

УДК 576.895.122 : 594(262.5)

**ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОКОЛЕНИЯ
HELICOMETRA FASCIATA RUD., 1891 (TREMATODA: OPESCOELIDAE)
В ЧЕРНОМОРСКИХ МОЛЛЮСКАХ GIBBULA ADRIATICA**

© Ю. М. Корнийчук

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского
НАН Украины, Отдел экологической паразитологии
пр. Нахимова, 2, Севастополь, 99011
Поступила 23.03.2006

Впервые выполнено морфологическое описание партенит трематоды *Helicometra fasciata* Rud., 1819, приведены сведения о сезонной динамике численности гемипопуляции спороцист.

Дочерние спороцисты *H. fasciata* поражают $10 \pm 0.2\%$ обследованной популяции черноморских моллюсков *Gibbula adriatica* (преимущественно особей старших размерно-возрастных групп); локальные микрогемипопуляции дочерних спороцист практически всегда кастрируют хозяев полностью.

Размножение дочерних спороцист *H. fasciata* асинхронное: особей «внучатого» поколения они отрождают в осенне-зимний период, переходя впоследствии к отрождению церкарий; зимой развитие церкарий блокируется. Вторичного переопределения характера потомства каждой спороцисты не происходит, что определяется одногодичным жизненным циклом *G. adriatica*. Объемы эндогенной агломерации у *H. fasciata* крайне незначительны: особи «внучатого» поколения развиваются не более чем из 2 % зародышевых шаров. Энергетические ресурсы моллюска используются партенитами преимущественно для формирования церкарий; это обстоятельство трактуется как адаптация *H. fasciata* к использованию не крупного короткоживущего первого промежуточного хозяина.

Среди крупных таксонов паразитических организмов, известных в Черном море, наиболее представительным являются трематоды: только у рыб их зарегистрировано более 120 видов (Гаевская, Корнийчук, 2003). Сложность жизненных циклов представителей этой систематической группы обуславливает известную односторонность в изучении фаз их развития: основное внимание традиционно уделяется гермафродитному поколению. Исследованию партенит и церкарий в Черном море посвящены 2 крупные сводки (Синицын, 1911; Долгих, 1965), однако и донныне жизненные циклы полностью расшифрованы лишь у $\approx 33\%$ видов из числа отмеченных здесь трематод рыб, а сведения о биологии партеногенетических поколений имеются только для одного вида черноморских сосальщиков (Мачкевский, 1982).

В ходе проводимого нами мониторинга зараженности гельминтами черноморских моллюсков в гонаде гастропод *Gibbula adriatica* (Phil.) были впервые найдены спороцисты *Helicometra fasciata* (Rud., 1819), что позволило полностью расшифровать жизненный цикл этой трематоды в Черном море и получить сведения о биологии ее партенит.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сборы моллюсков *G. adriatica* проводили ежемесячно в 1999—2000 гг. с причальной стенки в Севастопольской бухте Карантинная. Обследовано 1557 экз. гиббул, отобранных на глубине до 1.5 м.

Вскрывали только свежевывловленных моллюсков, их зараженность характеризовали величинами экстенсивности (ЭИ) и средней интенсивности (ИИ) инвазии (Margolis et al., 1982). Изготовление тотальных и гистологических постоянных препаратов проводили по общепринятым методикам. Строение особей партеногенетического поколения исследовали в капле воды на живых объектах, в обездвиженных нагреванием, а также на окрашенных кармином тотальных постоянных препаратах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Партеногенетические поколения трематоды *H. fasciata* представлены материнской и дочерними спороцистами, локализующимися в гонадах *Gibbula adriatica*.

Материнская спороциста была найдена однажды, осенью 1999 г. Она представляла собой тонкостенное колбасовидное образование размерами 0.238 × 0.126 мм, содержащее 16 дочерних спороцист и зародышевых шаров. Вероятно, материнская спороциста *H. fasciata* существует непродолжительное время и быстро сменяется дочерними, поэтому мы рассматриваем спороцисты обоих типов в составе единой гемипопуляции (ГП) партенит.

Количество дочерних спороцист в одном моллюске колебалось от 32 до ≈400 (чаще всего 200—250 экз.). Молодые дочерние спороцисты в силу слабого развития зародышевой полости имеют форму капли (рис. 1, А). По мере роста партенит размеры ее увеличиваются, начинает функционировать герминальная масса и растет количество оформленных зародышевых шаров. Зрелые дочерние партениты (рис. 1, Б—Д) — бесцветные или беловатые организмы, форма которых может изменяться в зависимости от степени сокращения мышц стенки тела, от удлиненно-овальной до червеобразной. Задний конец тела закруглен, на слегка заостренном мускулистом переднем конце («шейке») терминально открывается родильная пора.

Значительная часть полости тела сенильных спороцист (рис. 1, Е) заполнена клеточным детритом, зародышевых шаров и эмбрионов в ней мало, стенка тела истончена, поэтому тело таких партенит мешкообразное и малоподвижное.

Стенки тела дочерних партенит способны волнообразно сокращаться; у спороцист со слабо развитым шизоцелем к активным движениям способна только передняя часть тела (мускулистая «шейка»).

Состав потомства дочерних спороцист *H. fasciata* свидетельствует об асинхронности их размножения: в полости тела одной и той же особи одновременно могут находиться (в различных сочетаниях и соотношениях) зародышевые шары, спороцисты «внучатого» поколения, разновозрастные эмбрионы церкарий и зрелые личинки.

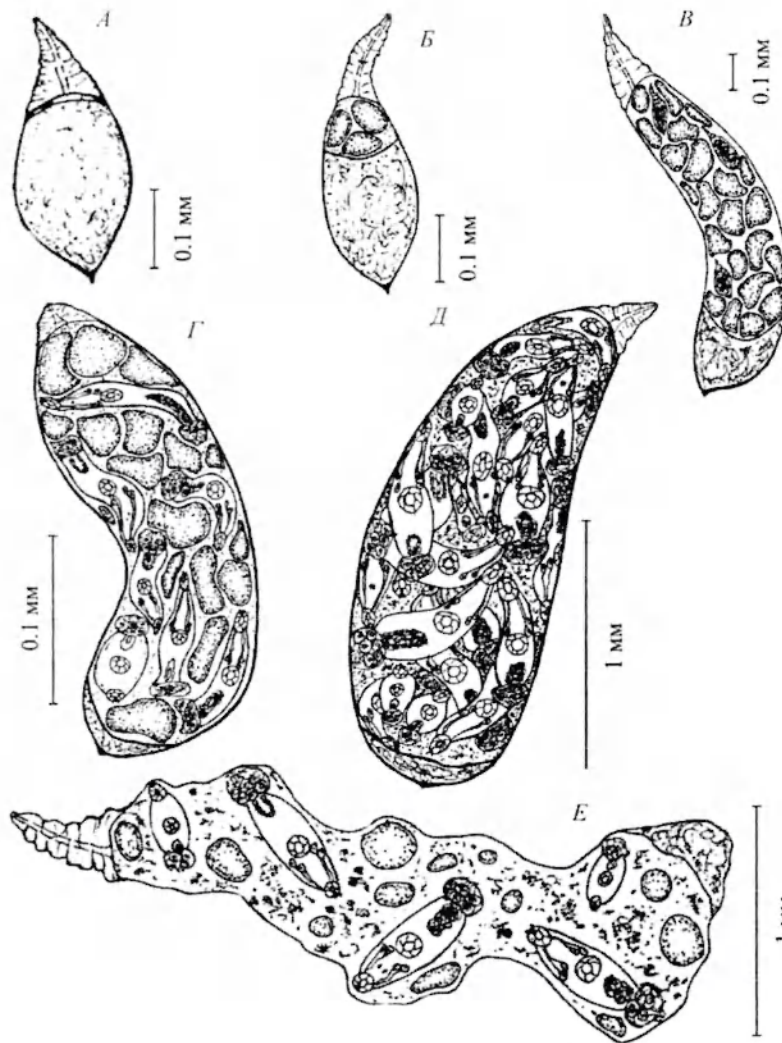


Рис. 1. Морфологические типы дочерних спороцист *Helicometra fasciata*.

A — молодые «капельвидные» (I тип), *B* — только с зародышевыми шарами (II тип), *B* — с зародышевыми шарами и «внучатыми» спороцистами (III тип), *Г* — содержащие хотя бы одну зрелую церкарию (IV тип), *Д* — заполненные разновозрастными эмбрионами церкарий и зрелыми церкариями (V тип), *Е* — сенильная спороциста.

Fig. 1. Morphological types of the *Helicometra fasciata* daughter sporocysts.

Для удобства анализа качественного состава гемипопуляции спороцист мы условно подразделили дочерних партенит в соответствии с характером их потомства на 5 групп. I группа — особи размерами $0.140\text{--}0.252 \times 0.070\text{--}0.084$ мм, в щелевидном просвете зародышевой полости которых нет зародышевых шаров. У спороцист II группы ($0.238\text{--}1.064 \times 0.070\text{--}0.126$ мм) хорошо заметная полость тела заполнена исключительно недифференцированными зародышевыми шарами. Спороцисты, содержащие наряду с зародышевыми шарами также эмбрионы церкарий или же спороцист внучатого поколения, составляют III группу; их типичные размеры $0.560\text{--}1.302 \times 0.126\text{--}0.196$ мм. Среди потомства партенит IV группы ($0.308\text{--}1.960 \times$

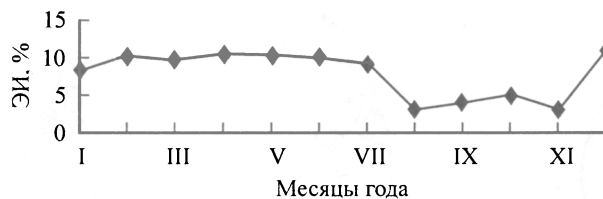


Рис. 2. Сезонные изменения зараженности габбул спороцистами *Helicometra fasciata*.

Fig. 2. Seasonal changes in the infestation rate of the molluscs by the *Helicometra fasciata* sporocysts.

× 0.140—0.350 мм) наряду с эмбрионами церкарий и/или зародышевыми шарами имеется хотя бы одна полностью сформированная личинка гермафродитного поколения. Наконец, V группа — спороцисты размерами 0.392—2.010 × 0.154—0.742 мм, шизоцель которых заполнен исключительно находящимися на разных стадиях развития церкариями, включая и зрелых личинок. Отметим, что находившиеся в зародышевой полости спороцист III группы партениты внучатого поколения имели узкий трудно различимый шизоцель и никогда не содержали зародышевых шаров; количество спороцист «внучатого» поколения не превышало 7 экз.

Размеры дочерних спороцист II—V групп варьируют в широких пределах. Тем не менее спороцисты, заполненные преимущественно зрелыми церкариями, как правило, крупнее прочих.

На протяжении большей части года (с января по июль) ГП партенит *H. fasciata* представляет собой совокупность локальных микрогемипопуляций (ЛМГП), распределенных среди 10.0 ± 0.2 % габбул (рис. 2).

Анализ гистологических препаратов гонад, зараженных *G. adriatica*, показал, что в подавляющем большинстве случаев зрелые ЛМГП дочерних спороцист полностью замещают ткани половой железы моллюсков, тем самым значительно снижая репродуктивный потенциал популяции габбул. В этой связи заслуживает внимания зарегистрированный нами в апреле 2000 г. единственный случай неполной паразитарной кастрации самки-годовика (высота раковины 5.3 мм) *G. adriatica*. В яичнике этого моллюска присутствовало незначительное количество зрелых ооцитов диаметром 0.16—0.20 мм, что соответствует 3-й стадии зрелости, характерной для большинства габбул в этот период года (Чухчин, 1984). Сравнительно невысокая численность ЛМГП партенит (70 экз.) в этом моллюске позволяет предположить относительно недавнее его заражение (вероятно, поздней осенью предыдущего года); все обнаруженные спороцисты были заполнены недифференцированными зародышевыми шарами. То обстоятельство, что разрушение гонады зрелой габбулы оказалось лишь частичным, и большое количество ооцитов достигло нормальных размеров, могло быть обусловлено замедлением развития ЛМГП зимой, а также снижением темпов развития спороцист в период начавшегося гаметогенеза моллюска-хозяина.

Сезонная динамика качественного состава потомства ГП спороцист выражена отчетливо (рис. 3). В течение холодного периода года (с ноября по апрель) численно доминируют дочерние спороцисты II и III групп, представленные преимущественно самыми мелкими особями (рис. 4). В шизоцеле 10—15 % из них в этот период находится 1—7 партенит «внучатого» поколения.

В конце февраля 2000 г. в моллюске с высотой раковины 3.3 мм мы обнаружили 112 дочерних спороцист, представленных преимущественно осо-

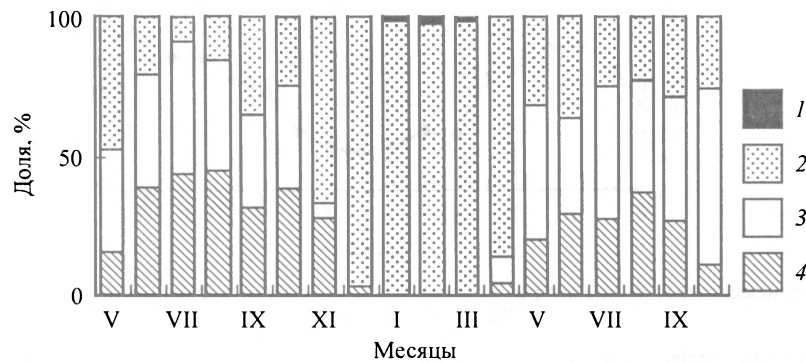


Рис. 3. Сезонные изменения состава потомства дочерних спороцист *Helicometra fasciata*.
 1 — спороцисты «внучатого» поколения, 2 — зародышевые шары, 3 — эмбрионы церкарий, 4 — зрелые церкарии.

Fig. 3. Seasonal changes in the composition of the *Helicometra fasciata* daughter sporocysts posterity.

бями I группы (не имеющими потомства). Немногочисленные (13 % от численности ЛМГП) спороцисты II группы содержали всего лишь по 1—6 мелких зародышевых шаров. Судя по времени обнаружения инвазии и численности партенит заражение этого моллюска-сеголетка произошло поздней осенью. Развитие ЛМГП протекало при пониженной (рис. 5) температуре воды, что, очевидно, и замедлило эмбриогенез.

Описанное выше состояние генеративного материала спороцист в зимний период свидетельствует о блокировании или как минимум существенном замедлении развития эмбрионов церкарий в холодные месяцы года. Соответственно нагрузка со стороны ЛМГП спороцист на организм хозяев в этот критический период минимальна.

При температуре морской воды $\approx +10^\circ\text{C}$, что в районе исследований соответствует концу марта, в потомстве примерно 20 % спороцист появляются (сначала в небольшом количестве — до 0.1 % от общей его численности) первые эмбрионы личинок гермафродитного поколения. Тем не менее ГП партенит в целом сохраняет «зимний» облик: в потомстве дочерних спороцист численно доминируют зародышевые шары, составляющие более 80 % потомков (рис. 3).

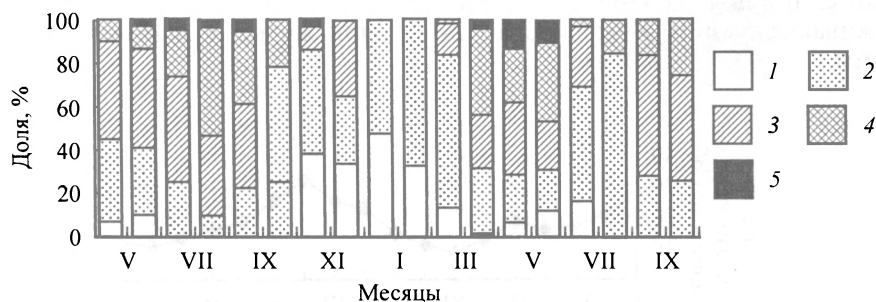


Рис. 4. Сезонные изменения размерного состава ГП спороцист *Helicometra fasciata*.

1 — <0.4 мм, 2 — $0.4-0.8$, 3 — $0.801-1.2$, 4 — $1.201-1.6$, 5 — >1.6 мм.

Fig. 4. Seasonal changes in the size frequency of the *Helicometra fasciata* sporocysts.

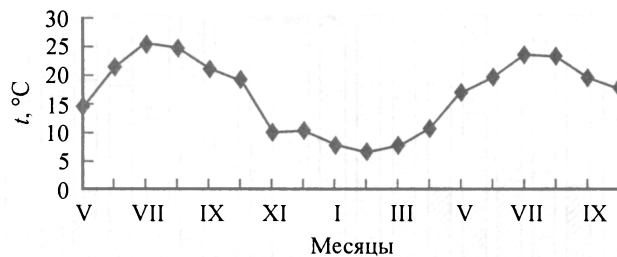


Рис. 5. Среднемесячные температуры морской воды в районе исследований в период с мая 1999 по октябрь 2000 г.

Fig. 5. Monthly average temperature of sea water in the study area from May 1999 to October 2000.

В мае—июне при температуре морской воды +15—17 °С потомство 14 % дочерних спороцист состоит исключительно из церкарий, а к июлю доля таких партенит увеличивается до 25 %. К концу лета «старые» многочисленные ЛМГП, локализованные в моллюсках старших возрастных групп, погибают вместе с их короткоживущими хозяевами, за счет чего продукция церкарий несколько снижается (рис. 3).

В сентябре ГП спороцист состоит в основном из крупных особей III и IV групп. В течение осени спороцисты продолжают эмитировать зрелых личинок, однако темп созревания эмбрионов церкарий замедляется (рис. 3), а закладка новых эмбрионов постепенно прекращается (рис. 6). В результате к началу октября спороцисты, потомство которых представлено исключительно зрелыми личинками гермафродитного поколения, исчезают из состава ГП, замещаясь преимущественно спороцистами III группы, что отражается в снижении доли церкарий в составе потомства ГП (рис. 3). На протяжении последующих 3 мес. наблюдается постепенное уменьшение относительного количества спороцист с эмбрионами церкарий, что обусловлено пополнением в этот период ГП партенит мелкими молодыми особями (рис. 4), заполненными преимущественно зародышевыми шарами.

В конце лета популяция *G. adriatica* состоит преимущественно из мало-размерных особей (рис. 7) — сеголеток в возрасте не старше 6 мес. (Чухчин, 1984).

Наиболее мелкие моллюски в этот период свободны от инвазии или содержат единичные дочерние спороцисты; более многочисленные ЛМГП обнаруживаются лишь в моллюсках 1—2 годов жизни с высотой раковины >3.5 мм.

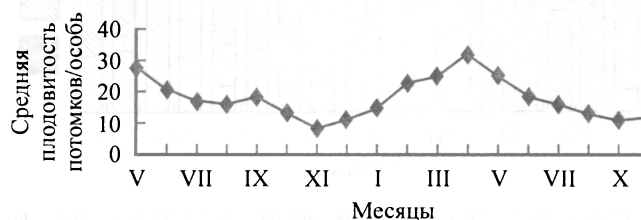


Рис. 6. Сезонные изменения плодовитости спороцист *Helicometra fasciata*.

Fig. 6. Seasonal changes in the fecundity of the *Helicometra fasciata* sporocysts.

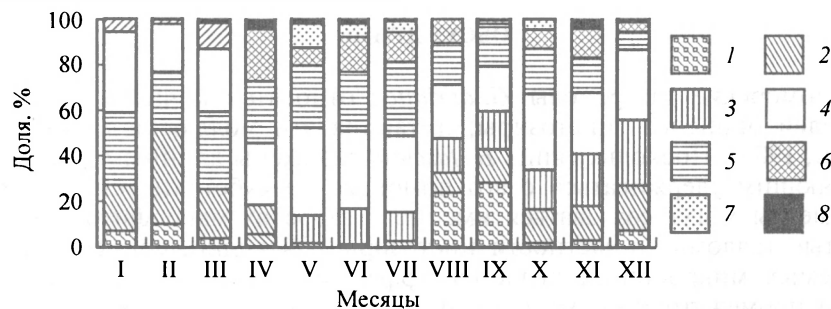


Рис. 7. Сезонные изменения размерного состава популяции *Gibbula adriatica* в районе исследований.

1 – <3.1 мм, 2 – 3.1–3.5, 3 – 3.6–4.0, 4 – 4.1–4.5, 5 – 4.6–5.0, 6 – 5.1–5.5, 7 – 5.6–6.0, 8 – >6.0 мм.

Fig. 7. Seasonal changes in the fecundity of the *Gibbula adriatica* population in the study area.

В начале августа в пробах были зарегистрированы первые сеголетки гиббул (с раковиной выше 2.8 мм). По нашим наблюдениям, весной у перезимовавших моллюсков такого размера уже встречаются ЛГП партенит, но в августе мы их не находили. Первое заражение партенитами (32 дочерние спороцисты) моллюска-сеголетка было отмечено в октябре, что подтверждает вывод, сделанный на основании анализа сезонных изменений численности ГП партенит: срок, необходимый для формирования ЛМГП такой численности, равен примерно 3 мес.

С ноября по апрель (в холодный период года) ГП партенит распределена среди *G. adriatica* неравномерно: ЭИ увеличивается с возрастом моллюсков (рис. 8). Весной и летом отмеченная закономерность проявляется гораздо более ярко: заражены преимущественно моллюски старших размерно-возрастных групп, в то время как ЭИ младших гораздо ниже. Поскольку во все сезоны года в более крупных моллюсках обычно находятся также и наиболее многочисленные ЛМГП партенит, именно гиббулы старших размерно-возрастных групп несут основную нагрузку по поддержанию численности ГП партенит *H. fasciata*. Зависимости между размерами отдельных спороцист и моллюсков-хозяев мы не отметили.

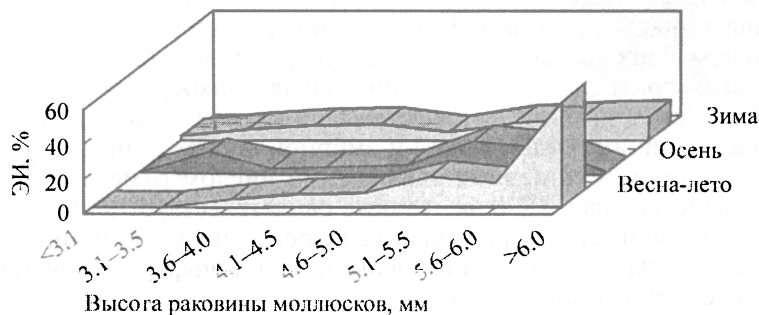


Рис. 8. Сезонные изменения зараженности моллюсков разных размерных групп спороцистами *Helicometra fasciata*.

Fig. 8. Seasonal changes in the infestation rate of the molluscs from different size groups by the *Helicometra fasciata* sporocysts.

ОБСУЖДЕНИЕ

Черноморские гастроподы *G. adriatica* относятся к числу характерных обитателей биоценоза цистозеры; питаются эти моллюски микробростом (Чухчин, 1984). Поскольку яйца *H. fasciata* снабжены длинным филаментом, позволяющим удерживаться с его помощью на субстрате, скопления яиц хеликометры могут создаваться именно в зарослях макрофитов, имеющих ветвистые талломы, в частности цистозеры. Очевидно, совмещение предпочитаемых микростаций является эффективным механизмом заражения первого промежуточного хозяина этой трематоды, о чем косвенно свидетельствуют сравнительно высокие показатели зараженности *G. adriatica*.

Согласно данным Чухчина (1984), *G. adriatica* имеет одногодичный жизненный цикл с растянутым нерестом, длящимся с конца мая—1-й половины июня до начала сентября. В течение лета доля крупных особей постепенно снижается (что согласуется и с нашими данными — см. рис. 7), и к концу августа особи прошлогодних генераций отмирают. Очевидно, это обстоятельство, а также различия в уровне зараженности разновозрастных моллюсков объясняют и резкое падение ЭИ гиббул, наблюдаемое в августе (рис. 2). Вероятно, в летний период заражение моллюсков все же происходит, что согласуется с увеличением в этот период численности ГП марит и сопутствующим ростом эмиссии яиц (Корнийчук, 2002).

К декабрю большинство ЛМГП дочерних спороцист достигает численности 20—30 экз. и показатель ЭИ снова устанавливается на уровне 10 %. Таким образом, срок, необходимый для развития ЛМГП такого размера, можно оценить в 3—4 мес. Поскольку относительно немногочисленные (менее 100 экз.) ЛМГП партенит отмечались нами вплоть до февраля, с учетом определенного выше срока их развития заражение моллюсков возможно в течение теплого периода года — с мая по октябрь, т. е. при средней температуре воды выше +10 °С (рис. 5). Именно в этот период в прибрежной зоне Черного моря отмечаются наиболее плотные скопления рыб, 32 вида которых известны как окончательные хозяева *H. fasciata* (Корнийчук, 2002).

В целом, объемы эндогенной агломерации незначительны: судя по данным о составе потомства дочерних спороцист (рис. 3), особи «внучатого» поколения развиваются не более чем из 2 % зародышевых шаров, что хорошо согласуется с отмечаемыми наивысшими численностями ЛМГП. Так, максимальная зарегистрированная нами ИИ моллюсков спороцистами не превышала 400 экз., тогда как потомство группировки из 100—150 спороцист, содержащих 15—20 зародышевых шаров (именно такие средние параметры характерны для конца осени—начала зимы), должно превысить 1500 особей. Сопоставление количества одновременно находящихся в спороцисте зрелых личинок (до 19 экз.) и эмбрионов церкарий (не более 58 экз.) с максимальным за весь период наблюдений числом отмеченных в спороцисте зародышевых шаров (70 экз.) также свидетельствует в пользу того, что абсолютное большинство зародышевых шаров, закладывающихся в дочерних спороцистах на протяжении годового цикла, дифференцируется в личинок гермафродитного поколения.

Способность дочерних спороцист отрождать себе подобных существенно увеличивает сроки существования каждой ЛМГП партенит *H. fasciata*, что повышает суммарную плодовитость всей ГП спороцист. Тем не менее за счет малых объемов эндогенной агломерации численность спороцист стабилизируется на относительно невысоком уровне.

Среднемесячные температуры морской воды в районе исследований в 2000 г. были несколько ниже, чем в 1999 г. Поскольку в более «холодный» год рост дочерних спороцист и созревание церкарий заметно замедлялись (рис. 3, 4) по сравнению с предыдущим «теплым», то в качестве основного регулятора скорости роста и размножения партенит следует указать температуру.

Резкое понижение температуры воды после осенних штормов существенно замедляет скорость эмбриогенеза партенит и церкарий. Соответственно этому вплоть до марта неуклонно растет доля спороцист, заполненных исключительно недифференцированными зародышевыми шарами. Некоторые эмбрионы церкарий способны тем не менее развиваться в сформированных личинках вплоть до начала зимы. Так, в декабрьской пробе 1999 г. 23 % дочерних партенит составляли особи, содержащие наряду с зародышевыми шарами 1—5 зрелых личинок гермафродитного поколения. Одна зрелая церкария была обнаружена нами в дочерней спороцисте в конце января 1999 г. Остается неясным, выходят ли поздно развившиеся церкарии в зимний период в воду, отмирают или же могут переживать в спороцистах до весны, когда становится возможным заражение вторых промежуточных хозяев.

В период с апреля по ноябрь ГП спороцист представлена преимущественно наиболее крупными особями (рис. 6). В этот период среднее число потомков в одной спороцисте уменьшается (рис. 7), что может иметь двоякое объяснение: а) начиная с апреля прекращается закладка новых зародышевых шаров, и спороцисты постепенно «вырабатывают» накопленный за зиму их запас, отрождая личинок гермафродитного поколения; б) скорость созревания и последующей эмиссии церкарий выше, чем скорость закладки новых зародышевых шаров. Тем не менее, поскольку сенильные спороцисты отмечались нами только в летний период, более вероятно первое предположение. Очевидно, циклы развития партенит и моллюсков-хозяев полностью синхронизированы и к моменту гибели последних спороцисты практически полностью исчерпывают свой репродуктивный потенциал.

Формирование немногочисленных спороцист «внучатого» поколения у *H. fasciata* приурочено к периоду, когда температура морской воды в районе исследований не превышает 10 °С; при более высокой температуре развиваются эмбрионы не спороцист, а церкарий (рис. 3, 5). Указанная закономерность отмечена также и для других изученных в этом отношении морских трематод (Мачкевский, 1982; Русанов, Галактионов, 1984).

Вероятно, характер потомков дочерней спороцисты определяется количеством тепла, полученным зародышевым шаром за время своего развития. При этом сумма температур, необходимая для развития церкарий, больше, чем для формирования «внучатых» спороцист (Атаев, 1991). Тем не менее «пусковые механизмы», определяющие направление дифференцировки генеративного материала спороцист, пока не описаны (Добровольский и др., 1983).

Крайне малые объемы эндогенной агломерации, наблюдаемые у *H. fasciata*, можно рассматривать как адаптацию к использованию некрупного короткоживущего моллюска. Действительно, при заражении таких хозяев отсутствует необходимость в периодическом возобновлении численности ЛМГП партенит, что в силу сравнительно малой продолжительности жизни спороцист является обязательным в случае использования долгоживущих моллюсков-хозяев (Мачкевский, 1984; Русанов, Галактионов, 1984; Атаев, Добровольский, 1990). Более того, значительное увеличение численности

ЛМГП спороцист, очевидно, не позволило бы зараженным гиббулам сохранять способность к размножению (пусть и весьма ограниченную), наблюдаемую на ранних этапах развития инвазии. Поскольку ЭИ моллюсков партенитами *H. fasciata* достаточно высока, полная кастрация гиббул могла бы уже в следующем репродуктивном цикле, т. е. всего через год вызвать резкое снижение их численности и последующую дестабилизацию паразитарной системы этой трематоды. Таким образом, описанный вариант репродуктивной стратегии ГП спороцист, при которой используемые партенитами энергетические ресурсы короткоживущего некрупного моллюска направляются преимущественно на формирование церкарий, имеет несомненные адаптивные преимущества.

Поскольку в наших сборах отсутствовали спороцисты, которые одновременно содержали бы как церкарий (или их эмбрионы), так и спороцист «внучатого» поколения, логично предположить, что спороцисты *H. fasciata*, единожды перешедшие к отрождению личинок гермафродитного поколения, утрачивают способность к производству себе подобных. В пользу этого допущения говорит и тот факт, что в зимний период «внучатое» поколение партенит присутствовало в самых крупных дочерних спороцистах из относительно малочисленных их группировок, в то время как в многочисленных ЛМГП эмбрионы спороцист встречались только в наиболее мелких родительских особях. Действительно, поскольку малочисленные ЛМГП, очевидно, сформировались в результате заражения моллюсков поздней осенью, развитие составляющих их спороцист происходило при относительно низкой температуре и они, хотя и увеличивались в размерах, но не переходили к продукции церкарий. Многочисленные же ЛМГП, вероятно, начали формироваться еще летом. Входящие в их состав самые старые (и наиболее крупные) спороцисты летом могли продуцировать церкарий, тогда как мелкие («внучатые?») особи начинают размножение с отрождения себе подобных. Заметим, что аналогичный порядок смены характера отрождаемого партенитами потомства описан для *Philophthalmus rhionica* (Атаев, Добровольский, 1990).

При дальнейшем повышении температуры воды процессы роста и размножения спороцист интенсифицируются. Несколько раньше формирование личинок гермафродитного поколения начинается в многочисленных старых ЛМГП; к концу мая в этот процесс вовлекается большинство из них, и к середине лета ГП партенит обеспечивает максимальный уровень продукции церкарий.

ВЫВОДЫ

1. Характер сезонных изменений состояния ЛМГП спороцист в спонтанно зараженных моллюсках *G. adriatica* из природной популяции позволяет предположить следующую схему развития ЛМГП спороцист *H. fasciata*.

Заражение моллюсков-хозяев происходит в теплый период года. Материнские спороцисты отрождают дочерних особей, в шизоцеле некоторых из них до понижения температуры воды могут успеть сформироваться церкарии. Срок, необходимый для формирования ЛМГП дочерних спороцист численностью не менее 30 особей, равен примерно 3 мес.

В холодный период года развитие эмбрионов замедляется, созревание зрелых церкарий блокируется. В этот период примерно 2 % недифференцированных зародышевых шаров развивается в спороцист «внучатого» поколе-

ния, обеспечивая незначительное нарастание ИИ моллюска. Вопрос о числе «внучатых» поколений остался открытым и требует специальных экспериментальных исследований.

В начальный период размножения некоторые дочерние спороцисты способны отрождать особей «внучатого» поколения, переходя впоследствии на продукцию церкарий. Вторичного «переопределения» характера потомства каждой отдельной спороцисты, очевидно, не происходит, что определяется сезонными изменениями возрастного состава ГП спороцист.

Начиная с конца апреля и вплоть до гибели спороцист, зародышевые шары дифференцируются только в эмбрионы церкарий. Новые зародышевые шары закладываются во все меньшем количестве, что ведет к «вырабатыванию» спороцист к концу периода активной эмиссии церкарий, который может совпадать с отмиранием моллюсков-хозяев. Продукция максимального количества церкарий отмечена в августе.

2. Основную нагрузку по поддержанию численности ГП партенит несут моллюски-хозяева старших размерно-возрастных групп.

3. Устойчивость подсистемы «партениты *H. fasciata*—моллюски *G. adriatica*» определяется:

— стабильностью индивидуальных систем «паразит—хозяин», которая обеспечивается: а) малой подвижностью спороцист в тканях хозяина; б) сезонными изменениями состава отрождаемого партенитами потомства, регулируемыми нагрузкой на организм хозяина;

— неполной паразитарной кастрацией хозяина «молодыми» ЛМГП спороцист;

— незначительными объемами эндогенной агломерации.

Последняя особенность репродуктивной стратегии гемипопуляции партенит свидетельствует о том, что энергетические ресурсы короткоживущего и некрупного моллюска-хозяина направляются преимущественно на формирование церкарий *H. fasciata*.

Список литературы

- Атаев Г. Л. Влияние температуры на развитие и биологию редий и церкарий *Philophthalmus rhionica* (Trematoda) // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 4. С. 349—359.
- Атаев Г. Л., Добровольский А. А. Развитие микрогемипопуляций партенит трематод *Philophthalmus rhionica* // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 6. С. 499—508.
- Гаевская А. В., Корнийчук Ю. М. Паразитические организмы как составляющая экосистем Черноморского побережья Крыма // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской. НАН Украины, Институт биологии южных морей. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 425—490.
- Добровольский А. А., Галактионов К. В., Мухаммедов Г. К. и др. Партеногенетические поколения трематод // Тр. Ленингр. общ-ва естествоисп. 1983. Т. 82, вып. 4. С. 1—108.
- Долгих А. В. Личинки трематод — паразиты моллюсков крымского побережья Черного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь; Львов, 1965. 20 с.
- Корнийчук Ю. М. Структура и особенности функционирования паразитарной системы трематоды *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) (Trematoda: Opencolidae) в прибрежной зоне Черного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 2002. 21 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Мачкевский В. К. Особенности развития и биологии партенит *Proctoeces maculatus* (Trematoda) в черноморских мидиях // Зоол. журн. 1982. Т. 61, вып. 11. С. 1635—1642.
- Русанов Н. И., Галактионов К. В. Сезонная динамика развития и размножения партенит *Podocotyle atomon* (Rudolphi, 1802) (Trematoda: Opencolidae) в литоральных

- моллюсках Баренцева моря // Эколого-паразитологические исследования трематод северных морей. Апатиты, 1984. С. 41—51.
- Синицын Д. Ф. Парthenогенетическое поколение трематод и его потомство в черноморских моллюсках // Зап. Импер. акад. наук. 1911. Т. 30, № 5. С. 1—279.
- Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. Киев: Наук. думка, 1984. 176 с.
- Margolis L., Esch G. W., Holmes J. C. et al. The use of ecological terms in parasitology (report of an ad. hoc committee of the American Society of Parasitologists) // Journ. of Parasitol. 1985. Vol. 68. P. 131—133.

PARTHENOGENETIC GENERATIONS OF *HELICOMETRA FASCIATA* RUD.,
1819 (TREMATODA: OPECOELIDAE) IN THE BLACK SEA MOLLUSCS *GIBBULA*
ADRIATICA

Yu. M. Korniychuk

Key words: *Helicometra fasciata*, Trematoda, Opecoelidae, parthenogenetic generation, Black Sea, *Gibbula adriatica*.

SUMMARY

Morphology of the *Helicometra fasciata* Rud., 1819 parthenogenetic generation from the Black Sea gastropods *Gibbula adriatica* (Phil.) was studied for the first time. Data on seasonal dynamics of the hemipopulation of daughter sporocysts are given. Daughter sporocysts of *H. fasciata* infest 10 ± 0.2 % of *G. adriatica* (mainly specimens of larger size and elder age classes). As a rule, local microhemipopulations of daughter sporocysts castrate mollusc hosts.

Reproduction of *H. fasciata* daughter sporocysts is asynchronous: daughter sporocysts born specimens of next sporocyst generation during autumn and winter, and then they begin producing cercaria. In winter development of the cercaria embryo is blocked. Second change of the character of the each sporocyst' posterity is impossible because of the annual life cycle of *G. adriatica*. Endogenous agglomeration of the *H. fasciata* daughter sporocysts is extremely little: individuals of next sporocyst generation develop from no more than 2 % of embryonic balls. Energy resources of the mollusc host are used by the *H. fasciata* daughter sporocysts mainly for producing cercaria; this fact can be interpreted as an adaptation of *H. fasciata* to using medium-sized, short-living mollusc hosts.