прибрежной зоной, где в большом количестве обитают промежуточные, дополнительные и дефинитивные хозяева этих трематод.

19. Показано, что трематоды *P. maculatus* зарегистрированы в большинстве зоогеографических областей Мирового океана в районах, отличающихся друг от друга соленостью и температурой воды, что свидетельствует о широкой адаптивной пластичности вида к этим факторам.

20. Используя знания основных моментов биологии и экологии *P. maculatus* разработаны диагностика и профилактика гельминтозного заболевания мидий, вызываемого партенитами (названного по родовому названию возбудителя проктозокозом) в условиях марикультуры.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Особенности биологии трематод *Proctoeces maculatus* (Fellodistomatidae). - В кн.: 9-я конференция Украинского паразитологического общества. Киев, 1980, ч. 3, с. 65-66.

2. Некоторые итоги изучения гельминтофауны черноморских мидий. - В кн.: Вопросы паразитологии водных беспозвоночных животных. Вильнюс, 1980, с. 74-75. (совместно с Парухиным А.М.)

3. Некоторые аспекты биологии трематод *Proctoeces maculatus* в связи с организацией мидиевых хозяйств на Черном море. - В кн.: Симпозиум паразитологии и патологии морских организмов. Л., 1981, с. 97-99.

4. О роли трематод рода *Proctoeces* Odhner, 1911 в некоторых прибрежных биоценозах Черного моря. - Вестн. зоологии, 1981, № 1, с. 59-61. (совместно с Парухиным А.М.).

5. О биологии трематод семейства *Pellodistomatidae*, паразитирующих у черноморских мидий. - Паразитология, 1981, т. 15, № 2, с. 181-185. (совместно с Парухиным А.М.).

6. Особенности развития и биологии партенит *Proctoeces maculatus* (Trematoda) в черноморских мидиях. - Зоол. журн., 1982, т. 61, вып. II, с. 1635-1642.

7. Особенности гельминтофауны рыб Егорлыцкого залива (Черное море). - Вестн. зоологии, 1983, № 1, с. 33-37. (совместно с Парухиным А.М., Ильченко С.В.).

8. Об элиминации церкарий *Proctoeces maculatus* гидробонтами мидиевого биоценоза. - В кн.: Биологические основы борьбы с гельминтами животных и растений: Тезисы докладов конф. ВОГ, Москва, 1983, с. 55-56.

9. Влияние партенит *Proctoeces maculatus* (Trematoda) на некоторые ростовые и биохимические показатели черноморских мидий - перспективного объекта марикультуры. - В кн.: IV Всесоюзное совещание по научно-техническим проблемам марикультуры: Тез. докл., Владивосток, 1983, с. 89-90.

10. Особенности взаимодействия партенит *Proctoeces maculatus* и черноморских мидий. - В кн.: II Всесоюзный съезд паразитологов: Тез. докл., Киев, 1983, с. 216-217.