

Э. А. ЗЕЛИМАН

**ТРЕМАТОДЫ КАК КОМПОНЕНТЫ ЛИТОРАЛЬНОГО
КОМПЛЕКСА МОРЯ***(Институт зоологии МГУ и Кандалакшский государственный заповедник)*

В настоящей статье кратко излагаются некоторые итоги трехлетних наблюдений над эколого-паразитологическими связями на литорали, явившихся частью комплексной темы по изучению литорали, разработанной кафедрой зоологии беспозвоночных МГУ в Кандалакшском заповеднике в 1946—1948 гг.

Нас интересовали паразитические черви со сложным циклом развития, промежуточными хозяевами которых служат литоральные беспозвоночные, а окончательными — позвоночные, так или иначе связанные с литоральной зоной. При этом задачи узко паразитологического характера, как, например, выяснение цикла развития того или иного паразита и т. п., отодвинуты были на второй план. Основной целью было дать син-экологическую оценку роли паразитов в динамике и экономике литорали. Для этого нужно было всесторонне рассмотреть связи паразитофауны со всем населением биотопа и факторами неорганической среды, формирующими это население.

В качестве объекта-паразита были выбраны личинки сосальщиков. Многие авторы, работавшие с этой группой, либо анализировали морфологию личиночной или взрослой формы, либо устанавливали экспериментально факт развития церкарий в таком-то первом промежуточном, а метацеркарий — в таком-то втором промежуточном хозяине и т. д. Чрезвычайно редки работы, в которых разбирались бы также и условия развития, т. е. биология промежуточного хозяина и определяющие ее факторы среды, биология окончательного хозяина в его взаимоотношениях с промежуточным, а также сезонные изменения заражения во времени и пространстве. Цикл развития трематод обычно рассматривался не как процесс, формирующийся в постоянном единстве с условиями существования, а как нечто стабильное, неизменно присущее данному виду.

Некоторые авторы подчеркивали неприемлемость столь механистического подхода к изучению цикла развития трематод. Первым указал на это Д. Ф. Сеницын (1905—1906 гг.), предлагавший для установления закономерностей развития ставить эксперимент в природе — выбирать для исследования водоем с тем или иным исключенным биотическим или абиотическим фактором. Сэвелл (Sewell, 1922) считал правильным при исследовании учитывать влияние на заражение как гидрологии водоема, так и густоты его населения и встречаемости промежуточных и окон-

чательных хозяев. Однако эта установка ни им, ни другими исследователями на практике не была применена. Лишь Миллер (Miller a. Northrup, 1926) и Рэнкин (Rankin, 1939) в своих работах отчасти сопоставляют биологию личиночных поколений сосальщиков с отдельными изменениями жизни водоема.

Только в работах паразитологической школы В. А. Догеля мы находим многогранное изучение онтогенеза паразита, приложенное к конкретному виду или видам, встречающимся в данной географической точке. Нам представлялось столь же важным проследить, например, изменения динамики численности паразитофауны в целом, диктуемые биотическими и абиотическими условиями зоны, существенные особенности которой определяются не только географическим положением ее, но и приливно-отливной деятельностью моря.

Однако класс Trematodes представляет интерес не только потому, что биология сосальщиков мало разработана, но и по другим причинам. Прежде всего, в птицах и рыбах севера трематоды наиболее богато представлены как по количеству видов, так и по числу особей, а специфика их развития позволяет проследить пути распространения инвазии от основных пищевых продуцентов литорали — моллюсков и ракообразных — к птицам и рыбам. В качестве объекта-носителя и были выбраны моллюски и ракообразные (а также отчасти и рыбы). Было обследовано восемь видов, доминирующих на литорали моллюсков, и два вида ракообразных: *Mytilus edulis* и *Macoma baltica* — Lamellibranchiata; *Littorina littorea*, *L. palliata*, *L. rudis*, *Hydrobia ulvae*, *Rissoa aculeus* и *Margarita helicina* — Gastropoda; *Gammarus locusta* — Amphipoda; *Cragon crangon* — Decapoda.

Если вспомнить, что завершение развития сосальщиков может быть зачастую достигнуто лишь в другом биоцикле — в воздушной среде, то станет ясной вся сложность взаимоотношений класса сосальщиков с кругом их хозяев. Характерно, что продукция личинок сосальщиков в течение сезона очень велика, и важно знать факторы, ее регулирующие. Так как общий онтогенез особи какого-нибудь вида трематод, обладающей всеми признаками вида (в том числе и осуществлением всего цикла развития), составляется из суммы частных онтогенезов индивидуумов всех конкретных промежуточных стадий, то мы не можем претендовать на знание развития какого-либо вида, не изучив многосторонне его биологию и морфологию на каждой стадии во всем биотопе.

Автор исходил из того тезиса, что ни одна группа животных не живет вне многогранной зависимости во времени и пространстве от других животных и от условий среды — особенно группа паразитов, для которых средой обитания служит живой организм, опосредствующий влияние внешней среды, находящейся вне хозяина.

В море главной ареной, где проявляются все эти взаимовлияния, является литораль — осушная зона. Литораль биологически — один из наиболее продуктивных участков моря; она является местом стыка воздушной, наземной и морской фаун. Литорали свойственен специфичный набор форм, тесно с ней связанных. Одни из них всегда живут только на литорали, другие используют ее в качестве сезонного местообитания. Характер связи с литоралью у разных групп животных может быть самым различным. Эти связи могут быть пищевыми, нерестовыми и пр.

Постоянные и сезонные обитатели литорали, а также «транзитные путники» обладают каждый своей паразитофауной, и литораль является для птиц и рыб местом обмена зоогеографически различными паразитофаунами. Позднее мы еще остановимся на этом. Связующим звеном между

промежуточным и окончательным хозяином является момент питания и дефекации.

Кажется очевидным, что становление и динамика паразитофауны стоят в непосредственной связи со всей жизнью литорали и этой жизнью определяются, и, следовательно, паразиты являются неизбежной составной частью литорального комплекса. Поэтому представляется необходимым изучать паразитофауну синэкологически, т. е. исходя из сезонных и эколого-географических изменений биологии всех животных.

Учитывая все вышеизложенные теоретические соображения, автор решил положить в основу сбора моллюсков для анализа их паразитофауны экологический принцип, исходящий из характеристик биотической и абиотической среды. Этот принцип дает возможность установить влияние того или иного фактора на всю жизнь популяций хозяев и паразитов. Применение этого принципа позволяет определить как дисперсию паразита внутри его ареала, так и границы самого ареала.

Выбор для обследования участка литорали с тем или иным типичным для литорали Кандалакшского залива набором признаков выявит зависимость процента заражения от определенного, специально наблюдаемого нами фактора.

Работа проводилась в течение 1946—1948 гг. в нескольких пунктах Кандалакшского залива, причем обследовалась только литоральная полоса. Изучены были о-ва Лодейный и Ряжков, а также материковый берег губ Ругозерской, Кислой и Чернореченской (табл. 1).

Из работ Г. Г. Абрикосова и Н. Ю. Соколовой (1948), Г. Гурвича (1934), В. В. Кузнецова (1947), Е. Ф. Гурьяновой (1948) и многих других, а также из наблюдений автора вытекает, что и плотность и распределение популяций моллюсков непосредственно зависят от морфологии побережья, характера грунтов и гидрологического режима; так как в каждом конкретном случае эти условия своеобразны, то нужно дать специальную географо-фаунистическую характеристику обследованных пунктов. Это необходимо еще и потому, что характер литорали влияет на видовой состав и количество птиц и рыб, кормящихся на ней. Следовательно, в конце концов видовой состав паразитофауны и ее количественное распределение по промежуточным хозяевам (процент заражения) будут зависеть от облика биотопа.

Оговоримся, что в приводимых нами (в целях демонстрации плотности паразитофауны) общих процентах заражения местные колебания игнорируются. Крупные изменения плотности паразитарного компонента литоральной фауны в большом районе в целом будут определяться кардинальными особенностями всего обследованного района, например, количеством дефинитивных хозяев, как это видно из сравнения процента заражения на о-вах Лодейном и Ряжкове и в Ругозерской губе (табл. 1).

Таблица 1

Заражение моллюсков в районе Ругозерской губы и о-вов Ряжкова и Лодейного

Год	Географический пункт	Число вскрытых моллюсков	Число зараженных моллюсков	Заражение, %
1947	Ругозерская губа	1239	77	6.21
1947	Острова	672	86	12.94
1948	Ругозерская губа	2740	186	6.85
1948	Острова	983	69	14.1

Таблица 2

Колебания зараженности моллюсков в разных местообитаниях

Вид моллюска	Географический пункт *	Число вскрытых моллюсков	Число зараженных моллюсков	Заражение, %	Число найденных видов личинок сосальщиков	Месяц и год
<i>Mytilus edulis</i>	Северный берег о-ва Лодейного (корги)	59	15	25.42	2	VIII/47
	О-в Лодейный (возле лаборатории)	36	4	11.1	2	VIII/47
	О-в Оленевский (Лаптев наволоок)	49	11	22.5	2	VI/48
	То же	28	15	53.57	2	VII/47
	Кут Чернореченской губы, литораль	52	11	21.14	2	VI/48
<i>Macoma baltica</i>	О-в Лодейный (опресняющийся водоем)	68	0	0		VII/48
	О-в Лодейный (возле лаборатории)	36	4	11.1	1	VIII/48
	О-в Лодейный (из ила с H ₂ S)	100	0	0		VIII/46
	О-в Ряжков (Обеденная губа)	352	36	10.25	5	VIII/48
	Чернореченская губа (сублитораль)	121	0	0		VI/48
<i>Littorina littorea</i>	Северный берег о-ва Лодейный (корги)	38	16	42.1	4	VIII/47
	О-в Лодейный (возле лаборатории)	198	40	20.02		VII/48
	Ругозерская губа	102	2	2	1	VII/48
	Кислая губа	151	12	7.97	3	VI/48
<i>Littorina rudis</i>	Ругозерская губа (у биостанции)	146	1	0.68	1	VI/47
	Ругозерская губа (Еремеевские корги)	372	19	5.15	3	VI/48
	То же	64	18	28	3	VIII/47
	Кислая губа	106	60	56.65	1	VI/48
<i>Littorina palliata</i>	Ругозерская губа (у биостанции)	114	6	5.4	2	VII/47
	Ругозерская губа (Еремеевские корги)	193	17	8.83	4	VI/48
	Ругозерская губа	83	9	10.84	4	VII/48
	Чернореченская губа	142	3	2.11	1	VI/48
	О-в Оленевский (Лаптев наволоок)	157	5	3.19	2	VI/48
	О-в Лодейный (возле лаборатории)	61	221	34.45	1	VIII/48
	О-в Ряжков (Обеденная губа)	45	20	44.4	2	VIII/48

* См. в тексте экологическую характеристику соответствующей местности.

Колебания процента заражения в зависимости от облика биотопа представлены на табл. 2. Рассмотрим конкретные причины этих колебаний, обратившись к характеристике биотопа. Не имея здесь возможности описать все обследованные пункты, мы отошлем читателя к работам Абрикосова и Соколовой (1948), а также Гурвича (1934), детально разбирающих литораль Ругозерской губы. Пользуясь схемами деления литорали на горизонты, данными этими авторами, рассмотрим некоторые более своеобразные участки (тем не менее, типичные для Белого моря). За недостатком места мы разбираем данные только для *Mytilus edulis* и отчасти для *Macoma baltica*, а также для трех видов рода *Littorina* — *L. littorea*, *L. rudis* и *L. palliata*.

На литорали о-ва Лодейного преобладает обычная каменисто-песчаная фация. Осушная зона, как правило, неширока, с грядой камней, покрытой фукоидами и нормально развитой эпифауной. На острове множество птиц (преобладают гага, кулик-сорока — *Haematopus ostralegus* и камнешарка — *Arenaria interpres*), особенно на полузаливаемых коргах у северного берега, защищенных островом от нагонной волны из залива. На роль подобной защиты мы укажем ниже. Изрезанные косами и заливчиками берега Лодейного представляют собой удобную стацию и для рыб — маслюка, колюшки, камбалы. Большим количеством птиц и рыб на острове и объясняется высокий процент заражения всех моллюсков.

Обследованная литораль Лаптева наволока (мыса) на о-ве Оленевском дает иную картину. Сам остров стоит посредине большого плеса, окаймленного губами Ругозерской, Чернореченской, Кислой и Нильма. Остров омывается течениями, идущими из губ, и течениями, идущими из Кандалакшского залива в губы. Эти постоянные течения сталкиваются с временными, возникающими из-за частых нагонных ветров из залива, и дают сильную прибойную полосу. Обследованный мыс представляет собой плоскую осушную зону, заливаемую на сотни метров. Грунт песчаный, береговой гряды камней нет, что ведет к малому развитию эпифауны, не находящей себе здесь подходящего субстрата (в частности, нет литторин и мидий).

Обширный плес о-ва Оленевского очищается весной ото льда раньше, чем материковые губы, и поэтому моллюски у Лаптева наволока поднимаются из сублиторали ранней весной. Птиц в то время еще мало, но те, что уже прилетели, жмутся к чистой воде; поэтому-то в мае на Оленевском много птиц. Следовательно, можно предсказать, что основное время заражения популяции моллюсков на Оленевском падает на конец мая — начало июня, в то время как на литорали губ максимум заражения приходится на июль (момент массового подъема птенцов на крыло).

Две причины, связанные между собой, обуславливают малый процент заражения личинками трематод на о-ве Оленевском: 1) малое количество птиц (главным образом куликовых и утиных), для которых песчанистая, малопродуктивная литораль является неблагоприятной стацией, и 2) сильное прибойное волнение (о его причинах мы уже говорили), мешающее паразитам, обладающим периодом свободного плавания, достигнуть второго промежуточного хозяина. Однако, в силу специфических особенностей биологии отдельных моллюсков, частный процент заражения может быть довольно высоким. Например, нами установлено, что мидии размерами менее двух сантиметров не заражаются трематодами, и интенсивность инвазии каждой особи пропорциональна для мидий размерам тела. К сожалению, здесь на причинах этого интересного явления мы останавливаться не можем. Популяция мидий на Лаптевом наволоке очень разрежена, но в силу разных причин моллюски крупны, что и объясняет повышение процента

заражения для мидий в этом районе. Упомянутая Чернореченская губа интересна в том отношении, что ее мелководный плес сильно опреснен рекой; менее плотная пресная вода располагается по поверхности, и именно она преобладает в приливно-отливной волне. Опреснение мешает развитию литоральной фауны. Отсутствие последней, естественно, влечет за собой отсутствие птиц и рыб и обуславливает низкий процент заражения.

Обеденная (Южная) губа о-ва Рязкова, литораль которой была обследована, представляет собой пологий ковш с защищенным двумя мысками устьем. Соленость в отлив колеблется от 10 до 22‰. Прибрежной гряды камней нет, не много и фукоидов. В песке много маком всех возрастов, а более глубоко — *Mya arenaria*. Мелких литторин мало, а *L. littorea* нет совсем. Почти нет мидий. Изобильны ракообразные — *Gammarus locusta* и *Crangon crangon*. В песке — богатый макро- и микробентос: турбеллярии, ракообразные, полихеты. В кут губы впадает ручей, где кормится множество молоди бычков и камбал. Летом в губу часто заходят косяки рыбы, которая, видимо, находит здесь благоприятные условия питания.

Процент заражения моллюсков и гаммарусов паразитами рыб здесь весьма высок. Среди птиц в Обеденной губе должны преобладать ихтиофаги, так как моллюсков эпифауны мало, а инфауна малодоступна. Следовательно, инфекцию птицы получают в Обеденной губе, главным образом через рыб и ракообразных, может быть отчасти через макому, а рыбы — через моллюсков, червей и ракообразных.

Богатая количественно и качественно орнитофауна, отсутствие в замкнутой бухте сильного прибоя, хорошо развитая на камнях и гравии эпифауна, дополнительный источник инвазии в виде зараженного пресного озера объясняют сильную инвазию моллюсков Кислой губы.

Основным фактором, снижающим процент заражения на материковой литорали Ругозерской губы является отсутствие птиц, распуганных отстрелом.

Еремеевские корги представляют собой плоскую каменистую отмель, не соединенную с берегом и круто обрывающуюся в море. В прилив корги полностью заливаются водой. Принятое нами деление литорали здесь неприменимо, так как некоторые горизонты, естественно, выпадают. Грунты в верхней части отмели представлены крупным гравием с отдельными валунами. Этот горизонт занят сплошной щеткой мелких мидий, громоздящихся друг на друга на высоту в 5—15 см. В отдельных остающихся после отлива лужицах с песчаным дном на кустиках красных и зеленых водорослей собираются группки литторин. Птиц на коргах очень много, главным образом это — чайки, крачки, кулик-сорока, крохаль. Грунт усыпан погадками и расклеванной ракушей. Большая плотность популяции моллюсков и обилие птиц создают благоприятные условия для заражения трематодами птиц (поэтому там большой процент метациркаррий сем. *Microphallidae*). Однако малое развитие фукоидов, обрывистые берега и сильные приливно-отливные течения отталкивают рыб, питающихся на литорали, и обнаруживается очень незначительное заражение моллюсков паразитами рыб (например, сем. *Allocreadiidae*).

Главной причиной относительно небольшого процента заражения моллюсков этого биотопа всеми видами личинок при обилии птиц, очевидно, является сильный прибой, возникающий из-за двух противотечений, борющихся в узкой порожиистой салме. Прибой мешает завершению цикла для личинок, нуждающихся в свободном плавании в воде для попадания во второго хозяина; следовательно, мы можем ожидать

на коргах преобладания личинок тех видов, которые достигают инвазионной фазы в первом промежуточном хозяине. Это — личинки семейства Microphallidae. Кроме них, моллюски заражены, например, личинками семейства Heterophyidae, в онтогенезе которых есть фаза свободноплавающей личинки. Соотношение числа особей, пораженных личинками семейства Microphallidae и личинками других семейств, видно из табл. 3.

Таблица 3

Зараженность моллюсков личинками трематод с разным типом развития

Вид моллюска	Дата вскрытия	Число вскрытий	Число особей, зараженных личинками, с фазой свободного плавания	Число особей, зараженных личинками микрофаллд (из различных семейств), имеющих только первого промежуточного хозяина
<i>Littorina rudis</i>	Июнь 1948 г.	372	4	15
	Август 1947 г.	64	3	15
<i>Littorina palliata</i>	Июнь 1948 г.	193	2	10
	Август 1947 г.	63	0	7

Возвращаясь еще раз к табл. 2, подчеркнем, что процент заражения одного и того же вида моллюсков в разные месяцы сезона колеблется. Эти колебания обусловлены в основном биологией дефинитивных хозяев — временем подхода рыб к литорали или временем массового прилета птиц и вывода птенцов и т. д.

Из вышеизложенного видно, что характер заражения, интенсивность и пути его распространения в конечном счете зависят от всей суммы условий распределения живых организмов на литорали. Следовательно, первым этапом работы паразитолога должно быть рассмотрение паразитофауны как обязательного слагаемого в комплексе населения данного биотопа и изучение ее (паразитофауны) взаимоотношений внутри этого комплекса. После этого первого этапа выясняется общая динамика паразитофауны данной местности, а затем конкретизация биологии каждого вида паразита помогает отшлифовать отдельные грани жизни комплекса. Только такая методика исследований даст возможность учесть роль паразитов в общей экономике комплекса и найти способы изменения этого комплекса в желаемую сторону.

Разумеется, динамика жизни литорали формируется в переплетении отдельных жизненных циклов населяющих литораль животных. Поэтому детальное знание биологии промежуточных хозяев позволит, например, установить размер вреда, причиняемого паразитом, способы контакта паразита с последующими его хозяевами и обеспеченность этого контакта. Знание даты весеннего выхода моллюсков на литораль позволит зафиксировать начало инвазии и следить за ее ходом. Определение функционального состояния гонад моллюсков поможет учесть снижение их плодовитости под влиянием паразитарной кастрации. Останавливаться

на этом подробнее мы не можем, но некоторые полученные нами данные мы приведем в табл. 4. Из приводимой таблицы видно, что, как правило, первыми поднимаются из сублиторали на литораль моллюски-самцы, а в середине лета их относительная численность в популяции уменьшается. Так как максимум заражения падает на вторую половину лета, то ясно, что самки будут более инвазированы. Определение периода размножения по этой таблице и подсчет числа самцов и самок, поражаемых личинками того или иного семейства трематод, помогут оценить роль паразитов в снижении показателей биологической продуктивности литорали. Например, личинки семейства *Microphallidae*, заражение которыми для литоринид может колебаться от 16 до 38%, поражают преимущественно самок в период размножения (табл. 4). Кастрация при микрофаллидной инфекции полная. Вывод о необходимости изучения биологической «пары» — паразит-хозяин — в конкретных условиях среды напрашивается теперь сам собой.

Питание — узловой акт, соединяющее звено в цепи продуцентов и консументов на литорали, одновременно являющихся промежуточными и окончательными хозяевами паразитов. Поэтому естественно, что бок-о-бок с пищевыми связями, в качестве обязательного подтекста, встанут связи паразитарные.

Приуроченность той или иной птицы или рыбы к определенному биотопу и, следовательно, к определенному корму, зависит от продуктивности биотопа — литорали. Продуктивность, как мы видели, есть функция экологических особенностей данного участка местности. У каждого вида корма, т. е. представителей литоральной фауны, есть присущий ему набор личиночных форм паразитов, источником которых являются яйца из кала окончательного хозяина. При питании хозяин получает личинок и этим замыкается цепь жизненного цикла, неразрывно вплетенная в круговорот всех явлений моря.

Рассмотрим сначала питание птиц. Виноградов (1950) подразделил птиц на группы по степени приуроченности их к питанию определенным кормом на литорали или в пелагиали. Важно, что для этих групп, перечислять которые мы не будем, установлена обязательная пищевая связь с морскими организмами. Конечно, в течение сезона характер и интенсивность этой связи у конкретного вида птиц может меняться; может колебаться и сама обязательность этой связи.

Несинхронное появление тех или иных животных на литорали ведет к временному преобладанию в рационе птиц одного какого-либо компонента. Это хорошо видно на примере питания крачки. По сообщению К. Н. Благо-склонова, крачка прилетает на острова во второй половине мая. Целый месяц крачка питается гаммарусами, а когда к берегам в середине июня подходит колюшка, крачка полностью переходит на рыбу и ею выкармливает птенцов. При появлении гетеронереидных форм нереис желудок крачки бывает сплошь набит полихетами. Это подтверждается и наблюдениями М. Е. Виноградова (1950).

Крачка совершает длинные миграции из Африки в Белое море, принося с собой весной формы паразитов африканского происхождения. По прилете крачка рассеивает яйца этих «импортных» паразитов, и, возможно, они находят себе подходящие условия развития и обогащают автохтонную паразитофауну литорали. Например, на Восточном Мурмане в крачках и чайках можно найти африканских представителей рода *Ragorchis*, а в Кандалакшском заливе в камнешарке находили американского *Cyclocoelum brasilianum*. (Эти данные были нам любезно предоставлены М. М. Белопольской и Д. В. Наумовым.) Предполагаемый занос

Таблица 4
Соотношение полов в популяциях моллюсков и действие зараженных трематодами

Вид моллюска	Дата	Географическая точка	Число вскрытий		Число зараженных их самцом	Число яиц в гонаде	Случаи полной паразитарной кастрации*	Число случаев заражения моллюсков того или иного пола трематодами различных семейств
			общее	самцов				
<i>Littorina littorea</i>	9/VI 1948 г.	Ругозерская губа	34	25	0	7	—	1 ♀ и 1 ♂ — Heterophyidae, 1 ♀ — Echinostomatidae 10 ♀ и 2 ♂ — Microphallidae
	21/VI 1948 г.	Кислая губа	183	60	12	25	2	1 ♂ — Microphallidae
	2/VII 1947 г.	Ругозерская губа	33	41	0	9	—	18 ♀ и 2 ♂ — Microphallidae, 1 ♂ и 4 ♀ — Heterophyidae, 3 ♀ — Echinostomatidae, 2 ♂ — неизвестных личинок
	12/VII 1948 г.	О-в Лодейный	167	65	25	43	13	9 ♀ — Heterophyidae, 4 ♀ и 2 ♂ — Echinostomatidae, 4 ♀ и 1 ♂ — Microphallidae
27/VIII 1947 г.	О-в Лодейный	136	33	16	6	2	—	
<i>Littorina palliata</i>	13/VI 1948 г.	Ругозерская губа	240	138	6	102	—	5 ♀ и 6 ♂ — Microphallidae, 1 ♂ — Notocotyliidae, 1 ♀ — Allocreadiidae
	30/VI 1948 г.	О-в Оленевский	157	83	2	13	—	1 ♀ — Microphallidae, 1 ♀ и 3 ♂ — Allocreadiidae
	30/VI 1948 г.	Чернореченская губа	142	62	2	13	—	2 ♀ и 1 ♂ — Allocreadiidae
	5/VIII 1948 г.	О-в Лодейный	106	49	18	—	8	17 ♀ и 22 ♂ — Allocreadiidae, 1 ♀ — Heterophyidae, 1 ♂ — Gymnophallidae
	1/VIII 1948 г.	Ругозерская губа	367	164	11	—	—	7 ♀ и 1 ♂ — Allocreadiidae, 4 ♀ и 1 ♂ — Microphallidae, 1 ♂ — Notocotyliidae
<i>Littorina rudis</i>	15/VI 1948 г.	Ругозерская губа	468	247	12	190	5	8 ♀ и 7 ♂ — Microphallidae, 2 ♀ и 5 ♂ — Allocreadiidae, 2 ♀ — Notocotyliidae
	21/VI 1948 г.	Кислая губа	106	31	43	4	14	40 ♀ и 16 ♂ — Allocreadiidae, 2 ♀ 2 ♂ — Heterophyidae
	30/VI 1948 г.	Ругозерская губа (ручей)	267	117	4	50	6	4 ♀ и 7 ♂ — Allocreadiidae
	1/VIII 1947 г. 29/VIII 1948 г.	Ругозерская губа О-в Лодейный	209 35	35 5	16 1	20 8	1 —	1 ♀ и 1 ♂ — Microphallidae

* Для того чтобы подчеркнуть невозможность определения пола при паразитарной кастрации, количества моллюсков из крайней графы не были включены в общее число вскрытых.

на литораль форм, свойственных местам, расположенным по миграционным путям птиц, очевидно, падает на июнь — основной месяц насиживания, так как, по сообщению М. М. Белопольской, во время насиживания происходит естественная дегельминтизация большинства птиц.

Гаммариды служат вторым промежуточным хозяином трематод семейства *Microphallidae*; не исключено, что эта инвазия может длиться с прошлого сезона. Крачки получают порцию микрофаллид немедленно по прилете, начиная питаться ракообразными. При переходе на питание колюшкой, являющейся вторым промежуточным хозяином другого рода (или вида?) *Microphallidae*, крачка заражается трематодами этого рода (или вида). Колюшка является одним из вторых промежуточных хозяев *Tocotrema lingua* (сем. *Heterophyidae*) и передает взрослым и птенцам этого червя. Птенцы крачки, питающиеся по вылуплении только колюшкой, первоначально получают микрофаллид только из рыб. Моллюски, являющиеся наиболее мощным резервуаром микрофаллидной инфекции, в рационе крачки отсутствуют. Что касается гаммарусов, то каждый рачок заражен очень небольшим количеством цист этих паразитов, и, следовательно, можно ожидать, что количество червей в птице и их патогенное значение будет невелико. Учитывая большую скорость переваривания пищи крачкой, можно предположить, что личинки микрофаллид, находящиеся в очень прочных толстостенных цистах, не успевают их покинуть. Этот фактор тоже может снижать интенсивность заражения крачек паразитами данного семейства. Это обстоятельство плюс отсутствие в рационе крачки моллюсков ведет к общему обеднению паразитофауны этой птицы. По устному сообщению П. В. Матекина, в крачке встречены в небольших количествах все три присущие бореальной области рода *Microphallidae*, и все они, следовательно, передаются через гаммаруса и рыб. В литературе не указаны случаи нахождения в *Nereis* личинок птичьих трематод, и условно можно считать, что через полихет крачки никаких элементов своей паразитофауны не получают.

Моллюски (литторина, мидия, гидробия) служат основными компонентами питания гаги и куликов, и эта группа птиц обладает наиболее богатой качественно и количественно паразитофауной, так как используемые ими в пищу виды моллюсков, по нашим данным, являются ведущими промежуточными хозяевами трематод птиц. Эти моллюски заражены минимум тринадцатью видами личинок. *Littorina littorea* поедается гагой и куликом-сорокой и снабжает их не менее чем шестью видами паразитов. Мелкие литторины и гидробия идут в пищу куликовым и передают им минимум пять видов паразитов. Птенцы куликовых после вылупления начинают сразу питаться на литорали и заражаются, следовательно, очень рано. Мидией питаются главным образом гага и кулик-сорока, а отчасти и чайки — серебристая и морская, и получают от нее трематод рода *Gymnophallus*.

Следует указать, что гага не совершает дальних миграций в теплые страны, а зимует в Белом и Баренцовом морях, и если в ней будут найдены паразиты зоогеографически южного происхождения, то ясно, что последние были занесены на литораль перелетными птицами.

Аналогичные закономерности, бесспорно, можно найти и для рыб, но здесь нет возможности привести все данные. Конечно, в зависимости от биоценозов, доминирующих на том или ином типе литорали, меняется и рацион рыб и, следовательно, возможность заражения.

На о-ве Лодейном, например, камбала на 50% питается мидией и на 30% — макомой, литторинами и гидробией. В мидии имеются только

птичьих паразиты, макома здесь мало заражена, а литторины являются только первым промежуточным хозяином для паразитов рыб. Следовательно, главным источником заражения камбал на каменной фауны о-ва Лодейного являются гаммариды и полихеты. Как указывает В. Азаров, эти группы занимают в рационе камбал по 15%. Первые снабжают камбал трематодами семейства Allostreadiidae, а вторые — семейством Hemiuridae. Возможно, что Hemiuridae камбалы (а также и другие рыбы) могут получать от разных планктонных животных (Lebour, 1911).

На о-ве Ряжкове камбала питается на 80% макомой и, следовательно, получает на этой литорали трематод семейства Gymnophallidae, присущих этому моллюску.

К сожалению, нет никаких сведений о паразитофауне сублиторальных животных, изучение которой весьма важно, так как зимой рыба, согласно устному сообщению Азарова, преимущественно питается в сублиторали, и несомненно, что зимний и летний наборы паразитов рыб должны отличаться между собой.

Интересно, что мальки колюшки, питающиеся планктоном и придонными мелкими веслоногими, сильно заражены трематодами семейства Allostreadiidae. Следовательно, для последних промежуточным хозяином может служить не только гаммарус.

Возникает вопрос о том, насколько внешняя среда и биологические взаимоотношения могут определять цикл развития того или иного вида сосальщиков. Некоторые данные в этом направлении нам как будто бы удалось собрать для семейства Microphallidae. Из литературы известно, что в зоне 30—40° с. ш. американских и средиземноморских берегов личинка Microphallidae в первом промежуточном хозяине — моллюске имеет облик церкарии типа Ubiquita. Вторым промежуточным хозяином всегда служат ракообразные или рыбы, в которых формируются метацеркарии (Cable a. Hunninen, 1938; Carrère, 1936). Мари Лебур (Lebour, 1911) обнаружила, что некоторые личинки родов *Spelotrema* (идентификация вида по личиночной форме удалась только для *S. excellens*), *Maritrema* и *Lewinseniella* имеют иной тип развития, при котором стадия свободноплавающей церкарии либо выпадает нацело, либо хвостатая личинка возникает, но из моллюска не выходит. Из устного сообщения М. М. Белопольской нам стало известно, что ею на Восточном Мурмане в литторинах найдены спороцисты, в которых из церкарий типа Ubiquita развивались метацеркарии. В спороцистах Белопольская наблюдала все стадии превращения и экспериментально доказала идентичность этих метацеркарий со *Spelotrema pygmaeum*.

Нами в литторинах были обнаружены метацеркарии, видимо, всех трех упомянутых выше родов, присущих boreально-арктической области. Церкарии типа Ubiquita были встречены только дважды (из 4500 вскрытых моллюсков перечисленных видов), в то время как процент заражения моллюсков метацеркариями очень высок. (Сезон вскрытий: июнь — сентябрь.) Отметим, что не было найдено никаких церкарий типа Ubiquita ни в тех спороцистах, в которых развивались метацеркарии, ни в той особи моллюска, в которой были метацеркарии. Обнаруженные нами ранние стадии развития метацеркарий свидетельствуют о том, что фаза типа Ubiquita совершенно выпадает.

О том, что в данном случае мы имеем дело с совершающимся на наших глазах сокращением цикла, говорит наличие у церкарий, обнаруженных М. М. Белопольской, цистогенных желез, стилета и вполне развитого хвоста — органов, ставших бесполезными, так как церкарии не покидают спороцисту, а метацеркарии в последней не инцистируются. Сокращение

цикла, видимо, явление недавнее, так как при выпадении функций органы еще сохранились полностью.

М. М. Белопольская рассматривает *Spelotrema pygmaeum* и *S. excellens* как специфически северные виды. Автор настоящей работы допускает, что именно вследствие бореального характера у этих видов и наблюдается сокращение цикла. Можно предположить, что в более суровых условиях Белого моря сокращение цикла пошло дальше и стадия церкарий совершенно выпадает в большинстве случаев. Интересно, что до сих пор подобное укороченное развитие было указано лишь для церкарий из наземных моллюсков.

Различные фазы жизненного цикла, в конце-концов, способствуют встрече паразита с хозяином, и сокращение цикла, естественно, должно служить той же цели. Определить найденные нами метацеркарии до вида без эксперимента нельзя. Данных по паразитофауне птиц Вудс-хола, где работали по раскрытию цикла микрофаллид американские авторы, а также исчерпывающих аналогичных данных для Кандалакшского залива у нас не имеется. Поэтому и нет достаточных оснований предполагать, что один и тот же вид на широте Вудс-хола (42° с. ш. 70° в. д.) может развиваться при участии двух промежуточных хозяев, а на широте $68-70^{\circ}$ — при участии одного. Бесспорно одно: для родов *Spelotrema*, *Lewinzeniella* и *Maritrema* в теплых широтах характерно развитие метацеркарий в ракообразных и рыбах и этот способ развития всеми авторами считается типичным для всего семейства. В умеренных широтах частично, а в высоких — почти как правило инвазионная личинка червей этих родов формируется в первом промежуточном хозяине. Ракообразные и рыбы остаются в роли количественно второстепенного пути развития. Следовательно, типичным надо считать и развитие с участием только одного промежуточного хозяина.

Так как срок пребывания птиц на море в северных широтах укорочен, то паразит, фигурально выражаясь, не может позволить себе длительного развития со сменой хозяев. Укорочение цикла влечет за собой колоссальное увеличение инвазии — ведь из тысяч церкарий лишь несколько смогут добраться до второго хозяина, а тысячи и десятки тысяч метацеркарий, находящиеся в моллюске, сразу попадают в птицу. При таком способе развития число смен индивидуумов, осуществляющих общий онтогенез, уменьшается, а обеспечение рассеяния инвазии в пространстве только выигрывает. Следовательно, это укорочение цикла с точки зрения биологии паразита надо признать прогрессивным.

Фактором среды, управляющим подобным изменением цикла, является, вероятно, температура. Чтобы убедиться в этом, достаточно сравнить температуру поверхности морской воды в некоторых морских заливах; для Вудс-хола Миллер (Miller a. Northrup, 1926) приводит следующие цифры: среднегодовая за 7 лет равна $+14^{\circ}$ C, средняя температура августа около $+24^{\circ}$ C, средняя для февраля около $+11^{\circ}$ C. Для Плимута Мур (Moore, 1936) приводит следующие цифры: среднегодовая равна $+10^{\circ}$ C, средняя для августа около $+22^{\circ}$ C, средняя для февраля около $+8^{\circ}$ C. Для Кандалакшского залива П. П. Воронков и Г. В. Кречман (1939) приводят как среднегодовую $+3^{\circ}$ C.

Очевидно, характер температурной кривой, в качестве ближайшей причины, стимулирует тот или иной способ развития. Возможно, что те представители семейства Microphallidae, которые на севере развиваются с полным циклом (моллюск — ракообразное — птица, моллюск — рыба — птица), являются паразитами птиц, прилетающих на север рано и улетающих поздно (например, чайки и гага, по данным К. Н. Благосклонова,

появляются в заливе в середине апреля и улетают в сентябре; именно эти птицы обладают полным набором видов микрофаллид). Следовательно, виды с полным циклом развития значительно более широко распространены. Вспомнив о находке Д. Ф. Синицыным (1911) в Черном море *Sprelotrema* sp. с укороченным развитием, можно допустить, что температура — не единственная причина, управляющая изменением цикла и определяющая границы ареала у сосальщиков.

В свете нижеследующих данных влияние внешних факторов на границы ареала выступит еще сильнее.

Автор настоящей работы при вскрытиях моллюсков, взятых из мест с разной соленостью, обратил внимание на следующее: моллюски из районов с предельными колебаниями солености от 17 до 29‰ заражены всем комплексом личинок, вообще присущих данному виду моллюска.

При опреснении ниже 17‰ (при прочих равных условиях — при наличии дефинитивных хозяев, при благоприятном характере литорали и т. д.) в моллюсках никаких личинок, кроме церкарии *Podocotyle atomon* (сем. Allocreadiidae) не наблюдалось.

Каким образом соленость внешней среды может мешать паразиту, живущему в тканях? На этот вопрос дают ответ исследования Г. М. Беляева (1950), изучавшего с помощью криоскопического метода степень гипертонии внутренней среды у моллюсков. Г. М. Беляев обнаружил, что нижний предел солености, которую выдерживает нормально, например, *Littorina littorea*, равен, примерно, 13‰. Для *L. rudis* и *L. palliata* эта норма жизнедеятельности обеспечивается при еще более низкой солености. Моллюски, как следует из кривых, установленных Беляевым, принадлежат к числу пойкилосмотичных животных, т. е. соленость их внутренней среды меняется параллельно изменению солености внешней среды, а степень гипертонии (разница между этими соленостями) у моллюсков незначительна. Так как мы разбираем сейчас действие солености на Microphallidae с укороченным циклом, то ясно, что в силу пойкилосмотичности моллюсков опреснение непосредственно сказывается на метацеркарии, находящейся в их тканях, и, очевидно, губительно на них действует, но в тех же пределах отнюдь не сказывается губительно на моллюске. Это предположение было проверено нами экспериментально. Исходя из наших опытов, можно сказать, что в среднем срок выживания извлеченных из моллюсков метацеркарий в морской воде равен двум суткам. При опреснении ниже 17‰ личинки живут от четырех до десяти часов, но чаще всего выживают в течение шести часов. Надо указать, что церкария *Podocotyle atomon* в опыте выдерживает опреснение до 10‰ в течение трех суток. Мы наблюдали, что мелкие литторины, хозяева *Podocotyle*, при данной солености живут нормально. Пока нет указаний на то, что церкария *Podocotyle* есть и у других моллюсков. Следовательно, в этом случае ареал паразитов будет зависеть от ареала хозяев. Но вспомним, что в гаммарусе даже из очень опресненных мест есть цисты с метацеркариями Microphallidae. Если поместить вынутые из рачка цисты в воду, столь же опресненную, как та, из которой взят гаммарус, то это быстро ведет к гибели цист. Следовательно, суть не в том, что у цист имеются защитные оболочки. Объяснение наличия микрофаллид в гаммарусе мы найдем также в данных Г. М. Беляева. Он выяснил, что при опреснении ниже известного предела гаммарус активно регулирует осмотическое давление своей внутренней среды и, следовательно, для метацеркарии среда остается стабильной. Однако в гаммарусе попадает свободноплавающая личинка микрофаллид. Почему же ее развитию в моллюске и ее

пребыванию в воде не мешает понижение солености? Объяснение может быть двояким: 1) либо развитие личинки должно происходить зимой в сублиторали, куда мигрировал моллюск, а опреснение в этой зоне сказывается меньше; 2) либо на стадии хвостатой церкарии представители видов, развивающихся в метацеркарию в гаммаридах (например *Spelotrema nicolli*), вообще нечувствительны к опреснению и, следовательно, соленость является экологической преградой лишь для специфически северных видов; иначе говоря, соленость определяет микроареал некоторых видов внутри водоема и мешает их проникновению в водоемы с более низкой соленостью.

Из вышеизложенного следует четыре вывода.

1. Границы ареала паразита контролируются экологическими отношениями паразита со средой и физиологией паразита, реагирующего непосредственно или опосредственно на изменение среды. Эти же факторы будут управлять степенью дисперсии паразита внутри ареала.

2. Генетически *Microphallidae* — морское семейство, с прочной адаптацией личиночных стадий к высокой солености.

3. Нельзя недооценивать значение осморегуляторных свойств хозяина для любого паразита, использующего этого хозяина в качестве промежуточного.

4. Знание закономерностей распределения паразита внутри ареала дает возможность избежать инвазии, если она грозит хозяйственно важным объектам. Для Кандалакшского залива в целях предотвращения смертности птенцов гаги от *Microphallidae* можно рекомендовать устраивать гагачьи заповедники или вольерные хозяйства в опресняемых кутах губ, где соленость достаточна для благополучия моллюсков, но слишком низка для выживания паразитов.

Ознакомившись с нашими данными, последний вывод публично поддержал также директор Беломорской биостанции МГУ П. В. Матекин. Можно добавить, что инвазия птенцов, полученная через гаммарусов, будет весьма слабой, так как в одном рачке может быть только несколько цист микрофаллид. К тому же наиболее опасный для гаги вид *Spelotrema rugtlaeum* развивается, видимо, только через моллюсков.

На примере семейства *Microphallidae* мы видим, что методологически правильным и, следовательно, плодотворным может быть только синэкологическое изучение всей последовательности онтогенезов жизненного цикла, неразрывно сцепленного со всей жизнью биотопа. Только при таком способе изучения можно добиться практических результатов в борьбе с паразитофауной.

Нам остается разобрать только некоторые аспекты влияния паразита на хозяина.

Многие авторы указывали, что количество поколений у одной и той же формы зависит от температуры развития. Ясно, что степень повреждения органов моллюска будет зависеть, в частности, от числа развивающихся в моллюске генераций паразита. Следовательно, и степень поражения должна быть поставлена в связь с условиями внешней среды. Интенсивность и скорость разрушения тканей зависит, конечно, и от состояния моллюска, от уровня его физиологической активности; например, от того, произошло ли заражение в предвесенний сезон, когда моллюск истощен, или в осенний, когда его печень полна накопленными за лето веществами. Другой пример: моллюск может жить в сильно опресняемой воде и изолировать себя от внешней среды во время отлива, замыкая крышечку, вместо того чтобы кормиться нормально на влажных водорослях. Естественно, что

Все вышеизложенное в корне противоречит широко распространенному даже в специальной литературе мнению, что личинки трематод и моллюски настолько взаимоприспособлены, что паразит не приносит никакого вреда хозяину. Дальнейшее еще более подчеркнет неприемлемость этого положения.

Попробуем выяснить, насколько снижена под влиянием паразитарной кастрации яйцепродукция моллюсков. Это можно проследить на следующем примере: из 267 штук *Littorina rudis* (Ругозерская губа) 15 самок оказались зараженными. Вскрытия были произведены в июне, когда $\frac{2}{3}$ самок этого моллюска содержат в выводковой сумке яйца или эмбрионы (см. табл. 4). Можно было бы ожидать, что при целостности гонад 10 самок из 15 зараженных были бы с зародышами; но паразитарная кастрация приводит к тому, что только в одной самке находилось шесть яиц (при норме 50 и выше). Если учесть, что в некоторых пунктах процент заражения литторин доходит до 57, то, следовательно, половина самок и самцов в популяции лишена воспроизводительной способности и количество моллюсков адекватных возрастных групп снижается примерно наполовину.

Для *Littorina littorea* Мур (Moog, 1936) приводит цифровые данные по выживанию молоди и соотношению возрастных групп в популяции. Этот автор считает, что для июля — августа в Плимутской бухте на каждые 950 приходящихся на 1 м² моллюсков насчитывается 850 сеголеток; остальные сто особей — всех возрастов, из которых 58 двухлеток, физиологически уже способных к половому размножению. Процент заражения данного моллюска в этом районе может доходить до 20. Следовательно, около 40% самок выключается, повидимому, навсегда из размножения (так как регенерация гонад не доказана). Такое же значение, очевидно, имеет заражение и для других видов моллюсков.

Из вышеприведенных примеров мы видим, как процент заражения популяции, зависящий от многосторонних связей всех сочленов литорального комплекса, будет определять биомассу моллюсков на конкретном участке литорали.

Не имея возможности остановиться на видовом составе фауны сосальщиков в обследованном районе, отметим, что нами в моллюсках, ракообразных и рыбах были найдены представители десяти семейств трематод. Представление о различных типах жизненных циклов трематод на литорали можно получить из приводимой схемы (рис. 1). Она составлена нами как на основании собственных наблюдений, так и на основании некоторых литературных данных. Эта схема подчеркивает значение литорали в передаче заражения всем животным, биологически связанным с литоралью. Укажем, что наша методика исследования позволяет нам сделать некоторые выводы о цикле развития и без помощи эксперимента.

Нам представляется, что приведенные примеры, даже при их отрывочности и неполноте, убедительно показывают, что единственно плодотворным методом для паразитолога является изучение паразитофауны в ее органической связи со всеми проявлениями жизни биотопа.

Л и т е р а т у р а

- А б р и к о с о в Г. Г. и С о к о л о в а Н. Ю. 1948. К изучению литорали Белого моря. Вестн. Моск. ун-та, № 2.
Б е л я е в Г. М. 1950. Осморегулярные способности низших ракообразных матери-
ковских водоемов. Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. 2.
В и н о г р а д о в М. Е. 1950. Характер пищевых связей беломорских птиц на ли-
торали. Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. 2.

- В о р о н к о в П. П. и К р е ч м а н Г. В. 1939. Сезонные изменения биомассы и физико-химических условий среды северо-восточной части Кандалакшского залива. Тр. Гос. гидролог. ин-та, т. 8 (работы Беломорской станции).
- Г у р ь я н о в а Е. Ф. 1948. Белое море и его фауна.
- Г у р в и ч Г. 1934. Распределение животных на литорали и сублиторали Бабьего моря (Кандалакшский залив). Исслед. морей СССР, вып. 20.
- К у з н е ц о в В. 1947. Влияние ледового покрова на морфологию и население литоральной зоны. ДАН СССР, т. 58, № 1.
- Л у т т а А. С. 1934. Фауна партеногенетических поколений трематод в петергофских моллюсках. Тр. Ленингр. об-ва ест-лей, т. 63.
- С и н и ц ы н Д. Ф. 1911. Партеногенетическое поколение трематод и его потомство в черноморских моллюсках. Зап. Имп. Российск. Акад. Наук, т. 30, № 5.
- С и н и ц ы н Д. Ф. 1905—1906. Дистомы рыб и лягушек окрестностей Варшавы. Изв. Варшав. ун-та.
- C a b l e A. H u n n i n e n. 1938. Observations on the life history of *Spelotrema nicolli*. J. Paras., v. 24.
- C a r r è r e. 1936. Sur le cycle evolutif d'un *Maritrema nicolli*. C. R. Acad. Sci. Paris, № 202.
- L e b o u r M. 1911. A review of the british marine cercariae. Paras., № 4.
- M o o r e. 1936. The biology of *Littorina littorea*. J. mar. Biol. Ass., № 20.
- M i l l e r A. N o r t h r u p. 1926. Seasonal infestation with larval trematode for *Nassa obsoleta*. Biol. Bull., № 61.
- R a n k i n. 1939. Ecological studies in larval trematodes from western Massachusetts. J. Paras., № 25.
- S e w e l l. 1922. Cercariae Indicae. Ind. J. Med. Res., № 10.