

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
МУРМАНСКИЙ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

На правах рукописи

Ишкулов Дмитрий Геннадиевич

**ТРЕМАТОДЫ РОДА *HIMASTHLA*
(ТРЕМАТОДА:ЕСНІНОСТОМАТІДАЕ) БАРЕНЦЕВА
МОРЯ, ФАУНА И БИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ К
АРКТИЧЕСКИМ МОРСКИМ БИОЦЕНОЗАМ**

Специальность 25.00.28 - "Океанология"

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Мурманск - 2005

Работа выполнена в Мурманском морском биологическом институте
Кольского научного центра Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук
Макаревич Павел Робертович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Тимофеев Сергей Федорович

кандидат биологических наук
Пахомова Нина Андреевна

Ведущая организация: Полярный институт рыбного хозяйства
и Океанографии им. Н.М. Книповича

Защита состоится "24" декабря 2005 года на заседании
Диссертационного совета Д 002.140.01 при Мурманском морском
биологическом институте Кольского научного центра Российской
академии наук по адресу 183010 г. Мурманск, ул. Владимирская, д.17

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ММБИ КНЦ РАН

Автореферат разослан "21" ноября 2005 года

Ученый секретарь
Диссертационного совета

 Кириллова Е.Э.

ВВЕДЕНИЕ.

Актуальность проблемы. Паразитические организмы являются непременными компонентами практически всех существующих морских и наземных экосистем. Взаимодействуя со своими животными-хозяевами, они могут оказывать влияние на видовой состав, биомассу и биологическую продуктивность биоценозов. Трематоды или дигенетические сосальщики (класс *Trematoda*) - группа паразитических плоских червей, интерес к которой не ослабевает уже на протяжении полутора столетий. С одной стороны наличие большого числа опасных паразитов человека и хозяйственно-значимых морских и наземных организмов определяет внимание к этой группе со стороны ученых-практиков, а с другой - трематоды, с их уникальным жизненным циклом, давно стали объектом исследований общезоологической и общебиологической направленности (Гинецинская, 1968; Прокофьев, 1995; Галактионов, Добровольский, 1998).

В процессе своей эволюции трематоды освоили различные типы экосистем, в том числе и морскую литораль. Это экологическая зона, в которой осуществляется интенсивное взаимодействие между морскими беспозвоночными, орнитофауной, наземными и водными позвоночными, поэтому здесь складываются благоприятные условия для реализации паразитическими организмами их сложных жизненных циклов (Зеликман, 1950). Однако, с другой стороны, для литорали, и в особенности для литорали Севера, характерна резкая смена экологической обстановки. Прежде всего, это связано с приливно-отливными циклами, которые обуславливают периоды отсутствия воды, что чрезвычайно важно для трематод, которые сохраняют зависимость от капельной влаги.

В ходе приливно-отливного цикла на организмы, обитающие в этой зоне, воздействует целый ряд таких неблагоприятных факторов, как инсоляция, гидродинамизм, обсыхание, значительные колебания температуры. Такие сложные условия и привели к возникновению, ставшего расхожим, понятия - "экологический ад литорали" (Зеликман, 1966, Галактионов, 1987).

В такой обстановке на литорали Баренцева моря реализуют свои жизненные циклы представители около 10 семейств трематод.

При этом, наряду с представителями наиболее высокоразвитых семейств, таких как, например, *Microphallidae*, здесь встречаются группы дигиней, считающихся примитивными (*Echinostomatidae* и *Notocotylidae*) (Белопольская, 1952; Галактионов и др., 1997).

Настоящая работа посвящена представителям одной из таких примитивных групп - трематодам рода *Himasthla* (Trematoda: Echinostomatidae). Понимание того, как группа, в жизненном цикле, которой сохраняется целый ряд архаичных особенностей (созревание яиц во внешней среде, наличие активноплавающих мирацидиев, наличие нескольких поколений редий, свободноплавающих церкарий, которые инцистируются во втором промежуточном хозяине), сумела достичь определенного успеха в таком биоценозе, как литораль арктического бассейна, может оказать существенную помощь в понимании процесса эволюции жизненных циклов трематод и их биологической радиации в экосистеме различных типов.

Цели и задачи исследований. В связи с вышеизложенным, целью настоящей работы стало определение фауны химастлин и изучение особенностей биологии и жизненного цикла, позволяющих им успешно циркулировать в прибрежных биоценозах Баренцева моря.

В соответствие с поставленной целью были сформулированы следующие задачи:

1. Определить виды рода *Himasthla*, встречающиеся на побережье Баренцева моря.
2. Выявить виды, которые постоянно циркулируют в прибрежных биоценозах региона и виды, появление которых носит эпизодический характер.
3. Изучить пути циркуляции химастлин.
4. Провести фазовый анализ жизненного цикла химастлин, включающий в себя: изучение особенностей биологии, пространственно-временного распределения и популяционной организации отдельных фаз жизненного цикла.
5. Определить условия возникновения очагов заражения этой группой трематод.

6. Дать оценку факторам, определившим успех представителей рода *Himasthla* в биоценозах прибрежного комплекса Баренцева моря.

Научная новизна работы. Настоящая работа является первым комплексным исследованием биологии и жизненных циклов трематод рода *Himasthla*, циркулирующих в прибрежных биоценозах Баренцева моря. Описан новый для науки вид и расшифрован его жизненный цикл. Впервые проведен фазовый анализ жизненного цикла одного из видов этой группы. Получены новые данные по биологии, пространственному распределению и сезонной динамике отдельных фаз жизненного цикла вида *H. larina*.

Практическая значимость. Трематоды рода *Himasthla* являются паразитами многих беспозвоночных, в том числе и имеющих промысловое хозяйственное значение. Поэтому результаты работы будут иметь практическое значение при организации прибрежных марихозяйств, а также для моделирования и прогнозирования паразитологической ситуации в регионе.

Апробация работы. Материалы диссертации были доложены на конкурсе молодых ученых Кольского научного центра РАН (Апатиты, февраль 1998 г.), на конференциях молодых ученых Мурманского морского биологического института (Мурманск, 1996, 1998, 2000 и 2002 г.г.). Материалы диссертации были представлены на международных конференциях "Ecological parasitology on the turn of millennium" (С-Петербург, июль, 2000) и "Проблемы современной паразитологии" (Петрозаводск, октябрь, 2003).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 научных работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов и списка цитируемой литературы. Работа включает в себя 138 страниц машинописного текста, 17 рисунков, 13 таблиц. Библиография содержит 103 наименования из них 71 на русском языке.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.

На основании литературных данных составлен обзор морфологических особенностей отдельных стадий жизненного цикла представителей рода *Himasthla*, их биологии и экологии. Приводятся данные о географическом распространении этого рода, а также все имеющиеся сведения о промежуточных и окончательных хозяевах химастилин. Особое внимание уделено работам, которые проводились в морях североευропейского и арктического регионов.

Отдельный раздел посвящен терминологической основе и методологии проведения популяционного анализа отдельных фаз жизненного цикла трематод.

ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ.

Дана физико-географическая и океанологическая характеристики Баренцева моря; подробно описаны губы Дальнезеленецкая, Ярнышная и Хлебная - районы, в которых проводился паразитологический мониторинг литоральных моллюсков, изучалась паразитофауна морских водоплавающих птиц и проводились опыты по изучению биологии отдельных стадий жизненных циклов трематод.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.

Приведены описания основных методик паразитологического обследования морских водоплавающих птиц, методов и сроков паразитологического мониторинга литоральных моллюсков. Всего за период исследований было обследовано более 10 000 литоральных моллюсков (родов *Littorina*, *Mytilus* и др.) и 70 птиц, относящихся к 8 видам (табл. 1).

ГЛАВА 4. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ.

4.1 Представители рода *Himasthla* (Dietz, 1909), паразитирующие в чайках.

Himasthla larina Ishkulov et Kuklin, 1998 (рис. 1; табл. 2)

В кишечнике двух обследованных летом 1994 года серебристых чаек, добытых в районе губы Ярнышная, были в большом числе (до 1000 экз.) обнаружены химастилины, которые оказались новым для науки видом. Такие же черви, но в меньшем

Видовой состав и количество птиц, подвергнутых паразитологическому обследованию

Вид птицы	Количество обследованных птиц					
	1994	1995	1996	1997	1998	Всего
<i>Larus argentatus</i>	2	-	4	-	6	12
<i>Larus marinus</i>	-	1	2	4	-	7
<i>Rissa tridactyla</i>	-	2	2	1	3	7
<i>Somateria mollissima</i>	5	2	2	-	2	11
<i>Polystica stelleri</i>	2	-	-	-	-	2
<i>Calidris maritima</i>	7	-	-	-	12	19
<i>Haematopus ostralegus</i>	1	-	2	-	3	6
<i>Arenaria interpres</i>	-	-	-	3	3	6

количестве (3-12 экз.), были найдены в тонком кишечнике всех серебристых чаек, вскрытых в 1996 и 1998 г.г. и в одной из морских чаек (4 экз.), обследованных в 1997 году.

Описание. Трематоды средних размеров: до 10 мм длиной и до 0.56 мм шириной. Почковидный головной воротничок вооружен 29-ю шипами. На угловых лопастях расположены по 2 шипа размерами 0.060-0.062x0.016-0.018 мм. остальные 25 шипов равномерно распределены по краю воротничка, их размеры - 0.046-0.048x0.014-0.016 мм. На переднем крае головного воротничка субтерминально расположена округлая ротовая присоска. Позади нее лежит вытянутый в длину фаринкс. В задней части тела друг за другом находятся крупные цельнокрайние семенники. Желточники тянутся от заднего края тела, не прерываясь, далеко вперед и всегда заходят за уровень дна половой бурсы.

Жизненный цикл. В ходе экспериментального изучения жизненного цикла установлено, что первыми промежуточными хозяевами вида *H. larina* являются моллюски *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*, вторыми промежуточными хозяевами - мидии (*Mytilus edulis*), окончательными хозяевами - чайковые птицы.

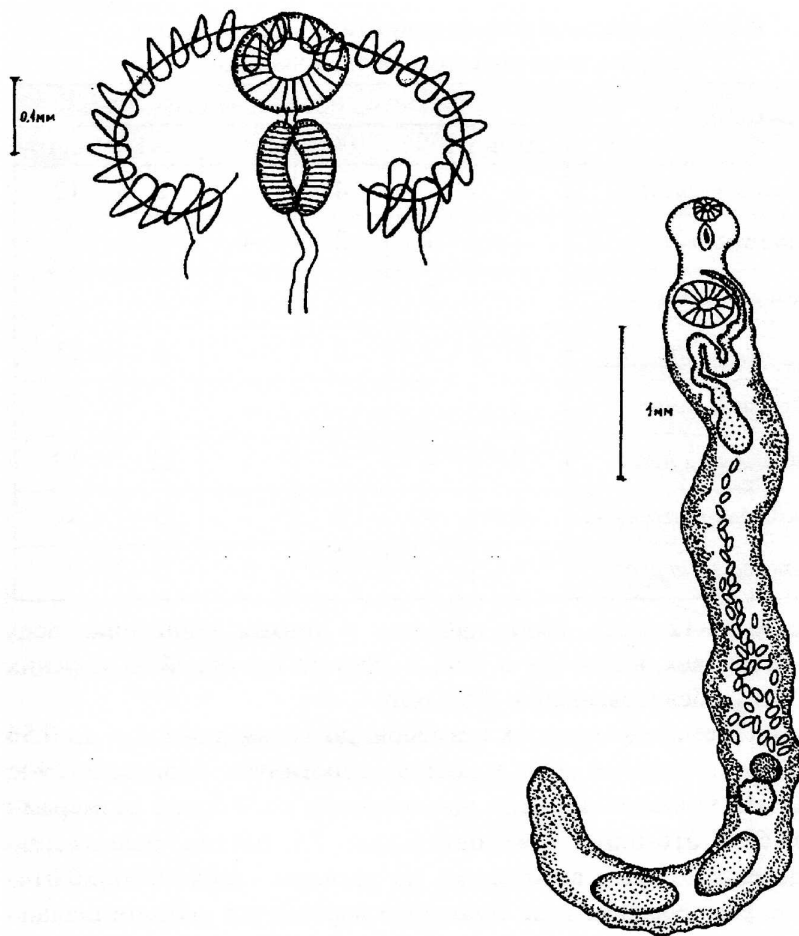


Рис. 1. *Himasthla larina*

Himasthla sp. I.

В кишечнике одной серебристой чайки, обследованной летом 1994 года, была обнаружена половозрелая трематода, которую нельзя отнести ни к одному из известных видов. Учитывая единичность находки, в работе приводится ее описание без обсуждения видового статуса.

Морфометрические характеристики *Himasthla larina*

РАЗМЕРЫ (мм)	<i>Himasthla larina</i>	
	Голотип	Паратипы (n=34) $X_{cp} \pm Sx_{cp}$
Длина тела	6.522	6.940±1.490 (4.650-10.500)
Ширина тела	0.452	0.467±0.071 (0.258-0.560)
Ширина головного воротничка	0.440	0.378±0.042 (0.252-0.460)
Ротовая присоска (диаметр)	0.112	0.114±0.011 (0.078-0.136)
Префаринкс	0.020	0.034±0.010 (0-0.096)
Фаринкс: длина	0.092	0.102±0.015 (0.090-0.120)
ширина	0.062	0.066±0.020 (0.060-0.072)
Фаринкс- Брюшная присоска	0.362	0.541±0.197 (0.300-0.720)
Брюшная присоска (диаметр)	0.358	0.342±0.033 (0.300-0.390)
Брюшная присоска- Половая бурса	0.873	0.957±0.053 (0.588-1.500)
Половая бурса- Желточники	-0.422;-0.362	-0.324±0.171 (-0.032- -0.728)
Яичник (диаметр)	0.160	0.170±0.022 (0.132-0.210)
Яичник-Семенник I	0.198	0.340±0.021 (0.192-0.510)
Семенник I: длина	0.382	0.448±0.065 (0.330-0.546)
ширина	0.248	0.235±0.035 (0.156-0.312)
Семенник II: длина	0.418	0.479±0.071 (0.359-0.890)
ширина	0.250	0.244±0.044 (0.150-0.332)
Семенник II- Конец тела	0.498	0.612±0.148 (0.354-0.890)
Яйца: длина	0.098-0.108	0.103±0.007 (0.096-0.114)
ширина	0.056-0.062	0.058±0.008 (0.048-0.066)

4.2 Представители рода *Himasthla* (Dietz, 1909), паразитирующие в куликах.

Himasthla leptosoma (Greplin, 1829)

Трематоды этого вида обнаружены в морских песочниках, камнешарках и куликах- сороках.

Himasthla militaris (Rudolphi, 1803)

Паразиты этого вида обнаружены у двух морских песочников, обследованных в июле 1998 года.

Himasthla sp. II.

В феврале 1994 года в тонком кишечнике одного морского песочника была найдена химастилина, которую нельзя отнести ни к одному из известных видов. По той же причине, что и в случае с *Himasthla* sp. I, мы оставляем вопрос о систематическом статусе этой формы открытым.

4.3 Трематоды рода *Himasthla* (Dietz, 1909) из моллюсков *Littorina saxatilis* Кандалакшского залива Белого моря.

Необходимость добавления данного раздела связана с тем, что мариты представителей этого рода, обладая достаточно высокой продолжительностью жизни (Loos-Frank, 1967), способны перемещаться со своими хозяевами (морскими птицами) на значительные расстояния. Поэтому возможно ожидать появления на баренцевоморском побережье Кольского полуострова птиц, зараженных химастилинами из других районов.

В ходе проведенных экспериментальных работ удалось установить, что партениты трематод из литоральных моллюсков *L. saxatilis* Кандалакшского залива относятся к виду *H. elongata*.

4.4 Зараженность морских птиц Баренцева моря различными видами химастилин.

Из обследованных восьми видов птиц заражены химастилинами пять видов: морская и серебристая чайки, морской песочник, кулик-сорока и камнешарка (табл. 3). В чайках зафиксирован только один вид - *Himasthla larina*, а в куликах два вида химастилин: *H. leptosoma* и *H. militaris*.

По характеру питания обследованные птицы делятся на три группы: моевка, основу питания которой составляют пелагические рыбы; серебристая и морская чайки, питающиеся как рыбой, так и беспозвоночными; различные кулики и гаги, питающиеся только беспозвоночными.

Соответственно вероятность инвазии моевок метацеркариями химастилин практически равна нулю.

Иная ситуация складывается с гагами, которые, потребляя огромное количество беспозвоночных литоральной зоны (Белопольский, 1971; Бианки и др., 1979; Шкляревич, Шкляревич, 1982) и имея богатую по видовому составу гельминтофауну, оказываются свободными от химастилин (Белопольская, 1952; Галактионов и др., 1997 и др.). В кишечниках вскрытых нами гаг иногда удавалось обнаружить марит химастилин, погибших на самых ранних стадиях развития. Следовательно, можно сделать вывод, что гага является для химастилин неспецифичным (абортивным) хозяином.

По другим видам птиц можно четко выделить две группы, различающиеся как по питанию, так и по видам химастилин. В чайках (за исключением моевки) зафиксированы представители только одного вида - *H. larina*, а среди различных видов куликов - представители видов *H. leptosoma* и *H. militaris*.

Таблица 3
Зараженность морских птиц представителями рода *Himasthla*
(ЭИ - экстенсивность инвазии,
ИИ_{max} - максимальная интенсивность инвазии).

Вид птицы	Вид паразита					
	<i>H. larina</i>		<i>H. leptosoma</i>		<i>H. militaris</i>	
	ЭИ	ИИ _{max}	ЭИ	ИИ _{max}	ЭИ	ИИ _{max}
<i>Calidris maritima</i>	-	-	68,4%	10 экз.	11,8%	3 экз.
<i>Haematopus ostralegus</i>	-	-	33,3%	3 экз.	-	-
<i>Arenaria interpres</i>	-	-	66,7%	3 экз.	-	-
<i>Larus argentatus</i>	100%	До 1000 экз.	-	-	-	-
<i>Larus marinus</i>	14,3%	4 экз.	-	-	-	-
<i>Rissa tridactyla</i>	-	-	-	-	-	-

Заражение морской и серебристой чаек происходит при поедании ими мидий. При этом низкие показатели экстенсивности и интенсивности инвазии у морских чаек, по сравнению с серебристыми, объясняются тем, что в питании этого вида птиц большую долю составляют рыбные корма (Белопольский, 1971).

Жизненный цикл вида *H. leptosoma* до сих пор не расшифрован, но, учитывая достаточно высокую экстенсивность инвазии окончательных хозяев - куликов, и то, что эти паразиты фиксировались на протяжении всех лет исследований и в разные сезоны, можно утверждать, что представители этого вида постоянно циркулируют в прибрежных экосистемах Баренцева моря.

В отличие от *H. leptosoma* марицы вида *H. militaris*, были отмечены только в июле 1998 года всего в двух морских песочниках. Большинство сведений о структуре жизненного цикла этих паразитов, биологии и экологии промежуточных и окончательных хозяев, которыми мы обладаем, говорят в пользу предположения, что данный вид не присутствует в экосистемах Баренцева моря постоянно, а его эпизодическое появление связано с сезонными миграциями окончательных хозяев - морских песочников.

С этой точки зрения достаточно интересным выглядит отсутствие среди химастрин Баренцева моря вида *H. elongata*. Поскольку в соседних морях, как Северном, так и Белом, этот вид является обычным среди гельминтофауны чайковых птиц (Loos-Frank, 1967; Werding, 1969, наши данные), при этом схема жизненного цикла этого вида практически полностью совпадает со схемой жизненного цикла *H. larina*. Однако на Баренцевом море этот вид ни разу не отмечался (Белопольская, 1952; Галактионов и др. 1997). По всей видимости, в условиях баренцевоморской литорали реализация жизненного цикла вида *H. elongata* становится невозможной, даже, несмотря на то, что инвазионное начало может быть принесено окончательными хозяевами - чайками из соседних регионов.

Таким образом, среди химастрин - паразитов чаек самым северным видом является вид *H. larina*, который обитает на северо-восточной границе ареала всего рода *Himasthla*. То же можно сказать и в отношении вида *H. leptosoma* и куликов, однако этот вид значительно более космополитичен, поскольку встречается и в других более южных районах.

ГЛАВА 5. ФАЗОВЫЙ АНАЛИЗ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ТРЕМАТОД ВИДА *HIMASTHLA LARINA*.

При проведении фазового анализа жизненного цикла химастрин Баренцева моря мы были вынуждены ограничиться представителями только одного вида - *H. larina*, поскольку это единственный из двух видов химастрин, который постоянно присутствует в районе исследований и у которого расшифрован жизненный цикл.

5.1-2 Яйца и мирацидии.

Для всех форм химастрин характерно наличие активноплавающего мирацидия и все развитие этой личинки происходит во внешней среде. В ходе экспериментальных работ показано, что вылупление мирацидиев из яиц у вида *H. larina* происходит в течение 4-6 дней. Налицо значительное сокращение сроков созревания мирацидия по сравнению с химастринами Северного моря (там они составляют 12-15 дней).

Пространственно-временная структура гемипопуляций яиц и мирацидиев формируется в два этапа. Первый связан с активностью, особенностями биологии и распределением окончательных хозяев - морских птиц. Соответственно более высокие концентрации можно ожидать в местах, наиболее часто посещаемых этими птицами и, прежде всего, в местах кормежки. На втором этапе в действие вступают абиотические факторы, которые обеспечивают перераспределение яиц и мирацидиев внутри первичного очага. Здесь главную роль играет гидродинамический режим. Его характер обуславливается приливно-отливными циклами, прибойностью, и характером речного водостока. При этом на определенных участках литорали может происходить аккумуляция яиц, а на других сильное изреживание.

Кроме того яйца должны оставаться на литорали, где присутствуют потенциальные животные-хозяева. Поэтому формирование очагов заражения первых промежуточных хозяев будет происходить в хорошо защищенных от высыхания местах.

5.3 Гемипопуляции партенит.

После заражения мирацидием первых промежуточных хозяев в последних формируется микрогемипопуляция партенит редиоидного типа.

Формирование пространственной структуры гемипопуляций партенит будет обуславливаться распределением локальных гемипопуляций мирацидиев, и набором условий внешней среды, которые позволят мирацидию осуществить заражение. Поскольку первые промежуточные хозяева химастилин встречаются практически повсеместно, доминирующее значение будет иметь именно последняя группа факторов. Как показали результаты паразитологических вскрытий литторин в губах и заливах Кольского полуострова, зараженных партенитами химастилин моллюсков удается обнаружить только в местах, так или иначе защищенных от воздействия открытого моря. На открытых участках побережья, а так же на выходе из бухт, заражения не наблюдается.

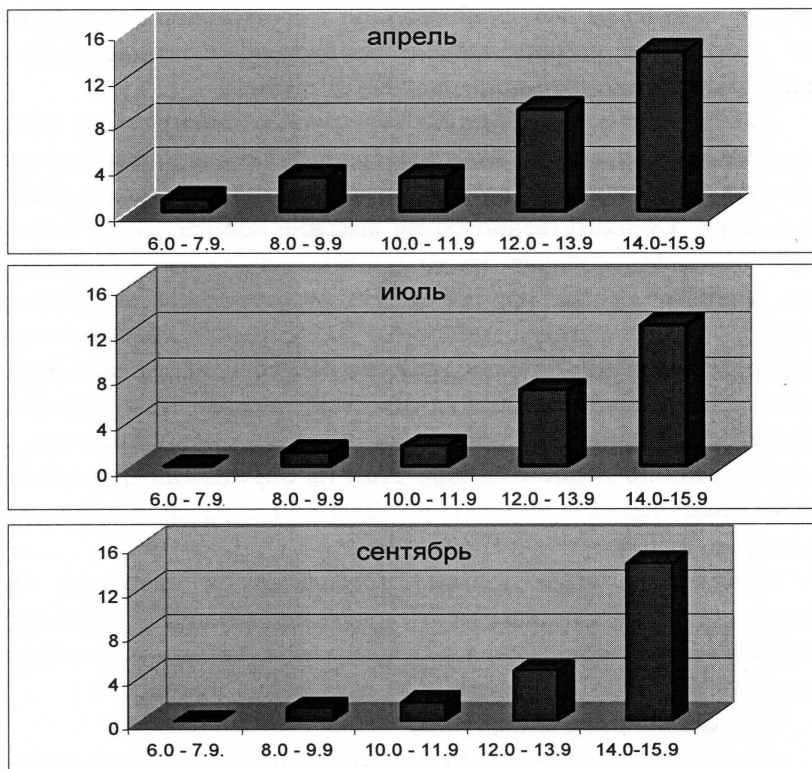


Рис. 2. Экстенсивность инвазии моллюсков *Littorina saxatilis* различных размерных классов партенитами трематод рода *Himasthla*.

Неравномерное распределение микрогемипопуляции редий химастилин может обуславливаться и неоднородностью популяций хозяев. Одной из наиболее общих закономерностей является увеличение экстенсивности инвазии у моллюсков старших возрастных групп. Не являются исключением из этого правила и представители рода *Himasthla* (рис. 2). Молодые моллюски, не достигшие размеров 6 мм, оказываются полностью свободными от заражения. С увеличением размеров, а соответственно и возраста моллюсков, увеличивается и показатель экстенсивности инвазии.

Сезонная динамика микрогемипопуляции редий.

В зависимости от характера и стадии развития отрождаемого взрослыми редиями потомства нами условно выделялось три типа локальных микрогемипопуляций партенит (рис. 3):

I тип - локальные микрогемипопуляции, в которых подавляющее большинство (более 80%) редий содержат зрелые и готовые к выходу церкарии;

II тип - локальные микрогемипопуляции редий с зародышевыми шарами и эмбрионами церкарий на ранних стадиях развития;

III тип - локальные микрогемипопуляции, в которых имеется значительное количество (более 20%) редий, отрождающих следующее поколение редий.

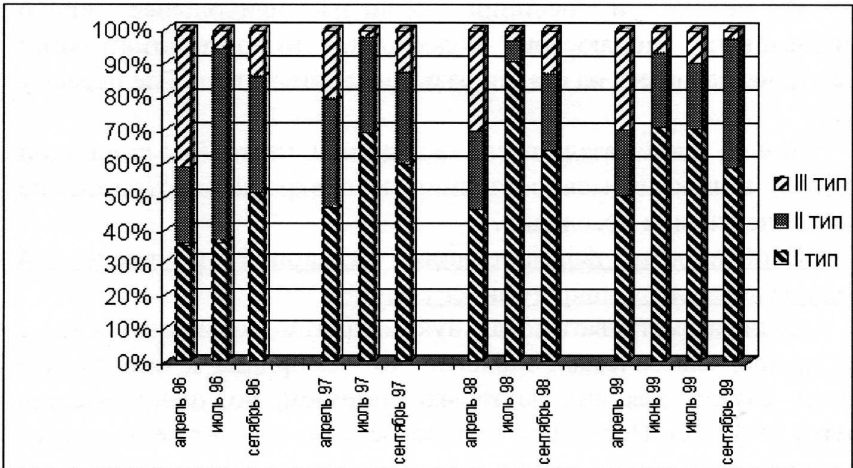


Рис. 3. Соотношение локальных микрогемипопуляций различных типов (пояснения в тексте).

Наибольшее количество моллюсков с микрогемипопуляциями III типа встречается в апрельских пробах и составляет от 25 до 45%. В дальнейшем этот показатель заметно падает и в течение летнего периода не превышает 5-8 %. Осенью он несколько возрастает (10-15%), оставаясь, однако, заметно ниже весенних показателей.

Таким образом, наиболее полное обновление состава микрогемипопуляций партенит происходит в апреле-мае. В летний период подавляющее большинство партенит переходит на отрождение личинок гермафродитного поколения - церкарий.

В начале осени, в сентябре-октябре, у части редий происходит переопределение характера отрождаемого потомства. Это приводит к тому, что к наступлению холодов в моллюсках увеличивается число относительно молодых редий с возрастом не более 1.5-2 месяца, которые, по всей видимости, легче переносят неблагоприятные условия.

Микрогемипопуляции второго типа формируются в моллюсках, на наш взгляд, по двум причинам. Либо когда происходит заметное обновление состава редий, вследствие феномена переопределения характера отрождаемого потомства. Либо когда заражение моллюска химастинами произошло относительно недавно, и мы имеем дело с молодой группировкой редий.

В летний и осенний периоды наибольшее число обследованных моллюсков содержали микрогемипопуляции партенит, находящиеся на стадии развития соответствующие первому типу.

Зимой, как показали наши наблюдения, партениты химастилин находятся в покоящемся состоянии и прекращают отрождение личинок следующих поколений.

Особенности формирования размерной и численной структуры локальных микрогемипопуляций.

Если рассматривать локальную микрогемипопуляцию редий с точки зрения классической экологии, то мы приходим к выводу, что моллюск служит для них не только биотопом, но, одновременно, является ресурсом. Поскольку в данном случае паразит не оказывает на хозяина однозначного патогенного воздействия, приводящего к его гибели, речь должна идти о ресурсе возобновляемом.

Условия, при которых любая зависящая от возобновляемого ресурса популяция может существовать длительное время, описываются формулой:

$$V_{\text{потр.}} \leq V_{\text{воз.}}$$

где: $V_{\text{потр.}}$ - скорость использования (потребления) ресурса;

$V_{\text{воз.}}$ - скорость возобновления ресурса.

В свою очередь скорость потребления ресурса ($V_{\text{потр.}}$) у редий химастилин должна зависеть от численности паразитов и их размеров.

$$V_{\text{потр.}} = f(N; L)$$

где N - численность редий;

L - размер редий.

Понятно, что для химастилин последние два показателя определяют общую биомассу локальной микрогемипопуляции редий.

Редии химастилин являются гистиофагами, то есть питаются непосредственно тканями хозяина. Поэтому численный и размерный состав локальных микрогемипопуляций должны зависеть от массы последнего. В нашем случае этот показатель будет определять емкость биотопа (паразитоемкость хозяина) и скорость возобновления ($V_{\text{воз.}}$) ресурса.

В ходе проведения исследований в губе Ярнышной были отобраны моллюски *Littorina saxatilis*, зараженные редиями вида *H. larina*. При этом определяли массу моллюска, подсчитывали количество паразитов и определяли их среднюю длину. Полученные данные обработаны в программном пакете Golden Software Surfer 7.0. Результат представлен на рисунке 4.

На полученной нами модели можно четко выделить три области, определяющие тенденции в формировании структуры микрогемипопуляций. В моллюсках, где количество редий не превышает 140-160 экземпляров (область А), увеличение их размера происходит одновременно с увеличением их численности и практически независимо от размера моллюска. В другом случае, когда в моллюске содержится 150-250 редий (область В), увеличение их размера может идти только параллельно с увеличением массы хозяина. В локальных микрогемипопуляциях с высокой численностью

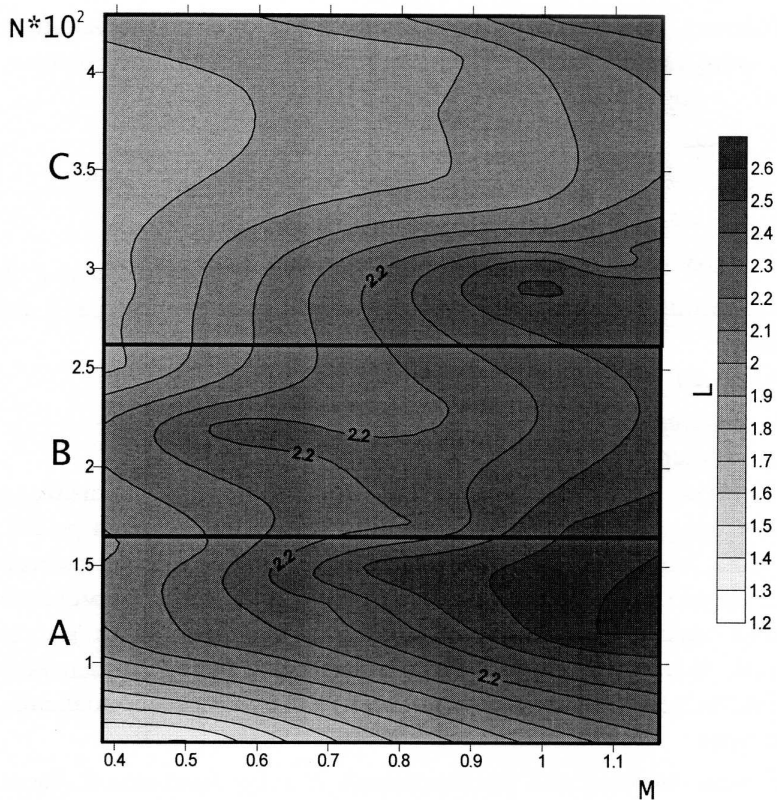


Рис. 4. Зависимость между массой моллюска (M, г), численностью редиий (N) и их средней длиной (L, мм) (пояснения в тексте).

(область С) мы наблюдаем обратную связь между размером редиий и их количеством.

Основой такого разделения послужили следующие причины. В первой области количество редиий относительно невелико и заполнение биотопа еще не произошло. Таким образом, остается возможность как для увеличения численности редиий, так и их размеров. По мере роста численности паразитов и насыщения биотопа средний размер редиий, а, соответственно, увеличение общей биомассы микрогемипопуляции может увеличиваться только с нарастанием массы моллюска. Любые последующие изменения

численности или размерной структуры, находясь в обратной зависимости, будут приводить к стабилизации общей биомассы микрогемипопуляции паразитов.

5.4 Гемипопуляция церкарий.

Церкария - вторая свободноживущая активноплавающая стадия в жизненном цикле трематод. Как показали наши эксперименты, срок жизни церкарий *H. larina* не превышает 36-42 часов, при этом период свободного плавания составляет 6-12 часов. Кроме того, экспериментально установлено, что у данного вида отсутствуют выраженные пики эмиссии. Выделение церкарий из зараженных гастропод происходит равномерно в течении суток, и локальные гемипопуляции церкарий будут представлены особями различных возрастов.

В формировании пространственно-временной структуры гемипопуляции церкарий химастилин определяющую роль будут играть два фактора: характер распределения и динамики микрогемипопуляций партенит и особенности гидродинамического режима конкретного участка побережья. При этом следует учитывать, что само формирование микрогемипопуляций партеногенетического поколения может проходить только в местах со спокойным гидродинамическим режимом. Таким образом, то, что церкарии попадают в благоприятные, с точки зрения гидродинамики, условия, оказывается изначально предопределено характером пространственного распределения группировок предыдущей стадии жизненного цикла.

5.5 Гемипопуляция метацеркарий.

Как показали исследования, с момента внедрения церкарий во второго промежуточного хозяина - мидию, до формирования метацеркарий, инвазионных для окончательного хозяина, должно пройти около двух суток.

Кроме того, мидия, вследствие повторяющихся актов заражения, способна накапливать (аккумулировать) в себе значительное количество метацеркарий. При этом метацеркарии не оказывают на моллюсков заметного патогенного воздействия. Так неоднократно находили вполне жизнеспособных мидий, в которых находилось более сотни экземпляров метацеркарий *H. larina*.

Наиболее общей закономерностью, которая была выявлена при проведении натуральных наблюдений, является то, что если в данном биотопе присутствует даже незначительное количество зараженных литторин (экстенсивность инвазии может не превышать 1-1.5 %), то мидии, за исключением самых младших возрастных классов, оказываются заражены практически на 100 %. Следовательно, даже минимального количества локальных микрогемипопуляций редий, постоянно "поставляющих" церкарий во внешнюю среду, оказывается достаточным для того, чтобы осуществить заражение всех имеющихся вторых промежуточных хозяев.

5.6 Гемипопуляция марит.

Половой зрелости мариты химастилин достигают быстро и начинают яйцепродукцию уже на четвертый день своего существования. Таким образом, на протяжении почти всей своей жизни (около 30 дней) маритами осуществляется диссеминация инвазионного начала во внешнюю среду.

Пространственное распределение гемипопуляции марит будет определяться двумя факторами: распределением гемипопуляции метцеркарий, и биологическими особенностями окончательных хозяев. По результатам сравнительного анализа гельминтофауны чаек с различных участков побережья, ведущую роль играет именно первый фактор, поскольку в местах с показанным отсутствием заражения среди мидий, зараженные птицы встречаются крайне редко.

Таким образом, даже в такой мобильной группе животных, как морские птицы, имеют место локальные различия в составе гельминтофауны, обусловленные, прежде всего, наличием инвазионного начала в данном конкретном участке побережья.

ГЛАВА 6. ОБСУЖДЕНИЕ.

6.1 Особенности формирования очагов заражения трематод рода *Himasthla* в прибрежных биоценозах Баренцева моря.

Расположение очагов заражения конкретного вида паразита определяется двумя группами факторов - биотическими и абиотическими. К биотическим факторам относятся распределение и особенности биологии животных-хозяев, которые позволяют существовать паразитическим стадиям жизненного цикла, а также

переходить от хозяина к хозяину по трофическим цепям.

Абиотические факторы и, прежде всего, гидродинамика конкретного участка побережья, определяют возможность существования свободноживущих расселительных стадий жизненного цикла паразита и способны либо значительно облегчить, либо, напротив, полностью заблокировать возможность дальнейшего продвижения по "цепочке" жизненного цикла.

Для химастрин определять возможность появления и существования конкретного очага заражения, прежде всего, будут именно абиотические факторы.

Наши исследования по изучению биологии и пространственно-временного распределения гемипопуляций отдельных фаз жизненного цикла химастрин говорят о том, что очаги заражения располагаются в бухтах со спокойным гидродинамическим режимом, так или иначе защищенных от воздействия открытого моря. При этом, если имеется даже незначительная зараженность первых промежуточных хозяев, то можно с практически полной уверенностью говорить о том, что очаг заражения в данном биотопе существует, поскольку зараженность вторых промежуточных хозяев в этом случае приближается к 100 %.

Таким образом, необходимым и достаточным условием для образования очага заражения является возможность формирования микрогемипопуляций партенит в первых промежуточных хозяевах. Соответственно самыми слабыми звеньями во всей цепочке жизненного цикла химастрин оказываются две предшествующие свободноживущие стадии: яйца и мирацидии. Именно от их успешного развития зависит, удастся ли этой группе паразитов сформировать очаг заражения.

Для химастрин дело осложняется тем, что в их жизненном цикле сохраняется ряд архаичных особенностей, к которым, безусловно, можно отнести созревание яиц во внешней среде и наличие свободноплавающего мирацидия. Проходящие период созревания яйца оказываются подвержены всему набору неблагоприятных воздействий внешней среды, которые характерны для литоральных биоценозов (активная гидродинамика, обсыхание, значительные температурные колебания и т.д.). При этом,

большинство из них погибают от отсутствия влаги в период отливов или оказываются смыты на глубину, и исключаются из дальнейшей реализации жизненного цикла.

Соответственно становится понятно, почему все обнаруженные нами очаги заражения оказываются расположены во внутренних участках бухт, глубоко врезанных в береговую линию и никогда на открытых участках побережья. При этом максимальная экстенсивность инвазии первых промежуточных хозяев наблюдается, если в таких бухтах имеются пологие отмели или пляжи. Кроме того, на таких отмелях и пляжах, как правило, сконцентрировано большое количество литоральных беспозвоночных, что делает их привлекательными для питающихся ими морских птиц, которые, являясь окончательными хозяевами химастилин, осуществляют диссеминацию инвазионного начала, что, в конечном итоге, приводит к постоянному пополнению гемипопуляции яиц (Поддипаев, 1975).

Особенностью Кольского полуострова является то, что на его побережье имеется сравнительно небольшое количество защищенных бухт. При этом с продвижением по побережью с запада на восток их становится все меньше. Кроме того, они, зачастую, удалены друг от друга на значительные расстояния. Соответственно оказываются удаленными друг от друга и очаги заражения химастилинами. Тем не менее, даже такой структуры макрораспределения химастилин, оказывается достаточно для того, чтобы эти паразиты постоянно циркулировали в экосистемах региона.

6.2 Факторы, определяющие успех представителей рода *Himasthla* в биоценозах прибрежного комплекса Баренцева моря.

По большинству признаков мы можем охарактеризовать химастилин, как группу, которой удастся достаточно успешно существовать в Баренцевом море.

Так, очаги заражения этими трематодами можно встретить во всех районах Кольского полуострова. Причем в ряде случаев показатель экстенсивности инвазии первых промежуточных хозяев трематодами рода *Himasthla* может превышать аналогичный показатель представителей семейств *Gymnophallidae* и *Renicolidae*, несмотря на то, что эти семейства считаются гораздо лучше

адаптированными к существованию в литоральных биоценозах (Галактионов, 1987, 1993).

Одной из наиболее важных причин, которые позволили химастинам занять не последнее место среди трематод баренцевоморской литорали, являются две особенности жизненного цикла: способность редий к самовоспроизводству и наличие свободноплавающей церкарии. За счет существования феномена переопределения характера отрождаемого потомства у редий, в первом промежуточном хозяине происходит формирование микрогемипопуляции, стабильное существование которой обеспечивает постоянное поступление во внешнюю среду особей следующей стадии жизненного цикла - церкарий. Длительное существование локальной микрогемипопуляции редий обеспечивается ее сложной возрастной динамикой, при которой формируется особая численная и размерная структура группировки, позволяющая снизить патогенное воздействие паразитов на организм животного-хозяина.

Церкарии заражают вторых промежуточных хозяев - мидий, и превращаются в организме последних в метацеркарий - покоящуюся стадию жизненного цикла, не оказывающую на организм хозяина заметного патогенного эффекта. Со временем в мидии может накапливаться значительное количество метацеркарий, которые в течение нескольких лет остаются инвазионными для окончательных хозяев.

Еще одной особенностью биологии химастинов, облегчающей им задачу существования в литоральных биоценозах, является достаточно высокая продолжительность жизни их марит. При этом этап маритогонии занимает не очень большой промежуток времени - не более 4 дней. В итоге в течение месяца происходит яйцепродукция и диссеминация инвазионного начала во внешнюю среду.

Кроме того, у баренцевоморского вида *H. larina* зафиксировано значительное сокращение сроков созревания яиц по сравнению с большинством видов Северного моря. Это, безусловно, имеет серьезное адаптивное значение, поскольку с уменьшением времени, которое яйцо проводит во внешней среде, уменьшается вероятность его гибели от каких-либо неблагоприятных факторов.

ВЫВОДЫ.

1. В литоральных биоценозах Баренцева моря постоянно циркулируют представители двух видов рода *Himasthla*. Для представителей чайковых птиц это вид *H. larina*, для куликов - вид *H. leptosoma*. Присутствие вида *H. militaris* на Баренцевом море носит эпизодический характер, и связано с сезонными миграциями окончательных хозяев.

2. Первыми промежуточными хозяевами вида *H. larina* являются моллюски *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*, вторыми промежуточными хозяевами - мидии (*Mytilus edulis*), окончательными хозяевами чайковые птицы.

3. В рамках проведения фазового анализа жизненного цикла баренцевоморского вида *H. larina* установлены следующие особенности биологии отдельных фаз жизненного цикла:

Сроки созревания мирацидия данного вида составляют 4-5 дней, что значительно меньше, чем у изученных видов Северного моря;

Для микрогемипопуляций редий характерно два пика отрождения себе подобных (весной и осенью), которые приводят к обновлению состава микрогемипопуляции, и незначительное воспроизводство в течение всего года, увеличивающее общую численность;

Общая биомасса группировок редий в первых промежуточных хозяевах имеет тенденцию к стабилизации за счет обратной зависимости между их размерами и численностью;

Эмиссия церкарий данного вида не имеет ярко выраженных пиков, а происходит постоянно в течение суток.

4. Очаги заражения данной группой паразитов формируются в районах со строго определенными биотопическими и гидродинамическими условиями. На Баренцевом море они возникают в глубоко вдающихся или закрытых от воздействия открытого моря бухтах с пологими песчаными или илисто-песчаными пляжами, в которых, за счет отсутствия активной гидродинамики, обеспечивается длительное пребывание на литорали свободноживущих стадий жизненного цикла.

5. Основными факторами, определившими успех химастилин в литоральных экосистемах Баренцева моря, являются:

способность к формированию полноценных микрогемипопуляций партенит в первых промежуточных хозяевах, обеспечивающих длительное поступление церкарий во внешнюю среду;

отсутствие патогенного воздействия на вторых промежуточных хозяев, благодаря чему в последних может накапливаться значительное число метацеркарий, длительное время (несколько лет) сохраняющих инвазионность для окончательных хозяев;

высокая продолжительность жизни взрослой стадии гермафродитного поколения - мариты;

устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов внешней среды свободноживущих стадий жизненного цикла.

Основные публикации по теме диссертации:

Галактионов К.В., Куклин В.В., **Ишкулов Д.Г.**, Галкин А.К., Марасаев С.Ф., Марасаева Е.Ф., Прокофьев В.В. К гельминтофауне птиц побережья и островов Восточного Мурмана (Баренцево море) // Экология птиц и тюленей в морях северо-запада России. Апатиты, 1997. С. 67-153.

Ишкулов Д.Г., Куклин В.В. К фауне химастилин Восточного Мурмана // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 1. С. 84-94.

Ишкулов Д.Г. Биология свободноживущих личинок дигенетического сосальщика *Himasthla larina* (Trematoda: Echinostomatidae) // Материалы конференции молодых ученых ММБИ. Мурманск, 1998. С. 26-30.

Ишкулов Д.Г. Паразитофауна птиц и моллюсков губы Яръншной (Восточный Мурман). Апатиты, 1998. 49 с.

Ишкулов Д.Г. О видовой принадлежности личинок трематод *Himasthla* (Trematoda:Echinostomatidae) из моллюсков *Littorina saxatilis* Кандалакшского залива Белого моря // Паразитология, 2001. Т.35, №1, С. 81-85.

Ишкулов Д.Г. Факторы, определяющие успех некоторых примитивных семейств трематод в биоценозах прибрежного комплекса Баренцева моря // Материалы конференции молодых ученых ММБИ. Мурманск, 2001. С. 26-30.

Ишкулов Д.Г. Микрогемипопуляции партенит трематод как объект эколого-популяционных исследований // Материалы конференции молодых ученых ММБИ. Мурманск, 2002. С. 57-61.

Ишкулов Д.Г. Состав и сезонная динамика микрогемипопуляций редий трематод *Himasthla larina* (Trematoda:Echinostomatidae) Баренцева моря // Материалы международной конференции "Проблемы современной паразитологии" (Петрозаводск 6-12 октября 2003 г.). С-Петербург, 2003. С. 184-186

Ishkulov D.G. On the formation of infection focuses of seabirds in the Barents sea // Bulletin of the Scandinavian society for parasitology 2000. Vol. 10, № 2. P. 114.