УДК 576.895.122 : 594.124(262.5)

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ТРЕМАТОДЫ PARVATREMA DUBOISI — ПАРАЗИТА ЧЕРНОМОРСКОЙ МИДИИ

В. К. Мачкевский

В течение нескольких лет исследовались особенности биологии и экологии малоизученного вида трематод Parvatrema duboisi, использующего в качестве дополнительного хозяина черноморскую мидию — перспективный объект марикультуры. Получены новые данные о распределении паразита в скаловых поселениях мидии, особенностях взаимоотношений в данной паразито-хозяинной системе, распространении трематоды в Черном море, влиянии на ее численность ряда экологических факторов и др.

В настоящее время известно, что черноморская мидия Mutilus galloprovincialis Lam. является дополнительным хозяином одного вида трематод из сем. Gymnophallidae Morozov, 1955. Первоначально метацеркария из мидии была описана Синицыным (1911) под названием Adolescaria perla Sinitzin, 1911. Долгих (1965) отнесла эту метацеркарию к виду *Gymnophalloides macroporus* Lister, Jameson, Nicoll, 1913. Позже этот же автор экспериментально установила принадлежность их к Parvatrema timondavidi Bartoli, 1963 (Долгих, 1973). В статье Гаевской содержатся заметки о биологии и экологии метацеркарии. Бартоли (Bartoli, 1974) относит P. timondavidi к синониму Parvatrema duboisi (Dollfus) Bartoli, 1974. В целом жизненный цикл и биология Р. duboisi мало изучены. Так не известен первый промежуточный хозяин, не описаны партениты, до сих пор в Черном море не известны окончательные хозяева трематоды, явно недостаточны сведения об экологии. Учитывая вышеизложенное, а также перспективу развития марикультуры черноморской мидии, которой данный паразит, вероятно, может наносить существенный вред, мы предприняли более углубленное исследование биологических и экологических особенностей P. duboisi.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 1983—1985 гг. на восточном и западном побережьях Крыма. Для проведения стационарных исследований выбраны устье бухты Карантинная в г. Севастополе (местонахождение вспомогательного коллектора городской канализации) и Голубые бухты (в районе центрального коллектора городской канализации) (рис. 1). В работе использораны традиционные гельминтологические и гистологические методы. Метацеркарии изучали живыми и на постоянных препаратах. Всего обследованию подвергнуто 1413 экз. мидий 1.

¹ Автор выражает благодарность выпускнице Симферопольского госуниверситета И. Н. Тринитко за помощь в сборе и обработке материала.



Рис. 1. Места гельминтологического обследования мидий на крымском побережье.

Темные точки — места сбора материала; на вставке — штриховкой показано направление движения канализационного стока в р-не Севастополя.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В Карантинной бухте отмечена наивысшая, близкая к 100 %, зараженность мидии метацеркариями; интенсивность заражения отдельных моллюсков превышала 3000 экз. Сходство морфометрических признаков личинок с описанными Гаевской (1973) и Бартоли (1974) позволило нам отнести их к виду *Parvatrema* duboisi.

Метацеркарии в хозяине локализовались поодиночке и группами по 2—893 особи, преимущественно в мантии, в экстрапалиальной полости под макушкой раковины, реже в жабрах и гепатопанкреасе. Максимальная их концентрация в мантии, как правило, наблюдается у основания жабр, ближе к ротовому отверстию, иногда мы находили их даже в ротовых лопастях. В поле гонад они встречаются реже, но при этом травмируют и разрушают часть ацинусов, сдавливая и замещая их.

Заслуживают внимания своеобразные скопления метацеркарий, которые по характеру локализации и некоторым морфологическим признакам можно разделить на две группы. В мантии регулярно встречаются характерные комплексы из 2-35 экз. метацеркарий. Нередко эти комплексы окружены хорошо различимой оболочкой, напоминающей наружную часть тегумента спороцисты (рис. 2, a). В экстрапалиальной полости под макушкой каждой из створок раковины зараженной мидии обычно встречаются более крупные друзоподобные скопления, насчитывающие от 20 до 900 экз. метацеркарий. В подмакушечных комплексах одной мидии численность метацеркарий неодинакова, объединяющей мембраны у них не выявлено (рис. 2, δ). Замечено, что в тех и других ком

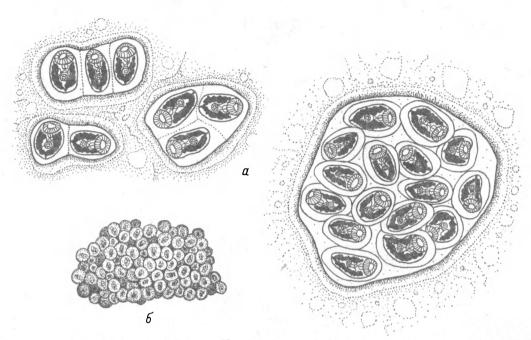


Рис. 2. Метацеркарии P. duboisi в различного вида «комплексах».

a — «комплексы», локализованные в складках мантии; δ — друзоподобный «комплекс», локализованный в экстрапаллиальной полости под макушкой раковины мидии.

плексах часто находятся метацеркарии меньших размеров с неясно различимым экскреторным пузырем и окрашенными в желтый цвет ветвями кишечника.

Нередко у зараженных метацеркариями мидий в мантии (в складках и с дорсальной стороны) обнаруживается разноразмерный жемчуг, в подмакушечной области раковины — блистеры. Жемчуг имеет не только различные размеры, но и форму; чаще встречаются округлые, неправильной формы, реже чечевицеподобные и плоские жемчужины (рис. 3, а). Сквозь прозрачные известковые слои небольшой жемчужины иногда хорошо видна метацеркария

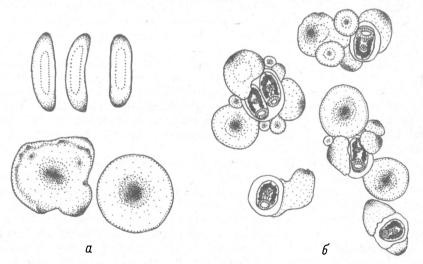


Рис. 3. Различные формы жемчуга с метацеркариями *P. duboisi*. . *a* — одиночные жемчужины; *б* — друзы из жемчуга с метацеркариями.

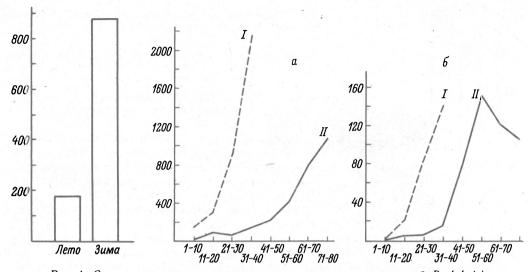


Рис. 4. Сезонные различия численности гемипопуляции метацеркарий *P. duboisi*. По оси абсцисс — сезоны времени; по оси ординат — значение ИО (экз./особь).

Рис. 5. Изменения зараженности метацеркариями *P. duboisi* мидий в зависимости от их размеров и глубины обитания.

a — правый берег Карантинной бухты (корпус ИнБЮМ): I — глубина 0 — 0.3 м, II — глубина 2.5 — 3.0 м; 6 — левый берег Карантинной бухты (музей): I — 0.1 — 0.3 м выше уровня воды, II — глубина 2.5 — 3.0 м; по оси абсцисс — размерные группы мидий; по оси ординат — ИО (экз./особь).

благодаря крупному темноокрашенному экскреторному пузырю. В середине более крупных жемчужин просвечивает лишь темное ядро. Из таких жемчужин при раздавливании удавалось извлечь метацеркарию; некоторые из них сохраняли форму тела, но большинство были сморщенными. Кроме изоляции в отдельных жемчужинах, метацеркарии оказываются локализованными в друзах, состоящих из разноразмерных мелких жемчужин со светлым ядром (рис. 3, 6). Поверхность жемчужины, прилегающей к цисте метацеркарии, сферически вогнута (рис. 3, 6). Многочисленные блистеры, встречающиеся с внутренней стороны макушки раковины, как правило, имеют темные ядра. Кроме того, здесь же некоторые метацеркарии полностью или частично вмурованы в перламутровый слой. Обычно количество жемчуга прямо пропорционально интенсивности заражения метацеркариями и размеру мидий. Максимальное число жемчужин в одной мидии превышало 500 экз. Встречаемость моллюсков, содержащих жемчуг, составляет в выборке 58%, а среди крупных мидий достигает 100%.

Мы предприняли попытку выявить влияние ряда экологических факторов на численность гемипопуляций метацеркарий $P.\ duboisi$ в поселениях мидии. К таковым мы отнесли возраст мидий и глубину их обитания, сезон года, загрязнение среды бытовыми стоками, географические особенности исследуемых районов.

Имеющийся в нашем распоряжении материал позволил оценить зараженность мидии метацеркариями в четырех географически разобщенных районах: Западный Крым (соленое озеро Донузлав), бухты г. Севастополя, Восточный Крым (Кара-Даг, Новый Свет), Керченский пролив (мыс. Такиль) (рис. 1). Самые высокие показатели инвазированности зарегистрированы в районе Севастополя, значительно меньшие — в Керченском проливе. В Восточном Крыму и озере Донузлав зараженных метацеркариями мидий не обнаружено.

Сезонные изменения численности гемипопуляции метацеркарий в мидиях

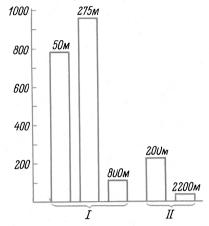


Рис. 6. Изменение плотности гемипопуляции метацеркарий P. duboisi вдоль градиента разбавления канализационного стока.

По оси абсцисс: I — р-н Карантинной бухты, II — р-н Голубых бухт; по оси ординат — ИО (экз./особь).

исследовали в районе Севастополя. Оказалось, что она в зимний период превышает летнюю почти в 5 раз (рис. 4).

В материале из района Севастополя мидии различных размерно-возрастных групп оказались заражены метацеркариями неравномерно: численность метацеркарий увеличивается с размером хозяина (рис. 5), поэтому большая часть метацеркарий локализована в моллюсках, достигших половой зрелости.

Анализ проб, взятых на противоположных берегах Карантинной бухты (рис. 1) с глубины 2.5—3 м и возле уреза воды, показал, что внутри размерновозрастных групп мидий численность метацеркарий с глубиной убывает (рис. 5). При этом ближе к поверхности воды преобладают мелкие (2—3 см) мидии, образующие плотные поселения, тогда как на глубине 2.5—3 м численно и по массе доминируют моллюски более крупных размеров, что характерно для распределения мидий в скаловых поселениях открытого побережья (Воробьев, 1938; Валовая, Казанкова, 1979).

Одной из задач нашего исследования явилось выяснение воздействия бытовых стоков на зараженность мидии метацеркариями P. duboisi. Для этого в районах двух стоков городской канализации — у Карантинной бухты (маломощный, аварийный) и в районе Голубых бухт (постоянно действующий) брали пробы моллюсков с одинаковой глубины (2.5—3 м), начиная от стока и вдоль градиента его разбавления. В Голубых бухтах первая выборка сделана в 200 м от стока, вторая — в 11-кратном удалении от него. При этом зараженность моллюсков изменялась обратно пропорционально удалению от источника загрязнения (рис. 6); на расстоянии 2200 м от стока она сократилась более чем на 50 %. В устье Карантинной бухты исследования проведены в трех точках в 50 м, в 275 м (обе на правом берегу) и в 800 м (на левом берегу) от стока. Распределение метацеркарий в популяции мидий в этом районе оказалось сходным с вышеупомянутым. Наиболее заражены мидии, обитающие в удалении от источника загрязнения на 275 м, несколько меньше — в 50 м от него. В точке, отстоящей от стока на 800 м, зараженность мидий уменьшилась в 7.2 раза по сравнению с ближайшей к стоку точкой (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

О партеногенетической фазе жизненного цикла этой трематоды практически ничего не известно. В мантии мидий были обнаружены разноразмерные комплексы плотно «упакованных» метацеркарий, напоминающие спороцисты с асинхронно развивающимся дочерним поколением. Таким образом, мидия, вероятно, может совмещать роль промежуточного и дополнительного хозяев. В пользу этого предположения говорит тот факт, что церкарии таких видов гимнофаллид, как Gymnophallus affinis и G. nereicola, способны превращаться в метацеркарий, не покидая спороцисты, причем метацеркарии G. affinis в спороцистах инцистируются (Зеликман, 1953; Bartoli, 1974). Природу друзоподобных комплексов из метацеркарий, локализованных в экстрапалиальной полости мидий, в настоящий момент трудно объяснить.

Различные авторы высказывали мнение, что паразиты способны провоцировать образование жемчуга у двустворчатых моллюсков (Dollfus, 1923; Сребродольский, 1986). На формирование жемчуга беломорскими мидиями вокруг метацеркарий гимнофаллид указывала Чубрик (1966). Мы вслед за Синицыным (1911) обнаружили явление инициирования метацеркариями *P. duboisi*, образование жемчуга черноморской мидией *М. galloprovincialis*, но он не приводит количественных данных, что затрудняет сопоставление материала. Причины и механизм образования отдельных жемчужин и друз в мантии, а также многочисленных блистеров в области макушки раковины остаются пока невыясненными. Объяснение Синицыным механизма заключения метацеркарии в известковую капсулу схематично и малоубедительно. Однако положительная корреляция между встречаемостью жемчуга и присутствием метацеркарий свидетельствует о закономерности данного явления.

К числу характерных черт инвазии метацеркариями хозяина следует отнести их предпочтительную локализацию вне обширного поля мантии, где располагаются ацинусы гонад, а в первую очередь в области прикрепления жаберных складок и ближе к утолщенному краю мантии. Хотя иногда метацеркарии встречаются в небольшом количестве в непосредственной близости от ацинусов, вытесняя и травмируя их, но у большинства зараженных мидий явных отклонений в гаметогенезе визуально не выявлено. Лишь у нескольких моллюсков, вся мантия которых была заражена метацеркариями, гонады были не развитыми, а сама мантия имела пленчатый вид. Таким образом, предполагается, что в данной паразито-хозяинной системе выработался взаимоадаптивный механизм, обусловливающий определенную локализацию паразита в тканях

хозяина, не затрагивающую его репродуктивный потенциал.

Широко известно, что возраст хозяина оказывается одним из определяющих факторов в распределении трематод в популяции хозяина (Гинецинская, 1968). В исследуемом нами материале из района Карантинной бухты заражение мидий метацеркариями начинается в первые месяцы жизни по достижении ими 7.5 мм в длину. С ростом моллюсков степень инвазии увеличивается, в результате чего большая часть гемипопуляции метацеркарий оказывается локализованной в мидиях старших размерно-возрастных групп (рис. 5, a, δ). Последние, как указывает Воробьев (1938), доминируют в поселениях скаловой мидии по численности и биомассе. На наш взгляд, это делает более вероятным заражение этой части популяции мидий как в случае пассивного попадания инвазионного начала паразита путем фильтрации, так и при активном поиске личинками своего хозяина.

На распределение метацеркарий $P.\ duboisi$ в скаловом поселении мидии определенное влияние оказывает глубина поселения моллюсков. С увеличением глубины плотность гемипопуляции метацеркарий уменьшается, несмотря на то, что на глубине 2.5-3 м значительно увеличивается численность мидий, а их размерно-возрастной состав изменяется в сторону преобладания крупных моллюсков. Эта закономерность хорошо прослеживается у моллюсков в устье Карантинной бухты (рис. $5,\ a,\ b$). Наблюдаемое явление можно объяснить повышенной вероятностью контакта мидий в приповерхностном слое моря с инвазионным началом паразита, благодаря концентрации здесь окончательных хозяев трематоды, для многих из которых мидия служит кормовым объектом. С глубиной происходит рассеивание инвазионного начала паразита и вероятность заражения мидий уменьшается.

Численность гемипопуляции метацеркарий в районе Севастополя подвержена сезонным изменениям (рис. 4). Значительное увеличение зараженности мидий метацеркариями наблюдается в конце зимы—начале весны. Видимо, это связано с сезонными изменениями в поведении морских птиц — дефинитивного хозяина *P. duboisi*. В летний период морские птицы, занятые на гнездовьях вскармливанием и воспитанием потомства, рассредоточены вдоль черномор-

ского побережья. В зимний период с наступлением холодов многие виды морских птиц совершают кормовые миграции, концентрируясь на мелководье богатых кормом, закрытых от штормов бухт (Костин, 1983), в частности в бухтах Севастополя. Вследствие этого именно в холодное время увеличивается возмож-

ность заражения трематодой мидий в местах зимовки морских птиц.

Исследование антропогенного воздействия на распределение метацеркарий в поселениях мидии, выполненное в двух районах сброса бытовых сточных вод, выявило сходные черты (рис. 6). Не имея данных о механизме и путях заражения мидий личинками трематод и непосредственном воздействии на них загрязняющих веществ канализационного стока, мы предполагаем следующее. С одной стороны, наибольшая численность птиц и, как следствие, концентрация инвазионного начала паразита, наблюдаемые вблизи источника загрязнения, обусловливают и самую высокую зараженность мидий метацеркариями в этом районе (точки 200, 275 м в Голубых и Карантинной бухтах соответственно). С другой стороны, снижение степени заражения мидий в непосредственной близости от стока (50 м) в Карантинной бухте, по-видимому, связано с ингибирующим влиянием высоких концентраций загрязняющих веществ на расселительных личинок P. duboisi. На депрессирующее воздействие на гидробионтов канализационных вод вблизи их сброса указывает ряд исследователей (Беляев и др., 1980; Хайлов и др., 1984). Сокращение численности гемипопуляции метацеркарий с удалением от источника загрязнения на 800 и более метров, вероятно, связано с рассредоточением птиц вдали от источника концентрированной пищи.

Исследуя распространение метацеркарий P. duboisi вдоль крымского побережья, мы убедились в существенном воздействии на него особенностей орографии береговой линии. Из четырех обследованных районов метацеркарии зарегистрированы в двух — бухтах Севастополя и Керченском проливе. В данном случае имеет место опосредованное влияние географического фактора на паразита через его дефинитивного хозяина. Если в районе Севастополя, изобилующем закрытыми мелководными бухтами, встречается много морских птиц, особенно на зимовке, то в районе Кара-Дага и Нового Света высокий открытый скалистый рельеф и большие глубины у берега препятствуют образованию сколь-нибудь значительных скоплений морских птиц ни в один из сезонов года. Так, большой баклан Phalocrocorax aristoteli — потенциальный дефинитивный хозяин P. duboisi — зимой образует большие скопления в районе Севастополя, в то время как на Кара-Даге этот вид спорадичен (Костин, 1983). Отсутствие метацеркарий P. duboisi в мидиях мелководного и закрытого озера Донузлав, вытянутого более чем на 30 км и активно осваиваемого человеком, также можно объяснить малочисленностью этих птиц в данном районе.

Полученные данные значительно расширили сведения о *P. duboisi* и позволили наметить перспективы дальнейших исследований. Изучены особенности биологии. Показаны экологические связи паразита с факторами среды опосредованно через хозяев: мидий и птиц. Выявлено, что метацеркарии провоцируют образование жемчуга мидиями; это затрудняет использование последних в пищу. Однако эти результаты являются далеко не исчерпывающими и ориентируют на углубленное изучение биологии каждой из фаз жизненного цикла, путей циркуляции этой трематоды в биоценозе, механизма заражения мидий, факторов, способствующих инкапсуляции метацеркарий внутри жемчуга, и т. п.

Литература

Беляев В. И., Калугина-Гутник А. А., Хайлов К. М. Математическое моделирование сообщества прибрежных морских макрофитов, подверженных эвтрофированию // Экология моря. Вып. 1. 1980. С. 69—79. Воробьев В. П. Мидии Черного моря // Тр. АзЧерНИРО. 1938. Вып. 11. С. 3—50.

Валовая Н. А., Казанкова И. И. Вертикальное распределение черноморской мидии на сваях // Биология моря. 1979. Вып. 48. С. 53-55.

Долгих А. В. Личинки трематод — паразиты моллюсков крымского побережья Черного моря // Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Севастополь; Львов, 1965. 20 с. Гаевская А. В. Обиологии Parvatrema timondavidi Bartoli, 1963 (Trematoda Gymnophallidae)

в Черном море // Паразитология. 1973. Т. 7, вып. 1. С. 61—66. Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука,

1908. 411 с.

Зеликман Э. А. О жизненном цикле птичьей трематоды Gymnophallus affinis (Jameson et Nicoll, 1913) // ДАН СССР. М., 1953. Т. 91, № 4. С. 989—992.

Костин Ю. В. Птицы Крыма. М.: Наука, 1983. 293 с.
Сребродольский Б. И. Жемчуг. М.: Наука, 1985. 136 с.
Синицын Д. Ф. Партеногенетическое поколение трематод и его потомство в черноморских моллюсках. СПб., 1911. 127 с.
Чубрик Г К Фачка и аколярия жизнесть.

Чубрик Г. К. Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей //

Чубрик 1. К. Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей // Жизненные циклы паразитических червей северных морей. М.; Л.: Наука, 1966. С. 78—164. Хайлов К. М., Празукин А. В., Завалко С. Е., Изместьева М. А., Рындин а Д. Д. Морские макрофиты в градиенте бытового эвтрофирования // Водные ресурсы. 1984, № 5. С. 88—103.

Вагто 1 i P. Recherches sur les Gymnophallidae F. N. Morozov, 1955 (Digenea), parasites d'oiseaux

des côtes de camargue: systematique, biologie et ecologie. Marseille, 1974. 338 p.

Dollf us R. Ph. Le trematode des perles de nacre des moules de Provence // C. R. Acad. Sc. Paris. 1923. T. 176. P. 1427-1429.

Институт биологии южных морей АН УССР, Севастополь

Поступила 9.06.1987

PECULIARITIES OF BIOLOGY OF THE TREMATODE PARVATREMA DUBOISI, A PARASITE OF MYTILUS GALLOPROVINCIALIS

V. K. Machkevsky

SUMMARY

Biological and ecological peculiarities of the little-known trematode Parvatrema duboisi, which uses Black Sea mussels as a second intermediate host, have been studied during several years. New data were obtained on the distribution of the parasite in rocky colonies of mussels, relatioships in this host-parasite system, distribution of the trematode in the Black Sea, effect of some ecological factors on its distribution.