

УДК 576.895.135

**МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЗАРАЖЕНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
ТРЕХ ВИДОВ ОРТОНЕКТИД НА БЕЛОМ И БАРЕНЦЕВОМ МОРЯХ**

© Г. С. Слюсарев, А. С. Черкасов

Прослежена многолетняя динамика и распределение зараженности тремя видами ортонектид *Intoshia variabilis*, *I. linei*, *Rhopalura littoralis* беспозвоночных животных на Белом и Баренцевом морях. Показана высокая стабильность экстенсивности заражения во времени, а также постоянство места встречаемости ортонектид. Приводятся данные о мозаичности распределения в пространстве ортонектид. Обсуждается вопрос о возможных причинах сложности обнаружения ортонектид в природе.

Среди огромного разнообразия таксонов беспозвоночных животных имеется ряд небольших (по количеству видов) и слабоизученных групп, представляющих тем не менее значительный теоретический интерес. Одна из таких групп ортонектиды — крайне малоисследованная и во многих отношениях загадочная группа паразитов различных морских беспозвоночных: турбеллярий, немертин, полихет, моллюсков, иглокожих и даже асцидий. Жизненный цикл ортонектид прост: в хозяине паразитирует плазмодий, продуцирующий самцов и самок, последние выходят из хозяина и непродолжительное время ведут свободный образ жизни, после копуляции внутри самки развиваются ресничные личинки, которые, выйдя из самки, находят нового хозяина и заражают его. Истинная природа плазмодия остается неясной (Slyusarev, Miller, 1998). Не существует однозначной и общепринятой точки зрения на положение ортонектид в системе низших беспозвоночных животных и их филогенетические связи с другими таксонами (Rieger, Westheide, 1996). Нет единого мнения и по вопросу о таксономическом ранге ортонектид. Ряд зоологов придает им ранг типа (Kozloff, 1994), к последним относимся и мы, другие считают их классом, входящим вместе с классом Diceimida в состав типа Mesozoa (Нуман, 1940; Малахов, 1990).

О степени изученности Mesozoa наиболее красноречиво говорит тот факт, что это единственная группа, которая не была включена в многотомный труд «Микроскопическая анатомия беспозвоночных», выходящий под редакцией Ф. В. Харрисона, из-за недостатка информации.

Основной причиной, объясняющей такое положение вещей, является, на наш взгляд, прежде всего большая трудность обнаружения ортонектид в природе, сложность их содержания в лаборатории и то, что ортонектиды не представляют серьезного практического значения. За годы работы с ортонектидами, которую мы начали в 1987 г., нами было потрачено много сил и времени на нахождение ортонектид на Белом и Баренцевом морях. За это время у нас накопился достаточно большой, хотя отчасти и разрозненный, материал о динамике зараженности и распределении ортонектид и частоте их встречаемости у разных хозяев. Следует оговориться, что все эти годы мы не ставили себе цель получить данные о динамике зараженности. Последние накапливались по ходу работы. Очень существенно и то, что у нас в руках оказались результаты вскрытий моллюсков Баренцева моря Ю. И. Полянского и Г. И. Штейн (рабочие дневники вскрытий хранятся на кафедре зоологии беспозвоночных СПбГУ), которые мы посчитали должным опубликовать.

Специальные исследования по зараженности беспозвоночных ортонектидами и ее динамике в литературе отсутствуют. Информацию по этим вопросам можно почерпнуть в статьях по ортонектидам из разделов, посвященных материалам и методам, или из первоописаний новых видов ортонектид, где такие данные иногда приводятся.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для данной работы послужили сборы беспозвоночных животных — потенциальных хозяев ортонектид с 1987 по 1999 г. на Белом и Баренцевом морях. На Белом море основным районом сбора была губа Чупа Кандалакшского залива и Керетский архипелаг. На Баренцевом море материал был собран в районе пос. Дальние Зеленцы (ММБИ РАН). Турбеллярий *Macrorhynchus crocea*, в которых паразитируют ортонектиды *Intoshia variabili*, собирали на каменистой литорали Белого моря посредством смыва с нитчатых водорослей (с 1987 по 1989 г. этот материал собирали совместно с Александровым). Метод, позволяющий многократно концентрировать турбеллярий в смыве, был разработан Александровым (Александров, Слюсарев, 1992; Slyusarev, 1994). Основным местом сбора была литораль о. Фиттах, где отбор проб осуществлялся регулярно 2—3 раза в течение летне-осеннего периода в течение всех 12 лет. Помимо этого, периодические сборы турбеллярий *M. crocea* были осуществлены еще в 9 различных точках Керетского архипелага.

Немертины *Linneus ruber* — хозяева ортонектиды *Intoshia linei* были собраны вручную между камней в 1987—1989, 1999 гг. на каменистой литорали губы Ярнышная (Баренцево море). В 1999 г. *L. ruber* были собраны и в ряде других мест в окрестностях пос. Дальние Зеленцы.

Брюхоногих моллюсков *Onoba aculeus*, в которых развивается ортонектида *Rhopalura littoralis*, собирали на Баренцевом море вручную с обратной стороны камней. В районе пос. Дальние Зеленцы были 3 точки сбора, основная — мыс Пробный. В этом же районе и точно в этих же точках в 1949—1950 гг. материал собирали Полянский, а в 1951 г. — Штейн.

Отбор проб во всех случаях осуществляли в отлив у уреза воды. Всех собранных хозяев содержали в лаборатории в чашках Петри с отфильтрованной морской водой и просматривали под биноклем МБС-9. Для выявления зараженности у моллюсков их раздавливали между двумя стеклянными створками чашек Петри. Помимо перечисленных выше видов на Белом и Баренцевом морях были просмотрены и вскрыты более двух десятков видов различных беспозвоночных — потенциальных хозяев ортонектид. В полихетах *Scoloplos armiger* и *Polydora quadrilobata* удалось по одному разу обнаружить ортонектид.

Один из авторов данной работы собирал ортонектид в 1992—1993 гг. в Северном море (пролив Зунд).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные нами данные по многолетней динамике зараженности турбеллярий *Macrorhynchus crocea* ортонектидой *Intoshia variabili* на литорали о. Фиттах приведены в табл. 1.

Отметим, что мы собирали турбеллярий из года в год на одном и том же участке каменистой литорали, не превышающем по береговой линии 50 м. Средняя зараженность турбеллярий *M. crocea* за 12 лет наблюдений составила 2.1 %, максимальная зараженность отмечена нами в 1987 г. и составила 3.7 %, минимальная — наблюдалась в 1996 и 1999 гг., составила 1.8 %. Всего за это время было собрано и просмотрено 13 215 особей турбеллярий. Анализ данных показал отсутствие каких-либо значимых колебаний зараженности по летним и осенним месяцам. Кроме того, отсутствуют и какие-либо серьезные колебания из года в год. Необходимо подчеркнуть, что вероятность пропустить зараженных турбеллярий при применяемой нами методике

Таблица 1

Зараженность турбеллярий *Macrorhynchus crocea* на о. Фиттах (Белое море)Table 1. The infection of Turbellarians *Macrorhynchus crocea* from Phittakh Island (White Sea)

	1987		1988		1989		1991		1992		1993	
	ЭИ	N	ЭИ	N	ЭИ	N	ЭИ	N	ЭИ	N	ЭИ	N
Июнь											2.3	391
Июль	3.7	162			2.3	475	1.9	531				
Август			2.1	477	2.1	631			2.3	727		
Сентябрь							2.1	477	2.1	563	2.1	715
Октябрь												

Таблица 1 (продолжение)

	1994		1995		1996		1997		1998		1999	
	ЭИ	N	ЭИ	N	ЭИ	N	ЭИ	N	ЭИ	N	ЭИ	N
Июнь									2	300		
Июль	1.9	631	2.1	381							1.8	55
Август			2.3	652	1.8	500	2.1	517	2.1	575		
Сентябрь					2.1	517	2	500				
Октябрь	2.1	381			1.9	421						

Примечание. В табл. 1—3: экстенсивность инвазии (ЭИ) приведена в %.

была ничтожно мала. Собранные из смыва с водорослей турбеллярии отсаживались в небольшие чашки Петри с обязательно отфильтрованной морской водой по 50 особей в одну чашку. Через каждые два дня чашки просматривались, зараженные турбеллярии немедленно отсаживались отдельно. Обычно мы содержали турбеллярий в лаборатории в течение 1—2 мес. Таким образом, за время содержания *M. crocea* даже молодое заражение, которое труднее всего обнаружить, успевало развиваться, его легко можно было выявить.

В течение всего 12-летнего периода мы собирали турбеллярий *M. crocea* (по 100—300 особей) в 9 различных участках каменистой литорали в пределах губы Чупа. Всего за этот период было собрано около 1700 турбеллярий. В 1977 г. мы обнаружили одну зараженную турбеллярию из сборов у Коровьей Варраки. Кроме того, по сообщению Е. Г. Краснодембского, зараженные ортонектидой *I. variabili* турбеллярии *M. crocea* обнаружены в губе Чупа, в р-не Левина наволока.

Примечательно, что в 1989 г. единственная случайно попавшая в сборы турбеллярия *M. crocea* на каменистой литорали в губе Ярнышной (Баренцево море) тоже была заражена *I. variabili*. Это позволяет говорить о распространении данного вида в Белом и Баренцевом морях.

Таблица 2

Зараженность немертин *Linneus ruber* в губе Ярнышной Баренцева моряTable 2. The infection of Nemertins *Linneus ruber* from Yarnyshnaja Inlet (Barentz Sea)

	1987		1988		1989		1991		1999	
	ЭИ	N	ЭИ	N	ЭИ	N	ЭИ	N	ЭИ	N
Июль	4	150			4.5	200			5	500
Август			5.1	300			4	100		

Таблица 3

Зараженность моллюсков *Onoba aculeus* на мысе Пробном, губа Дальнезеленецкая Баренцева моря
Table 3. The infection of Molluscs *Onoba aculeus* from Probnyi Cape, Dalnezelenetskaja Inlet (Barentz Sea)

	1949*		1950*		1951*		1999	
	ЭИ	N	ЭИ	N	ЭИ	N	ЭИ	N
Июнь	1.8	287	1	300	1.2	500		
Июль	1.4	500			1	300	1.2	2512
Август			1.4	500	1.4	500		

Примечание. Звездочкой помечены сборы Ю. И. Полянского и Г. А. Штейн.

Результаты исследования зараженности немертины *Linneus ruber* ортонектидой *Intoshia linei* приведены в табл. 2. Всего было собрано 1250 особей хозяев, средняя экстенсивность заражения составила 4.5 %. Немертины были собраны на одном небольшом участке литорали в губе Ярнышная. И в этом случае колебаний зараженности за годы работы, как явствует из табл. 2, нами отмечено не было. Помимо губы Ярнышной в 1999 г. мы собирали немертин еще в двух точках губы Дальнезеленецкой. Всего было собрано 170 немертин, и экстенсивность инвазии (ЭИ) составила 1.3 %. С 1995 по 1999 г. мы исследовали немертин *L. ruber* из Белого моря, собранных в различных точках Керетского архипелага. Всего было обследовано более 900 особей, но ни одной зараженной обнаружить не удалось.

Данные о зараженности брюхоногих моллюсков *Onoba aculeus* ортонектидой *Rhopalura littoralis* приведены в табл. 3. Вид *R. littoralis* был описан Штейн в 1954 г. (Штейн, 1954). То, что это новый вид, не вызывает у нас никакого сомнения, но принадлежность его к роду *Rhopalura*, по-нашему мнению, достаточно проблематична. Однако в настоящей статье мы сохраняем родовое название, использованное Штейн. Зараженность за все эти годы, включая период с 1949 по 1951 г., колеблется крайне незначительно. Помимо этого, Штейн в 1951 г. собирала гастропод на мысе Поворотном. Из этой точки было собрано и вскрыто в общей сложности 1800 моллюсков, среди них была обнаружена всего одна зараженная особь. В том же году Штейн вскрыла более 1000 *O. aculeus* из губы Ярнышной и не обнаружила ни одного зараженного моллюска. Мы вскрыли 1350 *O. aculeus* из губы Ярнышной в 1989 г. и также не обнаружили ни одного зараженного моллюска. В 1995—1997 гг. мы осуществляли сбор этих гастропод на Белом море и не встретили ни одной зараженной особи. Всего было обследовано более 1000 моллюсков.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами данные показывают высокую стабильность во времени уровня зараженности хозяев. Наиболее наглядно это видно на примере *Intoshia variabilis*. За 12 лет постоянных наблюдений колебания зараженности составили чуть более 1 %, т. е. были крайне незначительны. Данные за 1987 г. вызывают у нас самих достаточные сомнения. Некоторое повышение уровня ЭИ в этом случае, скорее всего, связано с малой выборкой обследованных хозяев. Но даже и с их учетом размах колебаний зараженности весьма невелик. Интересны в этом отношении и данные по *Rhopalura littoralis*, показывающие, что за 50 лет ЭИ не претерпела существенных изменений.

Подтверждает все вышесказанное пример с *Intoshia linei*. Так, в 1935 г. Нувель (Nouvel, 1935) собирал этих ортонектид на биологической станции в Роскоффе (Атлантическое побережье Франции). В 1990 г. Верне (Vernet, 1990) и позже в 1994, 1995 гг. Халоти и Верне (Haloti, Vernet, 1994, 1995) в том же самом месте исследовали

тех же ортонекид. И в этом случае процент заражения за эти 50 лет практически не изменился и составил примерно 3—5 %. Подобная картина характерна и для другого вида — *Rhopalura ophiocoma*. Впервые его описал в 1877 г. Жиар (Giard, 1877) из Вимере с Атлантического побережья Франции; Нувель в 1935 г. (Nouvel, 1935) находит его в Роскоффе, позднее в 1965 и 1994 гг. Козлов (Kozloff, 1969, 1971, 1994) собирает его в том же самом месте. ЭИ в течение этих 50 лет практически не колебалась и составила 5—6 %. Впрочем, явление стабильности уровня зараженности известно сейчас уже достаточно хорошо для самых различных групп паразитов: простейших, трематод, цестод и др. (Granovitch, 1992; Гранович и др., 1995), и на самом деле оно отражает естественную стабильность природных экосистем.

Наши данные дополняют весьма немногочисленную информацию о распространении ортонекид. Так, только для *Rhopalura ophiocoma* известно, что этот вид встречается вдоль всего Европейского побережья и вдоль Атлантического и Тихоокеанского побережий Америки (Kozloff, 1994). Вид *I. linei* был известен лишь на побережье Франции. Наши находки на Баренцевом море позволяют говорить о его распространении и в Северной Атлантике.

Вторая особенность ортонекид связана с пространственным распределением зараженности. Это распределение характеризуется очень высокой степенью мозаичности, или очаговости. Мы не беремся объяснять, с чем конкретно связана эта дискретность в распределении. Наиболее яркий пример этой мозаичности представляет *I. variabilis*. Каменистый участок литорали на о. Фиттах, где этот вид встречается постоянно, ничем не отличается от почти десятка таких же точно участков литорали, обследованных нами, где найти *I. variabilis* не удалось. Точно такая же яркая картина мозаичности наблюдается для *R. littoralis* в Дальних Зеленцах. Еще один пример, подтверждающий высокую мозаичность распределения ортонекид, дает наш неудачный опыт с *Rhopalura granosa*. Койе (Koye, 1991) указывает, что она обнаружила *R. granosa* в *Phyline scabra* в проливе Зунд (Северное море), зараженность составила около 1.5 %. Один из авторов пытался обнаружить этот вид в 1992—1993 гг. Всего было собрано 2700 особей хозяев, среди которых оказалась лишь одна зараженная. Койе лично сообщила нам, что зараженные моллюски собирались не ею и конкретной точки сбора она указать нам не может. По-видимому, мы просто не смогли попасть на участок с относительно высоким уровнем зараженности этим видом.

Наши данные и анализ имеющейся литературы, возможно, позволяют говорить об еще одной особенности ортонекид — о характерном для большинства из них очень низком проценте заражения. Так, из 19 корректно описанных видов у 17 ЭИ хозяев не превышает 2 а в среднем составляет примерно 1 %. Только у двух видов *R. ophiocoma*, *I. linei* процент заражения достигает 5—9 %, именно поэтому большая часть всех работ, посвященных ортонекидам, выполнена на этих двух видах. Подтверждением этой особенности, на наш взгляд, служит и приведенный Козловым (Kozloff, 1994) список из 28 видов беспозвоночных, в которых ортонекиды были найдены только 1—2 раза. Виды этих ортонекид не описаны из-за сложности их повторного нахождения. Мы в свою очередь можем добавить к этому списку 3—4 вида полихет и моллюсков, в которых нам и нашим коллегам приходилось находить ортонекид всего по 1 разу. Необходимо, впрочем, оговориться, что мы понимаем, что низкий процент заражения вполне может быть и отражением эффекта мозаичности распределения и проявляется в том случае, когда материал (хозяева) собирается не из центра, а с края природного очага (пятна) заражения.

Сложность обнаружения ортонекид в природе таким образом, на наш взгляд, связана, во-первых, с характерной вообще для большинства ортонекид низкой ЭИ (часто менее 2 %) и, во-вторых, с высокой мозаичностью их распределения.

Данная статья выполнена в результате работы над основной темой гранта Минобразования № 10-87-0-10.0-38 и проекта № 992665 МНТП «Университеты России — фундаментальные исследования».

Список литературы

- Александров К. Е., Слюсарев Г. С. Орthonectида *Rhopalura variabili* sp. n. (Mezozoa) из турбеллярии *Macrorhynchus crocea* // Паразитология. 1992. Т. 16, вып. 4. С. 347—351.
- Гранович А. И., Сергиевский С. О., Соколова И. М. Совместное паразитирование нескольких видов трематод в беломорских моллюсках *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 6. С. 493—504.
- Малахов В. В. Загадочные группы морских беспозвоночных. МГУ, 1990. 145 с.
- Штейн Г. А. Орthonectиды рода *Rhopalura* Giard некоторых моллюсков Баренцева моря // Уч. зап. Карело-Фин. ун-та. 1954. Т. 5. С. 171—206.
- Giard A. Sur les Orthonectida, classe nouvelle d'animaux parasites des Echinodermes et des Turbellaries // Compt. Rend. Sci. l'Acad. Sci. 1877. Vol. 85, N 5. P. 812—814.
- Granovitch A. I. The effect of trematode infection on the population structure of *Littorina saxatilis* (Oliv) in the White Sea // Proceed. Third International Symposium on Littorinid Biology. 1992. P. 255—263.
- Haloti S., Vernet G. Advances in the knowledge of Mesozoa *Intoshia linei* (Orthonectid) specificity study by interspecific graft of parasite pieces of *Lineus* (Heteronemertean) Steff. // Bull. Soc. Zool. France. Evolution et Zoologie. 1994. Vol. 119, N 4. P. 357—363.
- Haloti S., Vernet G. The sexual reproduction of the *Intoshia linei* (Orthonectida) endoparasite of *Linneus ruber* (Heteronemertea) // Invertebr. Reproduct. Develop. 1995. Vol. 27, N 1. P. 73—76.
- Hyman L. H. Mesozoa // The Invertebrates. N. Y.: McGraw Hill Book Co Inc., 1940. P. 233—247.
- Koie M. Aspects of the morphology and life cycle of *Lecithocladium excium* (Digenea, Hemiuridae), a parasite of *Scomber* spp. // Int. J. Parasitol. 1991. Vol. 21, N 5. P. 597—602.
- Kozloff E. N. Morphology of the orthonectid *Ciliocincta sabvellariae* // J. Parasitol. 1971. Vol. 57. P. 377—406.
- Kozloff E. N. Morphology of the orthonectid *Rhopalura ophiocomae* // J. Parasitol. 1969. Vol. 55. P. 171—195.
- Kozloff E. N. The genera of the phylum Orthonectida // Cah. Biol. Mar. 1994. T. 33. P. 377—406.
- Nouvel H. Notes sur la faune marine de la region de Roscoff // Trans. Biol. St. Roscoff. 1935. T. 13. P. 213—218.
- Riger R., Westheide W. Spezielle Zoologie. Stuttgart; Jena; N. Y., 1996. 909 p.
- Slyusarev G. S. The fine structure of the female *Intoshia variabili* (Alexandrov & Slyusarev) (Mesozoa: Orthonectida) // Acta Zool. (Stockholm). 1994. Vol. 75, N 4. P. 311—321.
- Slyusarev G. S., Miller D. M. Fine structure of the mature plasmodium *Intoshia variabili* (phylum Orthonectida) a parasite of the platyhelminths *Macrorhynchus crocea* // Acta Zool. (Stockholm). 1998. Vol. 79, N 4. P. 319—327.
- Vernet G. *Rhopalura linei*, Orthonectid parasite de l'Heteromerte *Linneus ruber* // Cah. Biol. Mar. 1990. T. 31. P. 251—255.

СПбГУ, 199036

Поступила 24.04.2000

ANNUAL DYNAMICS AND DISTRIBUTION OF THREE ORTHONECTIDA SPECIES IN THE WHITE AND BARENTZ SEAS

G. S. Slyusarev, A. S. Cherkasov

Key words: orthonectida, distribution, annual dynamics.

SUMMARY

Annual dynamics and distribution of three Orthonectida species — *Intoshia variabili*, *I. linei*, *Rhopalura littoralis* — have been studied in the invertebrates in the White and Barentz Seas. Throughout years of observations Orthonectids show high stability, constant percent of infection and permanent location of the same spots. Mosaic pattern of their distribution has been revealed. Possible causes of difficulties in finding Orthonectids in nature are discussed.