

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ім. І.І.ШМАЛЬГАУЗЕНА

На правах рукопису
УДК 576.893.16:595.34

ПАЛІЄНКО Любов Павлівна

АСТАЗИДИ
(ASTASIIDAE, EUGLENIDA)
ПАРАЗИТИ КИШЕЧНИКА ЦИКЛОПІД
(CYCLOPIDAE, COPEPODA)
ВАСЕЙНУ СЕРЕДНЬОГО ДНІПРА

03.00.08 — зоологія

03.00.19 — паразитологія

А в т о р е ф е р а т
дисертації на здобуття вченого ступеня
кандидата біологічних наук

Київ — 1994

АВ 30.877

Дисертаційна робота виконана в відділі фауни та систематики безхребетних Інституту зоології ім. І.І.Шмальгаузена НАН України.

Наукові керівники - доктор біологічних наук
Владислав Іванович МОНЧЕНКО,
академік НАН України
Олександр Прокопович МАРКЕВИЧ

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук
Григорій Митрофанович ДВОЙНОС,
кандидат біологічних наук
Микола Олександрович ОБЧАРЕНКО

Провідна організація: Київський університет
ім. Тараса Шевченка

Захист дисертації відбудеться ^{25 жовтня} "-----" 1994 р.
о ----- годині на засіданні Спеціалізованої ради Д.015.09.01
по присудженню наукових ступенів в Інституті зоології ім.
І.І.Шмальгаузена НАН України (252501, Київ, ДСП вул. Б.Князь-
ницького, 15).

В дисертацію можна ознайомитись в бібліотеці Інституту
зоології ім. І.І.Шмальгаузена НАН України.

Автореферат розісланий " " ----- 1994 р.

Вчений секретар
Спеціалізованої ради
кандидат біологічних наук

В.В.Голотов

ЛНБ України ім.В.Стефаніка



00777675 (\$)

ЛНБ ім. В. Стефаніка
АН України

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. В різноманітних морських і прісноводних екосистемах джугитиконосі родини *Astasiidae*, на відміну від інших представників ряду *Euglenida*, виконують рівні функції. Одні в них (хлорофілозні), як і всі фотосинтезуючі організми, виконують загальновідому планетарну роль - вони є продуцентами органічної речовини. Другі (позбавлені хлорофілу) є вільноживучими сапробіонтами. Треті (теж позбавлені фотосинтезуючих хлоропластів) паразитують в кишечнику або порожнині тіла ряду безхребетних (інфузорії, турбеларії, трематоди, ракоподібні) і навіть хребетних (пуголовки маб). Серед них найбільшої видової різноманітності досягає група астазід - паразитів кишечника беслоногих раків, які є важливими компонентами майже всіх біогідроценозів. Циклопіді мають виключно велике екологічне значення. Насидячки водні товщі і всі типи донних та вяростевих біоценозів, вони при певних умовах мають вирішальне значення у збереженні повноцінного їх функціонування.

Як показували проведені дослідження, паразитичні астазиди активно впливають на загальний екологічний, етологічний та фізіологічний стан своїх хазяїв - циклопід, обмежуючи їх репродуктивні можливості на популяційному рівні і нерідко приводячи їх до вагибелі. Недостатня вивченість видового складу, фауни, систематики та екології паразитичних астазід не дає можливості на сучасному рівні визначити функціональну роль самих хазяїв як компонентів біогідроценозів. Обмежена інформація щодо взаємної групи паразитів водних безхребетних гальмує розвиток теоретичної гідропаразитології і вирішення практичних завдань - прогнозування масового розмноження паразитів і їх поширення, регулювання процесів формування паразитарних систем, здійснення заходів по обмеженню чисельності паразитів і заподіяння ними вбитків, використання паразитів як агентів біологічної боротьби зі шкідливими хазяями - переносниками збудників ряду хвороб людини і тварин. Нарешті, недостатня вивченість цієї унікальної групи найпростіших збадикує природно-наукову базу при вирішенні питань зоогеографії, таксономії, філогенії і еволюції астазід.

Дослідження видового складу, життєвих циклів, екологічних особливостей і поширення паразитичних астазід сприятиме пізнанню закономірностей циркуляції інвазії в природних водоймах, розробці

проблем регуляції чисельності їх хазяїв, що врештою може скласти фактичну основу для вірогідних прогнозів становища водних екосистем в умовах теперішнього значного антропогенного впливу.

Мета і завдання дослідження. Мета даного дослідження - на основі експериментальних лабораторних методик, польових досліджень і прижиттєвих спостережень виявити сучасний еколого-фауністичний стан паразитичних астаїїд в кишечника циклопід в водоймах басейну Середнього Дніпра і в'ясувати їх біологічну роль як паразитів однієї з важливих систематичних груп тварин гідроекосистем. Для реалізації цієї мети було поставлено такі завдання:

1/ встановити видовий склад паразитичних астаїїд циклопід в ряді водойм басейну Середнього Дніпра;

2/ дати опис морфологічних особливостей цих паразитів на різних фазах їх життєвого циклу, виявити характер розмноження, кількість нащадків, адаптаційні особливості особин, що знаходяться на паразитичній і вільноживучій фазах життєвого циклу (нааяність рухів, приваблюючих потенційного хазяїна, наявність запасних поживних речовин, особливості locomocії).

3/ вивчити поширення паразитичних астаїїд в різних водоймах і в'ясувати його залежність від основних екологічних факторів;

4/ виявити деякі екологічні і етологічні взаємовідносини між астаїїдами та циклопідами в експериментальних умовах в метов визначення патогенного впливу паразитів на хазяїв.

5/ в'яснити філогенетичні зв'язки надвидових таксонів астаїїд, виявити шляхи становлення паразитизму в цій групі найпростіших.

Наукова новизна. Вперше достатньо повно вивчений видовий склад астаїїд, що паразитують в кишечнику вільноживучих веслоногих ракоподібних родини *Cyclopidae* в регіоні басейну Середнього Дніпра. Серед шести виявлених видів астаїїд три види описані як нові для науки, для одного в них встановлений новий рід. Два види вперше вказані для фауни України. Детально вивчено життєві цикли чотирьох видів астаїїд, описані морфологічні і біологічні особливості особин, які знаходяться на різних фазах життєвого циклу. Складено таблиці політомічного типу для визначення відомих видів астаїїд

на рівних фазах життєвого циклу. Виявлено особливості поширення паразитичних астаїїд в водоймах в залежності від екологічних факторів. Встановлено наявність впливу паразитичних астаїїд на етологічні особливості хавяїв. Проведений аналіз морфологічних і біологічних ознак астаїїд дозволив виявити еволюційно примітивний в одних випадках і еволюційно просунутий стан взаємовідносин між астаїїдами та циклопідами в інших випадках. На цій основі проаналізовані філогенетичні відносини в досліджуваній групі паразитів, запропонована схема гіпотетичних філогенетичних зв'язків родів і, частково, видів і розглянуті питання становлення паразитизму у астаїїд в еволюційному плані.

Теоретичне і практичне значення роботи. Робота є першим всебічним дослідженням астаїїд, які паразитують в кишечнику циклопід. Зроблено висновок про наявність патогенного впливу астаїїд на своїх хавяїв, що свідчить про еволюційно недавнє формування паразитарних систем астаїїди - циклопіди, про недовготривалий період їх коєволюції. Висунута гіпотеза формування симбіонтних систем еугленіди - циклопи. Як предкові форми для паразитичних астаїїд розглядаються сапрофітні гетеротрофні форми тієї ж родини.

Практичне значення роботи полягає в підведенні підсумків визначення в обмеженому регіоні раніше недостатньо вивченої групи паразитичних еугленових та в'ясуванні шляхів міграції інвазійного матеріалу у водоймі. Узагальнені автором дані дозволять в'ясувати шляхи формування паразитологічної ситуації в біоценозах мілководдя в метю можливого подальшого здійснення заходів по оздоровленню зовнішнього середовища. Створений автором фільм "життєвий цикл еугленід роду *Parastaxia*" може бути використаний для учбового процесу в вузах. Результати цього дослідження придатні для використання при проведенні прикладних зоологічних, паразитологічних, екологічних і гідробіологічних досліджень.

Апробація роботи. Основні положення дисертації висвітлені на IX і X конференціях Українського республіканського наукового товариства паразитологів (Львів, 1980; Одеса, 1986), на III Всесоюзному в'їзді молодих вчених Інституту гідробіології АН України, (Київ, 1983), на III в'їзді по паразитах та хворобах водних безхребетних (Москва, 1985), на IV в'їзді Всесоюзного товариства протозоологів (Ленінград, 1987).

Публікації матеріалів. За матеріалами дисертації вийшло в друку 14 наукових публікацій автора.

Об'єм та структура роботи. Дисертація складається із вступу та шести розділів, які висвітлюють стан вивченості, методичку проведення досліджень, результати вивчення морфологічних, фізіологічних і біологічних особливостей кишкових астаїїд, їх систематичного положення і філогенетичних зв'язків, а також екологічних взаємовідносин. Основний текст дисертації викладений на 125 сторінках машинопису з ілюстраціями у вигляді 19 рисунків і таблиць.

Автор висловлює щире вдячність своїм науковим керівникам - академіку НАН України О.П.Маркевичу і доктору біологічних наук В.І.Монченку за постійну увагу і цінні поради при виконанні дисертаційної роботи, також інноватним спеціалістам - академіку Польської Академії наук В.К.Михайлову і доктору ПАН І.Віта за консультаційну допомогу при вивченні паразитів кишечника циклопів.

ЗМІСТ РОБОТИ

РОЗДІЛ 1. СТАН ВИВЧЕНОСТІ ПАРАЗИТИЧНИХ АСТАЇЇД

Широкі розповсюдження явища паразитизму серед найпростіших великій мірі зобов'язане їх малим розмірам, які дозволяють їм асоціювати з організмами практично всіх інших груп тваринного світу, в тому числі і з веслоногими ракоподібними. Якщо про паразитофауну морських копепод існують більш чи менш повні дані (ряд *Dinoflagellata*, дані Chatton, 1919 а, б; 1921), то паразити прісноводних веслоногих досліджені набагато менше. Попередні уявлення (Michajlow, 1956) щодо початкового періоду дослідження внутрішніх паразитів прісноводних копепод, зокрема циклопід, були пов'язані в початку ХХ століття (Alexejeff, 1912). Проте нами виявлено, що ще в середині ХІХ століття в'явилися перші дані про псевдогрегарії (Stein, 1848), а перша паразитична астаїїда була описана в 1890 році (Rehberg, 1890). Трохи пізніше вийшла увагальничка робота (Schmeil, 1891), із спеціальним розділом про внутрішніх паразитів циклопід (3 групи). Крім того, багато раніше

Клаус (Клаус, 1963) чітко зобразив на малюнку, але ніки не прокоментував внутрішнього паравита наупліуса. На рівні сучасних знань його потрібно було б віднести до роду *Naupliicola*.

Важко переоцінити великий вклад В.К.Михайлова (Michajlow, 1966) в пізнання розглядуваної групи паразитичних організмів на матеріалах багатьох регіонів (Польща, Венгрія, Норвегія, Болгарія, В'єтнам та ін.). При цьому два види в роду *Naupliicola* описано в водоймах України (Michajlow, 1968 а,б). Чималу долю в дослідження астаїд на ультраструктурному рівні внесла І.Віта (1984 а,б). Нев описано також два види - *Parastasia ucrainica*, *P. kievensis* в водоймі околиць міста Києва (Vita, 1976 а,б). На тому ж електронно-мікроскопічному рівні проводили дослідження у Франції (Fize, 1969; Fize et Michel, 1972). певне значення у вивченні вітчизняних паразитичних астаїд циклопів мають роботи О.Ф.Лихачова (1982, 1985, 1987).

Відомо, що евгленові родини *Astasiidae* паразитують не тільки в циклопадах, але і в ряді тварин інших систематичних груп - в турбеларіях, трематодах, віячастих інфузоріях, олігохетах і навіть пуголовках жаб (Beauchamp, 1911; Niechulz, 1922; Schonfeld, 1959; Oodreana et al., 1928; Wenrich, 1924).

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Своєрідність досліджуваного паразитологічного матеріалу робить необхідним прижиттєве багатоденне і регулярне спостереження окремої особини циклопа і астаїди, на протязі всього життєвого циклу найпростішого. В цьому пов'язана основна методична особливість проведення експериментальних лабораторних робіт - індивідуальне культивування особин як циклопів так і астаїд в мікроакваріумах - краплях води на предметному склі, яке вміщено у вологу камеру.

Матеріали для культивування вибрані в 10 географічних пунктах басейна Середнього Дніпра, в водоймах різноманітних типів - ріках, їх заплавах, підігрітих водах теплоелектроцентралі № 5, ставках та озерах поза першою терасою Дніпра. Всього взято 232 проби.

З них відібрано та переглянуто на предмет наявності паразитичних астаїд близько 4000 особин циклопід 19 видів дев'яти родів. На цих особинах поставлено біля 500 індивідуальних куль-

тур. До кінця життєвого циклу доведено біля 30 індивідуальних культур астаїїд. Для вивчення та ілюстрації життєвих циклів паразитичних астаїїд вперше використана кінофільмова (на технічній базі театрального інституту ім.Карпенко-Карого), в тому числі уповільнена та прискорена.

РОЗДІЛ 3. ЗАГАЛЬНИЙ НАРИС ОРГАНІЗАЦІЇ, ЕКОЛОГІЇ І БІОЛОГІЇ ЕВГЛЕНОВИХ - ПАРАЗИТІВ КИЄВСЬКОГО ЦИКЛОПІД

Досить обмежений об'єм даних щодо досліджуваної групи найпростіших привів до необхідності створити узагальнену схему життєвого циклу 18 відомих у світовій фауні паразитичних астаїїд (включаючи наші дані). З двох фаз життєвого циклу трофічна (паразитична) є вирішальною в енергетичному відношенні. На протязі цієї фази заковтує какаїном інвазійна особина проходить три стадії росту і розвитку із зміною розмірів, структури, локалізації, локомоції та біологічних властивостей паразита. З його виходом в зовнішнє середовище починається генеративна фаза, яка проходить без живлення за рахунок накопичених на попередній фазі енергетичних запасів у вигляді параміцрнових включень. В результаті палінтомічного або синтомічного поділів утворюється від 15 до тисячі джгутиконосних особин які на останній (інвазійній) стадії у деяких видів набувають ряд морфологічних та етологічних ознак, що "привертають увагу" потенційного хазяїна для його наступного інвазування.

РОЗДІЛ 4. СИСТЕМАТИЧНИЙ ОГЛЯД АСТАЇЇД ЦИКЛОПІВ

Дискусійне питання про таксономічне відокремлення родини *Astasiidae* від родини *Euglenoidae* на основі відсутності у першій фотосинтезуючих хроматофорів знаходить у дисертації позитивне вирішення в зв'язку з послідовним описом все нових і нових паразитичних форм, які виявляють самостійну еволюційну тенденцію цієї родини. Еволюційні аргументи суттєво доповнюються морфологічними та біологічними даними, такими як наявність у його представників тонкої нештрихованої пелікули, тіла великих розмірів, наявність спеціального циклу розвитку і т.д.

Оскладнені на новій основі виначальні таблиці сучасного політомічного типу дозволяють чітко диференціювати роди та види

роглядуваної родини. Переопис родів та знайдених видів складені на уніфікованій основі, завдяки чому легко порівнюються різні стани тієї чи іншої діагностичної ознаки в межах таксонів одного рангу. Діагноз кожного з трьох родів (*Astasia*, *Mesastasia*, *Parastasia*) супроводжується відомостями про його видовий склад в глобальному та регіональному масштабах. Описаний автором новий рід *Mesastasia* характеризується не тільки середньою (порівняно з двома раніше відомими родами) довжиною локомоторного джгутика, але і дуже своєрідним циклом розвитку, а саме подальшим поділом кожної з 32 дочірніх джгутиконосних особин, в результаті чого формується найбільша (серед аставід) кількість джгутиконосних особин багаточисельних дочірніх поколінь (понад 256).

Серед нових, встановлених автором видів роду *Parastasia* - *P. granulosa* Palienko, як і близькі до нього *P. norvegica* Mich. та *P. helvetica* Mich., мають в резервуарі невеликий джгутик. Проте цей вид відрізняється від усіх інших видів свого роду тим, що дефінітивні джгутиконосні особини певний час після останнього поділу не розходяться, а утворюють морулоподібну колонію. Після розходження вони пересуваються лише за допомогою довгого джгутика. При цьому форма клітини майже не змінюється (у інших видів має місце хвилеподібне скорочення пелікули, особливо у дойно розділених особин).

Parastasia breviflagellata Palienko відрізняється від інших видів свого роду вкороченим джгутиком. У особин генеративної фази він ледве досягає половини довжини самої клітини, у інших - приблизно дорівнює її довжині або перевищує довжину клітини. На відміну від найбільш близького виду *P. hanoiensis* Mich. цей джгутик прямиий і лише трохи вигнутий в апікальній частині, мало рухомий. У порівнюваного виду він вигнутий по всій довжині, його рухи рвучі.

Parastasia oligomera Palienko займає досить відокремлене місце серед всіх інших видів свого роду. Вид відрізняється від усіх інших наявністю лише 16 дочірніх джгутиконосних особин (у інших видів 32 - 256). Крім того, до відокремлення цих дочірніх особин, колонія, яка утворилась в результаті поділу, всередині єдиною, компактною. Вудучи морфологічно близьким до *P. norvegica* Mich., новий вид відрізняється, крім вищевгаданих ознак, наявністю палінтомічного поділу (синтомічний поділ не відмічається).

Виявлені нами в басейні Середнього Дніпра і переописані *P.*

norvegica Mich., *P. helvetica* Mich. вперше вказані для фауни СРСР. На новому матеріалі переписана *P. ucrainica* Wita.

Розділ Б. МОРФО-ФІЛОГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ ПАРАЗИТИЧНИХ АСТАСІІД

Б.1 Визначення деяких морфологічних та біологічних ознак для побудови філогенії астасіід

Спроба проведення нами філогенетичного аналізу родини *Astasiidae* натрапила на труднощі через відсутність критеріїв оцінки філогенетичного положення того чи іншого таксону, відсутність аналізу тенденцій еволюційних змін тих чи інших морфологічних структур чи екологічних адаптацій. Труднощі полягають також в обмеженій кількості діагностичних та філогенетичних важливих ознак в зв'язку з мікроскопічними розмірами об'єкту дослідження, відсутністю жорстких структур і значною ступінню метаболії органел ("локомоторні хвилі" поверхні клітини), не завжди чіткої диференційованості органел єдиної клітини. Через це, а також через обмеженість кількості морфологічних ознак, придатних для використання в систематиці родини: як це має місце і в інших групах тваринного світу (Майр, 1974), особлива увага звернена на життєві цикли видів, тобто на біологічні особливості їх розвитку. Це дало можливість включити в коло філогенетично важливих ознак також і ознаки особин, які знаходяться на різних стадіях онтогенезу, або ж самі особливості онтогенетичного розвитку, як це має місце, наприклад, в систематиці комах.

В аналізі тенденцій еволюційних перетворень морфологічних ознак при адаптації форм до паразитичного способу життя використаний кладистичний принцип зовнішньої групи. При цьому приводяться приклади і порівняння в парах споріднених форм як із царства найпростіших, так і з різних інших царств і типів тваринного світу. Порівняння в цих парах розмірів тіла свідчить про те, що звичайно, більш крупні розміри бувають у паразитичних видів, ніж у їх вільноживучих родичів (філогенетично відносно близьких форм). Збільшення розмірів тіла астасіід - паразитів циклопід в порівнянні з вільноживучими астасіідами слід вважати однією з найбільш важливих ознак при філогенетичному аналізі розглядуваної групи евгленових. Розміри тіла можуть свідчити про ту чи іншу ступінь втягнення видів в паразитичний спосіб життя (Догель, 1962).

Не менш суттєвою ознакою, яка характеризує хід адаптаціогенезу в зв'язку з переходом до паравитичного способу життя, є ступінь розвитку органел локомоції. Простежена в межах ряду груп тваринного світу їх поступова втрата дозволяє розглядати у аставієвих ступінь розвитку джгутика як показник глибини адаптації форм до паразитування в кишечнику циклопів. У зв'язку з цим особливий еволюційний інтерес має явище функціонального заміщення руху за допомогою спеціалізованої органели (джгутика), яка не придатна як руховий механізм в кишковому середовищі, іншим способом руху (за допомогою хвиль локомоції, які проходять по всьому тілу аставіїди).

Поступове ослаблення захисної функції зовнішніх покривів, (функції отворення механічної міцності), простежене у найпростіших та багатоклітинних у зв'язку з їх переходом до паравитичного способу життя, має місце також у аставієвих. В більшості випадків одночасно із захисною, оболонка організму приймає на себе нові функції в зв'язку з життям в новому середовищі і живленням осмотичним (піноцитоз) способом. У аставієвих на еволюційному шляху майже в усіх випадках зникає характерна для вільноживучих форм значна спіральна поштрихованість оболонки. Остання перетворюється на тонку гладку пелікулу, на яку, очевидно, покладається частково трофічна, частково локомоторна функції. Отже, ступінь поштрихованості пелікули, в деяких випадках відсутність поштрихованості, можна вважати показником того чи іншого "стаду" паравитичного способу життя.

Запасні поживні речовини, які відкладаються у вільноживучих тварин для переживання періоду несприятливих трофічних умов, мають у паравитичних тварин вирішальне значення в періоді неможливості живлення за умовами життєвого циклу. Відповідним чином помагає справа і в аставіїдах, паравитичні види яких на генеративній фазі циклу взагалі не живляться. Тому парамідонові гранули на трофічній фазі нагромаджуються у них в немірно більших кількостях, ніж у вільноживучих видів. Отже, при аналізі філогенетичних відносин розміри та кількість парамідонових гранул відіграють досить суттєву роль.

Серед біологічних ознак, які використовуються при аналізі виникнення паразитизму і його становлення у аставієвих, філогенетично найбільш важливі ті, що пов'язані з характером розмноження

(симтомів замість палінтомії), ускладненням циклу розвитку, як це має місце у багатьох інших розглянутих в тексті груп тваринного світу. Не потрібні додаткові коментарі до рівного вrostання у паразитичних астаїд числа нащадків, які перейшли до життя в кишечнику циклопід. Нарешті, сама по собі наявність етологічних та морфологічних адаптацій до вярження хавіна має велике значення при обговоренні питання про формування у астаїд паразитичного способу життя.

6.2 Попередній аналіз філогенетичних зв'язків паразитичних астаїд

Навіть при певній ясності в морфо-еволюційній направленості розвитку основних ознак формування картини філогенетичних зв'язків астаїд пов'язане в рядом труднощів, найбільшими серед яких є сполучення в одному таксоні анцестральних ознак в еволюційно просунутих, загальна обмеженість їх кількості для філогенетичного аналізу. Спроби визначення для кожної в них своєї філогенетичної ваги поки ще передчасні. Вилучення, на наш погляд, складає така ознака як ступінь розвитку локомоторного (анімального) дагутина у особин трофічної фази розвитку. Цій ознаці ми надаємо певного філогенетичного значення на таксономічно високому (родовому) рівні.

Відповідно сучасній концепції монофілії (Северцов, 1988 та інш.), астаїди, які паразитують в різних групах хавіів, є монофілетичною групою. Очевидно, астаїди, що паразитують у кишечнику циклопід, мають єдине походження. Досить обгрунтованою здається думка (Michajlow, 1972; 1978) про формування паразитичних астаїд від вільноживучих представників родини. Однак висновок В.К.Михайлова (Michajlow, 1972, 1978) про те, що паразитичні астаїди є гілкою клорофілоносних форм досить суперечна. Ми притримуємось точки зору, що адаптаційний стрибок в цьому випадку є більш довготривалим і складним, еволюційно менш виправданим, ніж у випадку розробленого нами уявлення про вихідне положення гетеротрофних форм вільноживучих астаїд. Такий більш градуалістичний характер еволюції передбачає необхідність менших змін біохімічних аспектів живлення при переході астаїєвих до паразитичного способу життя.

Перший етап адаптації до паразитичного способу життя

представляють собою види роду *Astasia*, які вже втратили фоторецептор, але ще зберігає відносно повну довжину локомоторного джгутника, спіральну поштрихованість оболонки, досить обмежену кількість парамітозових гранул. Ці три ознаки здобувають у родів *Mesastasia* та *Parastasia* апоморфний стан (сильно скорочується відносна довжина джгутника, зникає поштрихованість оболонки, різко збільшується кількість парамітозових гранул). З іншого боку, рід *Mesastasia* в порівнянні з родом *Parastasia* зберігає ряд плезіоморфних ознак, які в роді *Parastasia* знаходяться вже в апоморфному стані. У останнього роду зникає повніша частина джгутника, в'яляється на дефінітивній стадії генеративної фази ряд спеціальних адаптацій для інвазування потенційного хавііна (наприклад спеціального органіда "ніжки", специфічних рухів навколо осі та ін.).

Проміжне положення по стану морфологічних ознак надає роду *Mesastasia* особливе філогенетичне значення, дозволяє прослідкувати еволюційну послідовність морфо-біологічної адаптації астаїїд до паразитичного способу життя. Схема філогенетичних відносин родів представлена на рисунку.

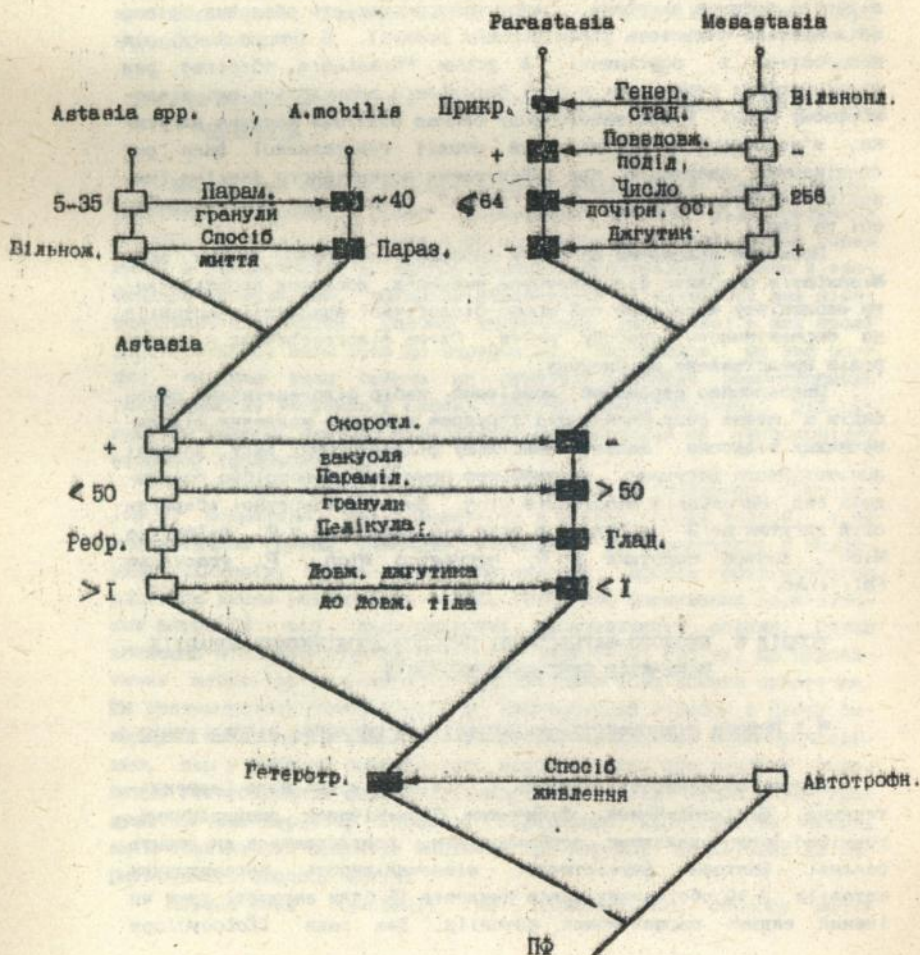
Надзвичайно строкатий мовачиний набір філогенетичних ознак видів в межах роду *Parastasia* утруднює графічне уявлення філогенетичних відносин. Надаючи найбільшу філогенетичну вагу довжині локомоторного джгутника, як найбільш примітивний потрібно розглядати вид *Parastasia hanoiensis* Mich. Лише в резервуарі зберегли свій джгутник ще 3 - 4 види, в яких він найдовший у *P. helvetica* Mich., значно коротший у *P. norvegica* Mich., *P. granulosa* Palienko.

РОЗДІЛ 6. ЕКОЛОГО-ФАУНІСТИЧНІ ПИТАННЯ ДОСЛІДЖЕННЯ АСТАЇЇД - ПАРАЗИТІВ КИШЕЧНИКА ЦИКЛОПІВ

6.1 Видова різноманітність астаїїд в циклопах рієних видів

Видові особливості циклопа - хавііна в усіма його ферментативними, фізіологічними, фізичними, біохімічними, екологічними, розмірно-функціональними особливостями, розглядаються як досить важливі фактори фауністичної різноманітності паразитичних астаїїд. З 19 обстежених видів циклопів 15 були заражені тими чи іншими видами паразитичних астаїїд. Два види (*Ectocyclops*

Рис.19 Схема споріднених відносин родини Astasiidae Bütschli.



phaleratus (Koch.), *Thermocyclops dybowskii* (Lande)] вперше вказані як хаяї - носії паразитичних астаїїд. Видова різноманітність астаїєфауни неоднакова у різних видів хаяїв. Вона найбільш висока у *Eucyclops serrulatus* (Fisch.), *Macrocyclus albidus* (Jur.), *Acanthocyclops viridis* (Jur.), у яких нараховується 5 та по 2 види астаїїд відповідно. В кожному з інших видів циклопів виявлено по одному виду паразитичних астаїїд. Вищегадані три види циклопів вишукують найбільш різноманітну паразитофауну астаїїд і в глобальному масштабі - 12; 5 і 8 відповідно. Як фактори, що впливають на видову різноманітність паразитофауни, розглядаються різноманітність населюваних циклопами біоценозів, різнохарактерність водойм, прив'язаність хаяїв до донних та прибережних місцевонаходжень, до літніх температур. Особливо бідний видовий склад астаїїд спостерігається у хаяїв, пристосованих до пересихаючих водойм, до пелагіалі та до вимові пори року. Видова різноманітність астаїїд корелює з різноманітністю гельмінтофауни та зоофагів-евгленових у тих же видів циклопів.

6.2 Вплив астаїїд на хаяїв - циклопід

Переглянута думка про уявну нешкідливість для циклопів паразитування в їх кишечнику астаїїд (Michajlow, 1972; 1978). В результаті проведення паралельних експериментів з циклопами *Eucyclops serrulatus* (Fisch.), *Acanthocyclops viridis* (Jur.), *Macrocyclus albidus* (Jur.) встановлено, що наявність в їх кишечнику від 10 і більше особин астаїїд відбивається на особливостях їх поведінки - варажені хаяї стають менш рухливими в більших періодах спокою між активним пересуванням, прикріплюються до поверхневої плівки води. Ці етологічні матеріали пояснюються в поєднанні недостатньою коєволюцією.

6.3 Залежність паразитичних астаїїд від абіотичних факторів

Проходження в зовнішньому середовищі генеративної фази життєвого циклу робить астаїїд дуже залежними від його абіотичних факторів. Значний вплив серед них має течія. Тільки при її відсутності формуються стабільні біоценотичні умови, необхідні для виникнення і становлення паразитарного осередка в циркуляції

інвазійних стадій аставіїд. Вплив течії може бути безпосереднім (внесення вільноживучих особин дочірнього покоління) і опосередкованим (через циклопідний таксоцен), в якому на течії переважають види мало варажені аставіїдами. Вплив температурного фактору проявляється в більшій рівноманітності аставієфауни у евритермних видів циклопід - *Eucyclops serrulatus* (Fisch.), *Acanthocyclops viridis* (Jur.), *Macrocyclus albidus* (Jur.), і в значно меншому - у stenотермних як тепловодних, так і холодноводних (більшість інших обстежених видів).

Більш низька рівноманітність аставієфауни у stenотермних видів хавіїв пов'язана, в труднощам переживання аставієвими (для яких не показаний це стан спокою), періоду спокою їх хавіїв.

Як несприятливий для розвитку аставіїд відмічено фактор пересихання водойм.

6.4 Деякі загальні питання формування симбіотичних систем за участю аставієвих та циклопід

Ів спроб пов'язати видову рівноманітність аставіїд в циклопідах різних видів з тими чи іншими особливостями екології, географічного поширення та інших характеристик хавіїв недостатньо показаним виявився зв'язок цієї рівноманітності з розмірами ареалу хавіїна. Середній коефіцієнт кореляції цих ознак ($r = 0,54$) наводить на думку про те, що великий ареал є наслідком широкої екологічної валентності хавіїна, частотою його природного виявлення. Ця остання уявляється вирішальним фактором при еволюційному формуванні хавіїно-паразитних відносин у випадку сприятливого ополучення всього комплексу морфо-біологічних особливостей обох компонентів майбутньої симбіотичної системи. Чим вища частота виявлення хавіїна в водоймах, тим частіше контакти майбутнього кишкового паразита та його хавіїна, вища можливість успішного формування системи.

Виявлена тісна кореляційна залежність кількісної рівноманітності кишечних паразитів у циклопід в глобальному масштабі і в дослідженому регіоні від природного виявлення хавіїна ($r = 0,60$ і $0,86$ при рівні значущості $0,01$). Отже, приблизно 60% мінливості однієї ознаки (кількість видів паразитів) виначається мінливістю іншої ознаки (частоти виявлення циклопід). Таким чином, еколого-паразитологічний підхід до матеріалу свідчить про частот-

но-імовірносну детермінованість еволюційно недавнього (в межах існування рецентних видів циклопів) процесу формування систем астаєві-циклопи в зв'язку з частотою природного виявлення хавяїна.

ВИСНОВКИ

1. В роботі вперше дається систематизований огляд літератури по астаєвідах як симбіонтах веслоногих ракоподібних. Встановлено, що перші свідчення про паразитичних астаєїд циклопів в'явилися більш ніж за півстоліття раніше, ніж це досі вважалося.

2. З 10 географічних пунктів басейну Середнього Дніпра паразитологічному обстеженню було піддано близько 4 тисяч екземплярів циклопів, що належать до 19 видів. З 500 поставлених індивідуальних культур астаєїд до кінця життєвого циклу доведено 30. При дослідженні динаміки життєвого циклу астаєїд вперше використано метод кіновіймки.

3. Серед шести виявлених видів астаєїд три види - *Parastasia granulosa*, *P. oligomera*, *P. breviflagellata*, [REDACTED] описані як нові для науки. Для одного з них встановлено новий рід *Mesastasia*. Два види - *P. norvegica* і *P. helvetica* вперше вкавані для фауни України.

Описи нових видів в роду *Parastasia* і нового роду *Mesastasia* створюють нову фактологічну основу для виділення родини *Astasiidae* в родини *Euglenoididae*.

4. Для життєвих циклів всіх відомих на сьогодні 19 видів астаєїд вперше складено узагальнену характеристику. Трофічна та генеративна фази, як і кожна з виділених в межах цих фаз стадій, має свої морфо-біологічні особливості.

5. Розроблені нові уявлення про походження паразитичних астаєїд від гетеротрофних вільноживучих, чим передбачається більш градуалістичний характер як адаптаційних змін, так і біохімічних аспектів трофіки.

6. Вперше проведена оцінка філогенетичного значення морфологічних та біологічних ознак представників родини *Astasiidae*. Як найбільш значні для філогенетичного аналізу, а також ті, які свідчать про ту чи іншу ступінь пристосованості астаєїд до паразитичного способу життя розглядаються розміри тіла, стан органели локомоції (активність функціонування, ступінь редукції, субсти-

туція в іншю органелю) ступінь поштрихованості пелікули, відносна кількість парамітонових гранул. Серед біологічних особливостей, філогенетично важливих при аналізі становлення паразитизму у аставієвих, розглядаються ознаки, пов'язані з розмноженням, ускладненням циклу розвитку, збільшенням кількості нащадків, в наявності етологічних та морфологічних адаптацій до інвазування хаввіна.

Результати філогенетичного аналізу свідчать про проміжне положення (за станом морфо-біологічних ознак) роду *Mesastasia* між родами *Astasia* та *Parastasia*, що дозволяє прослідкувати еволюційну послідовність адаптації аставіїд до паразитичного способу життя.

7. З 19 досліджених видів циклопів 15 виявились зараженими паразитичними аставіїдами. Для 7 видів хаввіа відмічені нові види паразитів. *Ectocyclops phaleratus* (Koch) та *Thermocyclops dybowskii* (Lande) вперше вказані як хавві аставіїд.

8. Ревізовані уявлення про нешкідливість для циклопів паразитування аставіїд. Вплив аставіїд на етологічні ознаки циклопід пов'язаний з тривалістю коеволуції системи паразит-хаввін.

9. Серед абіотичних факторів середовища найбільше значення для усвідомленого формування та підтримання осередків аставієвих має відсутність течії. Несприятливий вплив останньої проявляється безпосередньо (внесення дигутикових особин) та опосередковано (через фауну хаввіїв).

Вплив температурного фактору проявляється у великій видовій різноманітності аставієфауни у евритерних видів хаввіїв, та в меншій різноманітності - у телюводних та холодноводних стено-терних видів. Підом негативним фактором для розвитку аставіїд є пересихання водойми.

10. Еколого-паразитологічний підхід для вивчення аставіїд циклопід свідчить про частотно-імовірносну детермінованість еволюційно-недавнього процесу формування систем аставієві - циклопи.

По темі дисертації вийшли в друку такі роботи.

1. Палиєнко Л.П., Монченко В.И. *Mesastasia mirabilis* gen.et sp.n. (*Protozoa, Euglenoididae*) - новий вид жгутиконосцев из кишечника циклопов // Вестн.зоології. - 1979. - N 6. - С. 44 - 49.
2. Палиєнко Л.П. О зараженности циклопов эвгленоидами (*Protozoa, Euglenoididae*) в зимний период (IX конф. Укр. паразитол. о-ва. - Киев:Наук. думка, 1980. - 4;5. - С. 65.
3. Палиєнко Л.П. Новый вид жгутиконосцев *Parastasia granulosa* sp.n. (*Protozoa, Euglenoididae*) из кишечника циклопов // Вестн.зоології. - 1980. - N-6. - С.78 - 80.
4. Палиєнко Л.П. Об эвгленоидах (*Protozoa, Euglenoididae*) - паразитах кишечника циклопов бассейна Среднего Днепра // Вопросы паразитологии водных беспозвоночных животных. - Вильнюс, 1980. - С.80.
5. Палиєнко Л.П. *Parastasia oligomera* (*Protozoa, Euglenoididae*) - новый вид эвгленоида из кишечника циклопов // Вестн.зоології - 1981. - N 6. - С.77 - 79.
6. Палиєнко Л.П. *Parastasia breviflagellata* - новый вид эвгленоида (*Protozoa, Euglenoididae*) из кишечника циклопа *Eucyclops serrulatus* // Вестн.зоології. - 1982 а. - N 6 - С. 78 - 80.
7. Палиєнко Л.П. Эвгленоиды (*Protozoa, Euglenoididae*) - паразиты кишечника циклопов бассейна Каневского водохранилища // Современные проблемы протозоологии // Мат. III съезда Всесоюз. о-ва протозоологов). - Вильнюс. - 1982 б. - С.278.
8. Палиєнко Л.П. Эвгленоиды (*Protozoa, Euglenoididae*) - паразиты кишечника свободноживущих веслоногих ракообразных // Паразиты и болезни водных беспозвоночных: Тез. докл. IУ Всесоюз. симпозиума. М., 1986 г. - С.114.
9. Палиєнко Л.П. К вопросу о биоценотическом распределении паразитических эвгленоид (*Protozoa, Euglenoididae*) из кишечника циклопов бассейна Среднего Днепра // X конф. Укр. о-в паразитологов: Тез. докл. - Киев: Наук. думка, - 1986. Ч.2. - С.94.

ЛНБ ім. В. Стефанька
АН України

1150670

10. Палиенко Л.П. О взаимоотношениях между циллоидами и паразитирующими в их кишечнике эвгленовыми жгутиконосцами (*Flagellata, Euglenoididae*) Четв. съезд Всес. о-ва протозологов: Тев. докл. - Л., 1987. - С.220.
11. Палиенко Л.П. Филогенетические связи паразитических эвгленоид из кишечника свободноживущих рачков (*Crustacea, Copepoda*) //Паразиты и другие симбионты водных беспозвоночных и рыб. - Киев: Наук. думка, - 1987. - С.88 - 92.
12. Палиенко Л.П. Особенности индивидуального развития паразитических эвгленовых из кишечника циклопид // XI конф. Укр. о-ва паразитологов: Тев. докл. - Киев, 1983. - С. 116.
13. Палиенко Л.П., Корнжшин В.В. О естественной зараженности циклопов личинками цестод // XI конф. Укр. о-ва паразитологов: Тев. докл. - Киев, 1983. - С.117.
14. Овчаренко Н.А., Палиенко Л.П. Зараженность циклопов (*Copepoda Crustacea*) микроспоридиями в водоемах г.Киева // Гидробиол. ж. - Киев, 1982. - Вып.3, № 8. - С.79 - 83.

Подл. в печ. 25 07 94 Формат 60x84/16. Бумага тип. Офс. печать.
 Усл. печ. л. 116 Усл. кр.-отт. 116 Уч.-изд. л. 1,0
 Тираж 100 экз. Зак. 185 Бесплатно.

Отпечатано в Институте математики АН Украины
 252601 Киев 4, ГСП, ул. Терещенковская, 8