

На правах рукописи

ЛЕВАКИН Иван Андреевич

РЕАЛИЗАЦИЯ МОНОКСЕННОГО ЖИЗНЕННОГО  
ЦИКЛА *BUNOCOTYLE PROGENETICA* (TREMATODA: HEMIUROIDEA,  
BUNOCOTYLINAE) В УСЛОВИЯХ ЛИТОРАЛИ БЕЛОГО МОРЯ

03.00.19 – Паразитология

АВТОРЕФЕРАТ

Диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Санкт-Петербург 2007

Работа выполнена в Зоологическом институте РАН

**Научный руководитель:**

доктор биологических наук, профессор Галактионов Кирилл Владимирович

**Официальные оппоненты:**

доктор биологических наук, профессор Стрелков Юрий Александрович

доктор биологических наук, профессор Атаев Геннадий Леонидович

**Ведущая организация:**

биолого-почвенный факультет Санкт-Петербургского государственного университета.

Защита диссертации состоится «11» ноября 2008 года в \_\_\_ часов на заседании Диссертационного совета Д 002.223.01 по защите диссертаций при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб. д.1, актовый зал.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Зоологического института РАН

Автореферат разослан «\_\_\_» октября 2008 года

Ученый секретарь Диссертационного совета, доктор биологических наук Овчинникова Ольга Георгиевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность работы** Интерес к представителям класса Trematoda во многом обусловлен тем, что среди этих паразитов имеются опасные возбудители заболеваний человека и хозяйственно важных животных, такие как *Fasciola hepatica*, *Opisthorchis felineus*, шистосомы и многие другие. С другой стороны, удивительно сложные жизненные циклы, характерные для трематод, делают их крайне интересным объектом для фундаментальных исследований общебиологической направленности, в том числе и посвященных анализу взаимоотношений паразитов и хозяев на популяционном уровне. Такого рода взаимодействия осуществляются в рамках паразитарных систем, ядром которых служит популяция паразита, включающая все стадии его развития, и все связанные с ней популяции различных хозяев (Беклемишев, 1956). Очевидно, что основные особенности паразитарной системы определяются схемой жизненного цикла паразита. С этой точки зрения, значительный интерес должно представлять изучение особенностей реализации аберрантных жизненных циклов трематод, таких как моноксенный цикл *Bunocotyle progenetica* (Markowski, 1936), послуживший объектом предпринятого диссертационного исследования.

Роль разных видов хозяев при параксении (возможности развития определенной фазы жизненного цикла в нескольких видах хозяев) в формируемых трематодами паразитарных системах часто бывает сложно оценить. Одним из подходов к количественному описанию происходящих в них процессов может послужить определение потоков инвазионного начала в системе, образованной одним видом паразита и малым числом видов хозяев, отличающихся по своим морфо-функциональным и экологическим особенностям. Удачной моделью для выполнения подобного исследования представляется система, образованная видом *Bunocotyle progenetica*, паразитирующим в двух видах моллюсков рода *Hydrobia* — *H. ulvae* и *H. ventrosa*. Эти моллюски часто образуют совместные поселения с острой межвидовой конкуренцией, в которых *H. ulvae*, рассматриваемая как более сильный конкурент, всегда значительно крупнее, чем *H. ventrosa* (Fenchel 1975b; Cherrill, James 1987a; Saloniemi, 1993; Gorbushin, 1997).

Сезонные изменения климата определяют сезонные изменения всей биоты, в том числе и паразитов. К сожалению, изучение сезонных изменений в гемипопуляциях партенит трематод в популяциях моллюсков-хозяев в большинстве случаев сводится к анализу динамики зараженности хозяина. Очевидно, что такой подход не позволяет представить полной картины сезонных изменений в группировках партенит, поскольку динамика локальных гемипопуляций в этом случае ускользает от внимания исследователей. Опубликованные к настоящему времени работы, посвященные анализу сезонной динамике локальных гемипопуляций партенит трематод, демонстрируют перспективность этого подхода (Галактионов, 1993; Атаев и др., 2002; Galaktionov *et al.*, 2006).

**Цель и задачи исследования** Целью работы стало изучение особенностей реализации моноксенного жизненного цикла *Bunocotyle progenetica* в совместном поселении двух видов беломорских гидробий — *Hydrobia ulvae* и *H. ventrosa*.

В соответствии с этой целью были сформулированы следующие задачи:

1. Оценить влияние трематодной инвазии на жизнеспособность гидробий;
2. Определить сезонные изменения зараженности гидробий партенитами трематод;
3. Определить сезонные изменения зрелости группировок партенит *Bunocotyle progenetica*;
4. Оценить роль разных видов гидробий в их совместном поселении для реализации жизненного цикла

*Bunocotyle progenetica*.

**Научная новизна работы** Получены новые данные о влиянии температурного режима на вылупление пассивно заражающих мирацидиев *Bunocotyle progenetica*. Впервые изучено влияние возраста, пола и видовой

принадлежности хозяина на численность и характер развития в нем локальных гемипопуляций этого паразита. В ходе выполнения экспериментальных исследований получены новые данные о влиянии партенит *B. progenetica* и *Cryptocotyle concavum* на жизнеспособность моллюсков *Hydrobia ulvae*. Впервые изучена сезонная динамика гемипопуляции партенит моноксенного вида *B. progenetica*. Показано отсутствие связи между сезонными изменениями в локальных гемипопуляциях партенит *B. progenetica* и экстенсивностью инвазии (зараженностью) хозяина этим паразитом. Наиболее значительные (весенние) изменения в составе и соотношении локальных гемипопуляций партенит *B. progenetica* не сопровождалось изменениями в экстенсивности инвазии гидробий этим паразитом. Летом все значимые изменения в гемипопуляции партенит *B. progenetica* происходили на фоне незначительного роста зараженности моллюсков-хозяев. Осеннее снижение зараженности гидробий партенитами *B. progenetica* не сопровождалось изменениями в локальных гемипопуляциях партенит. Получены новые данные о роли разных видов хозяев для реализации жизненного цикла *B. progenetica*. При этом впервые установлено, что менее зараженный хозяин может играть основную роль в поддержании циркуляции этого паразита в экосистеме.

**Теоретическая и практическая значимость работы** Разработанные при выполнении диссертационного исследования методические подходы могут быть использованы для анализа паразитарных систем, формируемых гельминтами с разными типами жизненных циклов. Материалы по сезонной динамике группировок партенит в моллюсках-хозяевах, температурной зависимости характера взаимоотношений в этой системе, а так же процессов жизнедеятельности разных стадий жизненного цикла изученного вида трематод следует учитывать при прогнозировании последствий глобального изменения климата на прибрежные экосистемы северных морей. Полученные данные могут найти применение при чтении курсов по паразитологии и экологии и уже используются в курсе «Общая паразитология» в Санкт-Петербургском государственном университете.

**Апробация работы** Основные результаты работы были доложены и обсуждены на отчетной сессии Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, 2006), XI Международном конгрессе по паразитологии (XIth International Congress of Parasitology (ICOPA XI), Glasgow, 2006), VII научной сессии Морской Биологической Станции Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург, 2007) и на Герценовских чтениях: Материалы межвузовской конференции молодых ученых (Санкт-Петербург, 2007).

**Публикации** По теме диссертации опубликовано 3 статьи, 2 из которых напечатаны в журналах, рекомендованных ВАК, а также 3 тезиса докладов конференций.

**Структура и объем работы** Диссертация состоит из введения, 9 глав, заключения и выводов. Список литературы насчитывает 231 источник, в том числе 146 зарубежных. Работа изложена на 171 страницах машинописного текста и содержит 52 иллюстрации и 2 таблицы.

**Благодарности** Прежде всего автор выражает глубочайшую признательность своему научному руководителю д.б.н. К.В. Галактионову, без участия которого эта работа не могла быть выполнена. Я благодарен коллективу лаборатории паразитических червей за всестороннюю поддержку и лично член-корр. О.Н. Пугачеву. Также я чрезвычайно признателен коллективу Беломорской Биологической станции ЗИН РАН, на базе которой проводился основной объем исследований. Особую благодарность мне хочется выразить д.б.н. А.Д. Наумову, к.б.н. А.М. Горбушину и К.Е. Николаеву за крайне ценное обсуждение и неоценимую помощь в работе. Я благодарен Л.П. Исаковой и З.И. Лоскутовой за помощь в обработке материала. Выражаю сердечную признательность всем своим друзьям за поддержку, и, прежде всего П.А. Лезину, обучившему меня основам программирования на VBA, что существенно облегчило статистическую обработку данных.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. Обзор литературы

В главе проведен анализ отечественных и зарубежных источников по характеру взаимоотношений в системах паразит-хозяин и в паразитарных системах, формируемых трематодами и их первыми промежуточными хозяевами — моллюсками. Рассматривается влияние партенит трематод на жизнеспособность, репродукцию и рост их хозяев-гастропод. Приводятся сведения по жизненному циклу *Bunocotyle progenetica*. Заражение первого промежуточного хозяина (моллюски *Hydrobia* spp.) происходит при поедании ими яиц, содержащих инвазионных мирацидиев. Вылупление этих личинок происходит в кишечнике моллюска. Развивающаяся из мирацидия материнская спороциста дает начало редиям, в которых проходят все стадии формирования особей гермафродитного поколения вплоть до половозрелых, продуцирующих яйца мариит. Описываются основные закономерности сезонной динамики зараженности моллюсков партенитами трематод, причем особое внимание уделяется анализу немногочисленных работ, посвященных сезонным изменениям в структуре формируемых партенитами локальных гемипопуляций. Приводятся также сведения и о хозяевах *B. progenetica* — литоральных моллюсках *Hydrobia ulvae* и *H. ventrosa*, с акцентом на феномен смещения признаков в совместных поселениях этих моллюсков. Приведены краткие характеристики видов трематод, наиболее часто паразитирующих в гидробиях Белого моря.

### Глава 2. Материал и методика

2.1. Сбор материала. Моллюсков *Hydrobia ulvae* и *H. ventrosa* собирали на литорали кутовой части Сухой салмы губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря (в районе Беломорской Биологической Станции Зоологического института РАН имени академика О.А. Скарлато). При взятии качественных проб выбирался весь ил с нескольких площадок неопределенной площади, извлекались моллюски всех размерно-возрастных групп и затем моллюсков вскрывали (смотри ниже). Взятие качественных проб проводилось в апреле, мае и ноябре 2004 г., марте 2005 г., ежемесячно с мая по октябрь 2005 г., а также в марте 2006 г. Кроме того, в марте 2006 г. там же было взято 10 количественных проб, каждая с 1/131 м<sup>2</sup>. В работе также анализируются данные многолетних (1999 — 2005 гг.) наблюдений за зараженностью гидробий в Сухой салме К.В. Галактионова и К.Е. Николаева, любезно предоставивших протоколы вскрытий гидробий.

2.2. Вскрытие моллюсков. При вскрытии каждого моллюска отмечали пол, наличие трематодной инвазии, а, при ее обнаружении, видовую принадлежность паразита. Для особей *H. ulvae* (максимальная продолжительность жизни на Белом море — 3 года) определяли возраст по линиям зимней остановки роста (Горбушин, 1993). Выделяли 4 возрастные группы: молодь (М), особи первого (0+), второго (1+) и третьего (2+) года жизни. Предварительные вскрытия позволили выделить 8 легко различимых градаций зрелости партенит *Bunocotyle progenetica*. Количество партенит соответствующих градаций зрелости регистрировали для каждой вскрытой гидробии, зараженной этим паразитом. Всего было вскрыто около 15 тысяч гидробий.

2.3. Описание группировок партенит *Bunocotyle progenetica*. Для описания субпопуляционных группировок паразита (группировок партенит *Bunocotyle progenetica*) использовалась терминология, предложенная В.Н. Беклемишевым (1959, 1960) и дополненная К.В. Галактионовым, А.А. Добровольским (1984) и А.И. Грановичем (1996, 1999). Было выделено 8 градаций зрелости партенит, каждой из которых присваивался порядковый номер *i*, начиная с нуля (0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7) в порядке возрастания зрелости. Состояние гемипопуляции партенит *B. progenetica* описывалось соотношением локальных гемипопуляций партенит различной зрелости и медианой зрелости партенит в локальной гемипопуляции. Кроме того, гемипопуляция и парагемипопуляция (часть гемипопуляции, приуроченная к хозяевам одного вида при параксении) партенит

*B. progenetica* описывались соотношениями партенит различной зрелости и средними зрелостями особей в парагемипопуляциях партенит.

2.4. Определение числа яиц *B. progenetica*, содержащихся в зараженных гидробиях. Количество яиц *B. progenetica*, содержащихся в зараженных гидробиях, подсчитывали при 200-кратном увеличении микроскопа, отдельно для каждой особи хозяина. Ткани редий предварительно переваривали. Для этого редий полчаса инкубировали в дистиллированной воде, затем воду заменяли лизирующим раствором и инкубировали в течение часа при 37°C, периодически перемешивая содержимое пробирок вибрацией. В качестве лизирующего раствора использовался раствор Трипсин-Версена (1:1) фирмы “Биолот” с добавлением 50 мкл Тритона X на 50 мл раствора. Всего подобным образом было обработано 37 зараженных *B. progenetica* гидробий, содержащих яйца паразита.

2.5. Определение количества зараженных особей и содержащихся в них яиц паразита на единицу площади литорали. Плотность зараженных гидробий (количество зараженных особей на 1 м<sup>2</sup>) рассчитывали как произведение плотности популяции хозяина на его зараженность (=экстенсивность инвазии). Плотность внутрихозяйной гемипопуляции яиц паразита (количество яиц паразита, содержащихся в зараженных особях хозяина) рассчитывалась как произведение плотности зараженных особей хозяина на среднее количество содержащихся в них яиц паразита.

2.6. Измерение размеров моллюсков. Для измерения площади проекции раковины, получаемые в результате просветного монохромного сканирования с разрешением 600 dpi, изображения обрабатывали специализированной морфометрической программой ImageTool for Windows 2.00. После измерения гидробий последовательно вскрывали. В общей сложности таким образом было обработано 3552 экз. гидробий.

2.7. Экспериментальное заражение гидробий яйцами *Bunocotyle progenetica*. Яйца *Bunocotyle progenetica* извлекались из зараженных гидробий, собранных в августе 2005 г. Эти яйца использовались для заражения гидробий как сразу после извлечения из полости тела редий, так и после их 5-ти суточного содержания в морской воде при комнатной температуре, либо близкой к 0°C. После заражения моллюсков на 2 ч поодиночке помещали в небольшие емкости с морской водой комнатной температуры. Из выделенных ими за это время фекальных пеллет изготавливали давленные препараты и под микроскопом подсчитывали число интактных яиц (крышечка закрыта, мирацидий внутри) и пустых яйцевых оболочек (крышечка открыта, мирацидия внутри нет) *B. progenetica*. Всего было заражено 65 особей *Hydrobia ulvae*.

2.8. Влияние трематодной инвазии на жизнеспособность *Hydrobia ulvae* при действии неблагоприятных условий. Для оценки влияния трематодной инвазии на жизнеспособность *H. ulvae* сравнивали доли погибших особей в трех группах моллюсков: незараженных, зараженных *B. progenetica* и зараженных *Cryptocotyle concavum* после содержания в пресной воде, кратковременного нагревания до 42°C, либо замораживания до –11°C. После экспериментального воздействия гидробий помещали в свежую морскую воду (около 24‰) и выдерживали 12 ч при температуре +15°C. Затем воду меняли и подсчитывали количество подвижных и неподвижных особей, которые считались живыми и погибшими, соответственно. После использования в этих экспериментах всех гидробий вскрывали и определяли наличие или отсутствие у них инвазии трематодами.

2.8.1. Определение влияния трематодной инвазии на устойчивость *Hydrobia ulvae* к кратковременному перегреванию. Гидробий, собранных в сентябре 2004 г. (1280 особей *H. ulvae*), адаптировали в течение 3 недель к комнатной температуре, а затем помещали в термостат с температурой 42°C на 3, 6, 9 и 12 ч (251, 250, 530 и 249 особей соответственно).

2.8.2. Определение влияния трематодной инвазии на устойчивость *Hydrobia ulvae* к кратковременному замораживанию. Собранных в марте 2005 г. гидробий (870 особей *H. ulvae*) замораживали тремя способами: 1)

в морской воде с соленостью 20‰ при температуре –11°C в течение 2, 4, 6 и 9 ч; 2) в морской воде с соленостью 10‰, 15‰ и 20‰ при температуре –11°C в течение 2 ч; 3) в морской воде с соленостью 5‰, 10‰, 15‰ при температуре –5°C в течение 1 часа. Затем гидробий размораживали при +15°C в течение получаса.

2.8.3. Определение влияния трематодной инвазии на устойчивость *Hydrobia ulvae* к длительному содержанию в пресной воде. Собранных в октябре 2005 г. гидробий (2810 особей *H. ulvae*) содержали в аквариумах, заполненных морской водой, в течение 3 недель. Моллюски были разделены на 2 группы: первую содержали при высокой (+20°C) температуре, а вторую при низкой (+2°C). Обновление морской воды и пищи (растертых нитчатых водорослей) проводилось ежедневно. Впоследствии гидробии содержались в емкостях (0.5 л) с ежедневно сменяемой дистиллированной водой согласно схеме приведенной в Таблице 1.

2.9. Статистическая обработка данных. Статистическая значимость различий долей определялась при помощи точного критерия Фишера. Для множественного сравнения долей использовался критерий  $\chi^2$ . Все доверительные интервалы долей вычислялись по точной формуле Фишера для 95% уровня значимости. Статистическая значимость различий количественных признаков определялась при помощи t-критерия Стьюдента и медианного критерия в соответствии со стандартными рекомендациями (Животовский, 1991). Все доверительные интервалы приведены для 95% уровня значимости. На диаграммах достоверные различия между соседними значениями отмечены звездочками (\* —  $P < 0.05$ ; \*\* —  $P < 0.01$ ). Для проверки соответствия выборочных распределений отрицательному биномиальному распределению использовалась программа Quantitative Parasitology 2.0 (Rozsa *et al*, 2000).

Таблица 1. Численность гидробий, использованных для определения смертности при действии пресной воды.

Длительность действия пресной воды	Температура акклимации, °C	Температура содержания в пресной воде, °C	Число особей
5 суток	+20	+2	293
5 суток	+20	+20	296
5 суток	+2	+20	392
5 суток	+2	+2	293
10 суток	+20	+20	295
10 суток	+2	+2	295
15 суток	+20	+2	315
15 суток	+2	+2	334
25 суток	+2	+2	297
<b>Всего</b>			<b>2810</b>

### Глава 3. Экспериментальное заражение особей *Hydrobia ulvae* яйцами *Bunocotyle progenetica*

При заражении особей *H. ulvae* яйцами *B. progenetica* сразу после извлечения их из редиц, доля пустых яйцевых оболочек в фекалиях хозяина (то есть вылупляемость яиц) составляла 9.4%. Вылупляемость яиц *B. progenetica* достоверно ( $P < 0.01$ ) возростала после пятисуточного содержания в морской воде при комнатной температуре до 55.7% и достоверно снижалась после пятисуточного содержания при низкой (около 0°C) температуре до 0.9%. Скармливание гидробиям относительно большого (более сотни) числа яиц *B. progenetica*, предварительно содержавшихся при комнатной температуре, приводило к отторжению непрерывного тяжа практически пустой перетрофической мембраны вместе с большим количеством вылупившихся мирацидиев. В то же время после выполнения аналогичных экспериментов с яйцами, предварительно содержавшимися при

низкой температуре, гидробии формировали нормальные по форме фекалии, состоящие в основном из внешне интактных яиц паразита.

Можно предположить, что морфологически зрелым мирацидиям для приобретения способности вылупляться в кишечнике специфичного хозяина требуется некоторое физиологическое «дозревание» во внешней среде. Нельзя также исключить, что необходимость «дозревания» яиц паразита во внешней среде может до некоторой степени увеличивать дисперсию инвазионного начала и ограничивать интенсивность множественного заражения хозяина. Таким образом, это «дозревание» яиц *B. progenetica* может снижать преждевременную гибель зараженных особей хозяина от гиперинвазии, способствуя успешной реализации жизненного цикла паразита.

Результаты экспериментального заражения *H. ulvae* свидетельствует о значительном снижении эффективности заражения хозяина после содержания яиц *B. progenetica* при низкой (близкой к 0°C) температуре. Таким образом, можно сделать вывод, что заражение гидробий яйцами *Bunocotyle progenetica* при низкой температуре в условиях гидробиологической зимы протекает неэффективно.

#### **Глава 4. Патогенность партенит *Bunocotyle progenetica* и *Cryptocotyle concavum* для гидробий**

4.1. Влияние трематодной инвазии на размер гидробий в районе сбора материала на примере *Hydrobia ulvae*. В совместном поселении гидробий в Сухой салме особи *Hydrobia ulvae* были значительно ( $P < 0.01$ ) крупнее особей *H. ventrosa*, медианы площади проекции их раковин были равны 6.38 мм<sup>2</sup> и 1.41 мм<sup>2</sup> соответственно.

Все возрастные группы *H. ulvae* (молодь, особи первого, второго и третьего лет жизни) отличаются между собой по размеру ( $P < 0.01$ ), различия отсутствуют только между зараженными *B. progenetica* особями второго и третьего лет жизни. Влияние трематодной инвазии на размер особей *H. ulvae* моложе второго года жизни не выявлялось. Среди моллюсков *H. ulvae* второго года жизни экземпляры, зараженные *Cryptocotyle concavum*, были крупнее незараженных ( $P < 0.01$ ), а незараженные — крупнее зараженных *B. progenetica* ( $P < 0.05$ ). Среди *H. ulvae* третьего года жизни особи, зараженные *C. concavum*, были крупнее незараженных ( $P < 0.01$ ). Влияния трематодной инвазии на размер особей *H. ventrosa* обнаружено не было.

Согласно современным представлениям, характер ростового ответа моллюсков на инвазию партенитами трематод может служить мерой их патогенности для хозяина (Sousa, 1983; Горбушин, 2000). Наблюдаемые изменения скорости роста *Hydrobia ulvae* при инвазии партенит *B. progenetica* и *C. concavum*, а также литературные данные по влиянию партенит этих видов трематод на скорость роста гидробий (Gorbushin, 1997) позволяют предположить, что партениты *B. progenetica* значительно более патогенны для гидробий, чем партениты *C. concavum*.

4.2. Влияние инвазии партенит *Bunocotyle progenetica* и *Cryptocotyle concavum* на жизнеспособность *Hydrobia ulvae* при действии неблагоприятных условий внешней среды

4.2.1. Влияние трематодной инвазии на жизнеспособность *Hydrobia ulvae* при краткосрочном действии высокой температуры. После 9 ч воздействия высокой (42°C) температуры смертность гидробий (6.9%) превышала ( $P < 0.01$ ) их смертность после 3 ч (1.2%) и 6 ч (2%) экспозиции. После 12 ч действия этой температуры все гидробии погибли. После 3, 6 и 9-ти часового воздействия смертность зараженных *B. progenetica* моллюсков оказалась выше ( $P < 0.01$ ) смертности зараженных *C. concavum* и незараженных особей. Смертность гидробий, зараженных *C. concavum*, была выше ( $P < 0.05$ ) смертности незараженных особей только после 9-ти часового воздействия высокой температуры. После 9-ти часового действия высокой температуры в группе зараженных *C. concavum* гидробий смертность трехлетних особей (75.0%) достоверно ( $P < 0.05$ ) превышала смертность двухлетних (8.3%) и однолетних (5.9%).



Незначительное влияние инвазии партенит *C. concavum* на жизнеспособность *H. ulvae* при перегревании, на первый взгляд, противоречит литературным данным о существенном влиянии этого паразита на жизнеспособность гидробий при воздействии высокой температуры (Галактионов и др., 2002). Однако следует отметить, авторы этой статьи отбирали наиболее крупных особей *Hydrobia ulvae*. Учитывая, что размер особей *H. ulvae* увеличивается с возрастом, можно предположить, что в этом случае в экспериментальную группу гидробий попадало значительное количество особей третьего года жизни. Между тем, в моих экспериментах негативное влияние инвазии партенит *Cryptocotyle concavum* на выживание *H. ulvae* при действии экстремально высокой температуры обнаруживалось именно у гидробий третьего года жизни.

Значительное негативное влияние заражения партенитами *Bunocotyle progenetica* по сравнению с инвазией партенитами *C. concavum* на выживание особей *H. ulvae* при действии высокой температуры свидетельствует, на мой взгляд, о более высокой патогенности партенит *B. progenetica* для хозяина.

4.2.2. Влияние трематодной инвазии на жизнеспособность *Hydrobia ulvae* при краткосрочном замораживании. Смартность гидробий после замораживания до  $-11^{\circ}\text{C}$  в морской воде с соленостью 20‰ в течение 2, 4 и 6 ч значимо ( $P < 0.01$ ) возрастала с увеличением времени воздействия, составляя 0%, 24.5% и 55.6% соответственно. После 6-ти часового замораживания до  $-11^{\circ}\text{C}$  в морской воде с соленостью 20‰ смертность гидробий третьего года жизни (80%) превышала ( $P < 0.05$ ) смертность гидробий второго года жизни (54.8%). При замораживании гидробий в морской воде с различной соленостью смертность наблюдалась только при наименьшей солености, составляя 24.1% при 5‰ после часового охлаждения до  $-5^{\circ}\text{C}$  и 53.8% при 10‰ после 2-часового охлаждения до  $-11^{\circ}\text{C}$ . Влияния трематодной инвазии на смертность моллюсков при замораживании не обнаружено.

*H. ulvae*, как и другие морские моллюски, являются осмокомформерами. При снижении солености воды у этих организмов в тканях и клетках снижается содержание солей (Бергер, 1986), и, соответственно, образование кристаллов льда может наблюдаться при более высокой температуре. Этим, возможно, и объясняется возрастание доли погибших моллюсков после замораживания при пониженной солености.

Отсутствие влияния заражения трематодами на смертность гидробий при действии низких температур может объясняться низкой физиологической активностью группировок партенит. Подобный феномен, и даже положительное влияние трематодной инвазии на жизнеспособность моллюсков при замораживании, был описано ранее для системы партениты микрофаллид группы “*pygmaeus*” — моллюски *Littorina saxatilis* (Галактионов, 1993). Сходное отсутствие влияния трематодной инвазии кажется поразительным, поскольку биологические различия в системах партениты микрофаллид группы “*pygmaeus*” — *L. saxatilis*, *Bunocotyle progenetica* — *Hydrobia ulvae* и *Cryptocotyle concavum* — *H. ulvae* очень велики. Однако следует заметить, что при всех различиях между этими паразито-хозяинными системами выживание зараженных моллюсков в зимний период должно способствовать успешной реализации жизненного цикла паразита. Таким образом, маловероятно, чтобы значительное негативное влияние локальных гемипопуляций партенит трематод на устойчивость хозяина к замораживанию в этих паразито-хозяинных системах могло бы быть поддержано отбором.

4.2.3. Влияние трематодной инвазии на жизнеспособность *Hydrobia ulvae* при содержании в пресной воде. Смертность незараженных особей *Hydrobia ulvae*, адаптированных к  $2^{\circ}\text{C}$  не изменялась при увеличении срока их содержания в пресной воде при этой температуре на протяжении всего эксперимента (Рис. 1 А). Во всех остальных случаях смертность незараженных гидробий возрастала ( $P < 0.01$ ) с увеличением времени действия пресной воды на 5.85% в сутки (Рис. 1 Б, В и Г). Высокая температура содержания в пресной воде приводила к более высокой смертности незараженных гидробий, адаптированных к одинаковой температуре ( $P < 0.01$  —

Рис. 1 А-В и Б-Г). Во всех случаях в группе незараженных гидробий достоверно ( $P < 0.01$ ) более высокая смертность наблюдалась у моллюсков, адаптированных к более высокой температуре (Рис. 1 А-Б и В-Г).

При изменении температуры содержания относительно температуры акклимации после 5-ти суточного содержания незараженных особей *H. ulvae* в пресной воде смертность особей третьего года жизни превышала смертность младших особей ( $P < 0.05$ ).

Наиболее часто в качестве причин гибели морских моллюсков при содержании в пресной воде приводится потеря электролитов, в первую очередь катионов металлов ( $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$  и т.д.) посредством диффузии (Бергер, Кондратенков, 1974; Бергер, 1976; Бергер, 1986; Галактионов и др., 2002), а также самоотравление конечными продуктами метаболизма у изолировавшегося от внешней среды организма (Sokolova *et al*, 1999a,b). Существенные различия в смертности незараженных гидробий после равного времени содержания в пресной воде при одинаковой температуре (Рис. 1 А, В и Б, Г) напрямую противоречат объяснению причин гибели моллюсков диффузионной потерей солей, поскольку диффузия является температурозависимым процессом.

Для объяснения наблюдаемой в проведенном эксперименте смертности незараженных гидробий (Рис. 1) можно предположить, что высокая температура активизирует метаболизм у моллюсков, накопление метаболитов в тканях тормозит обмен веществ вне зависимости от температуры, а смерть организма наступает вследствие отравления продуктами анаэробного метаболизма.

Если смертность гидробий при содержании в пресной воде определяется самоотравлением метаболитами, как это было показано для литторин (Sokolova *et al*, 1999a,b), то можно предположить, что у зараженных моллюсков продукты обмена должны накапливаться быстрее за счет активности группировки партенит. Таким образом, по крайней мере, на относительно ранних сроках (5 суток) зараженные гидробии оказываются в худших условиях, чем незараженные, что и определяет их повышенную смертность (Рис. 1 В).

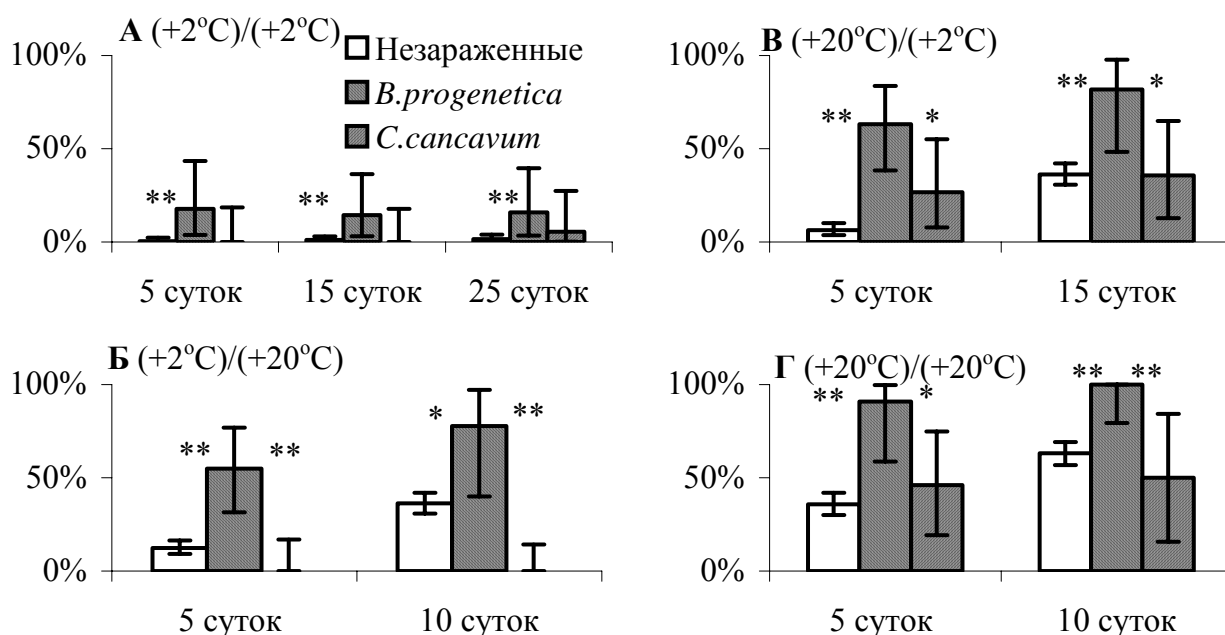


Рис. 1. Смертность зараженных и незараженных особей *H. ulvae* при содержании в пресной воде после предварительной акклимации. Каждая диаграмма соответствует различным температурным условиям (акклимации)/(содержания).

С другой стороны, при низких температурах группировки редий *C. concavum* в гидробиях практически останавливают формирование церкарий, снижают свою активность и для возобновления ее в прежнем объеме им необходимо некоторое время (Galaktionov *et al*, 2006). Поскольку группировки партенит могут очень тонко

реагировать на изменения физиологического состояния хозяина (Galaktionov, Dobrovolskii, 2003), то можно предположить, что группировки редиий *C. concavum* остаются малоактивными в изолированном моллюске даже при повышении температуры (Рис. 1 Б). Используемые в эксперименте гидробии были собраны осенью, и гонады незараженных особей содержали большое количество половых продуктов в преддверии весеннего размножения. Можно предположить, что при повышении температуры у готовых к размножению незараженных гидробий процессы метаболизма будут активизироваться значительно сильнее, чем у кастрированных паразитом особей, приводя, в конечном итоге, к гибели организма (Рис. 1 Б).

Смертность моллюсков, зараженных партенитами *B. progenetica*, всегда превышала смертность незараженных особей и почти всегда была выше смертности гидробий, зараженных партенитами *C. concavum* (Рис. 1 Б, В, Г). Таким образом, можно сделать вывод, что инвазия *B. progenetica* оказывает на жизнеспособность *H. ulvae* более сильный негативный эффект, чем заражение *C. concavum*.

### Глава 5. Общая зараженность гидробий партенитами трематод в районе сбора материала

Зараженность (=экстенсивность инвазии) *Hydrobia ulvae* и *H. ventrosa* партенитами трематод в кустовой части Сухой салмы показана на Рис. 2, а различия в зараженности разновозрастных особей *H. ulvae* партенитами трематод — на Рис. 3. В течение периода наблюдений распределение материнских спороцист *Bunocotyle progenetica* было перерассеянным как в популяции *H. ulvae* ( $S^2/M=4.34$ ), так и в популяции *H. ventrosa* ( $S^2/M=2.02$ ) и отличалось ( $P<<0.01$ ) от отрицательного биномиального распределения.

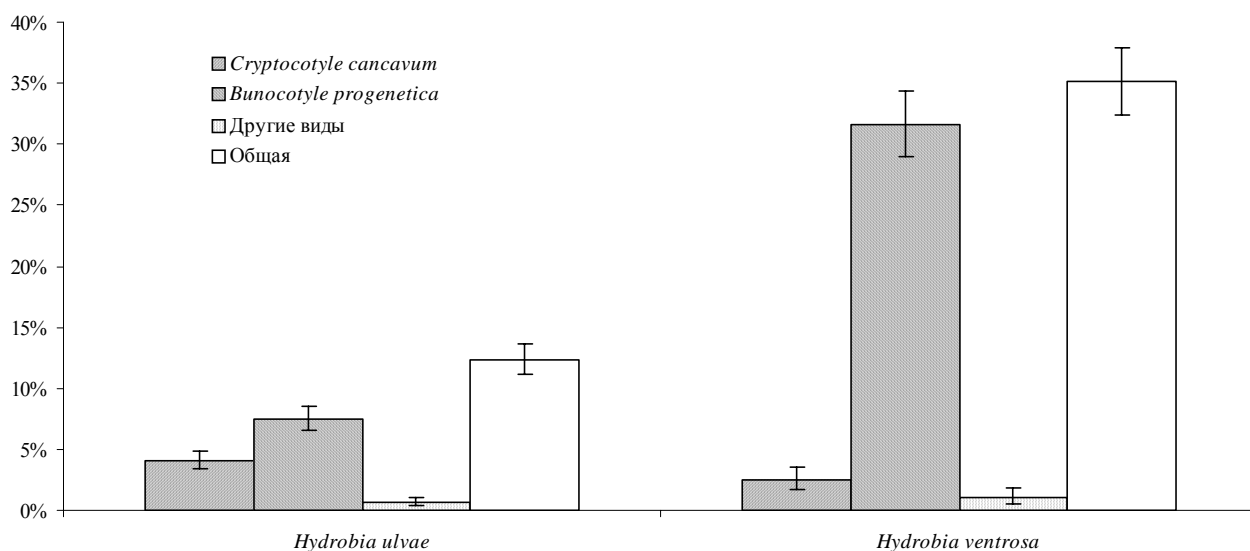


Рис. 2. Зараженность *H. ulvae* и *H. ventrosa* партенитами трематод на полигоне в Сухой Салме (губа Чупа, Белое море).

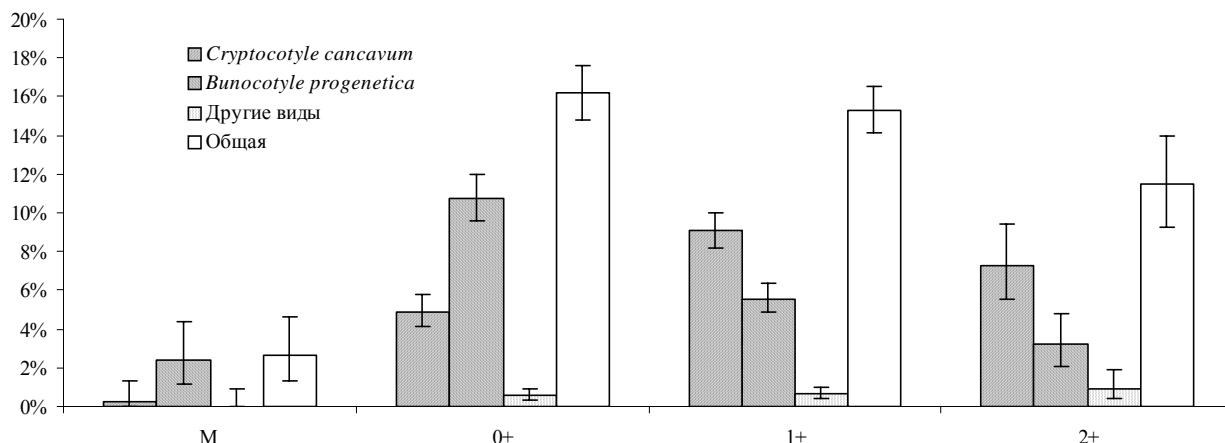


Рис. 3. Зараженность разновозрастных *H. ulvae* партенитами трематод.

Более чем четырехкратное увеличение зараженности *H. ulvae* партенитами трематод в течение первого года жизни (Рис. 3) легко объясняется увеличением времени контакта с инвазионным началом. Неуклонное, начиная с первого года жизни, уменьшение доли гидробий, зараженных партенитами *Bunocotyle progenetica* (Рис. 3), позволяет предположить, что обнаруженное в эксперименте уменьшение жизнеспособности зараженных этим паразитом особей *H. ulvae* по сравнению с незараженными особями, имеет место и в естественных условиях обитания.

Молодь и особи первого года жизни, не успевающие в подавляющем большинстве случаев достигнуть половой зрелости, заражены партенитами *B. progenetica* сильнее, чем партенитами *Cryptocotyle concavum*. В то же время, половозрелые особи *H. ulvae* второго и третьего лет жизни заражены партенитами *C. concavum* сильнее, чем партенитами *B. progenetica* (Рис. 3). Можно предположить, что негативное влияние инвазии партенит *B. progenetica* усиливается при достижении хозяином половой зрелости, увеличивает смертность, а также приводит к замедлению скорости роста половозрелых особей, зараженных этим паразитом. Возможное объяснение кроется в отсутствии эффективной паразитарной кастрации в системе *B. progenetica* — *H. ulvae* в противоположность системе *C. concavum* — *H. ulvae*.

Таким образом, сопоставляя зараженность разновозрастных особей хозяина и влияние инвазии трематодами на его жизнеспособность в проведенных экспериментах, можно заключить, что заражение моллюсков *H. ulvae* партенитами *B. progenetica* приводит к снижению жизнеспособности зараженных гидробий, обитающих в естественных условиях.

## **Глава 6. Группировки (локальные гемипопуляции) партенит *Bunocotyle progenetica***

**6.1. Классификация группировок паразита по степени зрелости.** Анализ состава группировок партенит *B. progenetica* в гидробиях позволил разработать их условную классификацию в зависимости от стадии зрелости:

Молодые спороцисты (мС) не содержащие редий; спороцисты с редиями (Ср); «Пустые» спороцисты (С) — крупные старые спороцисты, не содержащие уже ни редий, ни их эмбрионов; молодые редии (мР), не содержащие церкарий; редии с церкариями (Рц), не содержащие марит в полости тела; редии с маритами (Рм), не содержащие половозрелых марит и яиц в полости тела; редии с маритами и яйцами (Рмя), содержащие половозрелых марит и единичные яйца; редии с яйцами (Ря), содержащие значительные количества яиц в полости тела. Группировки (локальные гемипопуляции) партенит в моллюске-хозяине могут быть классифицированы по самой зрелой из этих стадий, входящих в их состав на мС-Группировки, Ср-Группировки, мР-Группировки, Рц-Группировки, Рм-Группировки, Рмя-Группировки, и Ря-Группировки. Поскольку предложенная классификация локальных гемипопуляций может в ряде случаев быть излишне дробной, для некоторых расчетов группировки партенит *B. progenetica* условно разделяли на: молодые — представлены только спороцистами (мС- и Ср-группировки), незрелые — не содержат яиц паразита в своем составе (мР-, Рц- и Рм-группировки) и зрелые — содержат яйца паразита (Рмя- и Ря-группировки).

Возможность распознавания стадий жизненного цикла *Bunocotyle progenetica* без подробного микроскопического изучения при вскрытии хозяина чрезвычайно облегчает описание группировок этого паразита и анализ динамики гемипопуляций его партенит.

Длительное существование материнских спороцист *B. progenetica* позволяет оценивать параметры распределения паразитов, определяемые процессами заражения и смертности в популяции хозяина без поправки на эндогенную агломерацию паразита в хозяине.

**6.2. Численность локальных гемипопуляций партенит *Bunocotyle progenetica*.** Медианные численности группировок *B. progenetica* в особях *Hydrobia ulvae* и *H. ventrosa* отличались ( $P < 0.01$ ) и составляли  $12 \pm 1$  и  $8 \pm 1$

партенит на особь хозяина, соответственно. Содержащиеся в особях *H. ulvae* зрелые группировки партенит *B. progenetica* были более многочисленны ( $P < 0.01$ ), чем в незрелые, в то время как незрелые и зрелые группировки этого паразита в особях *H. ventrosa* не отличались по численности. Зараженная *B. progenetica* молодь *H. ulvae* содержала меньшее число партенит ( $P < 0.01$ ), чем особи старших возрастов. Никакого другого влияния возраста хозяина на численность локальной гемипопуляции паразита обнаружено не было.

Численность группировки партенит возрастает за счет отрождения редий. Процесс размножения партенит прекращается с началом формирования марит в полости редий.

Большая численность группировок партенит *Bunocotyle progenetica* в особях *Hydrobia ulvae* по сравнению с особями *H. ventrosa* вероятнее всего связана с большими размерами особей *H. ulvae* в совместном поселении гидробий в Сухой салме. Очевидно, что более крупный хозяин может предоставить паразиту больше ресурсов для развития и размножения. Действительно, рост численности группировки партенит *B. progenetica* в особях *H. ulvae* происходит более интенсивно, чем в особях *H. ventrosa*. Кроме того, молодь *H. ulvae* значительно уступает по размеру старшим особям и содержит малочисленные группировки этого паразита. Особи *H. ulvae* старших возрастных групп не столь сильно различаются по размеру и содержат группировки партенит *B. progenetica* не отличающиеся достоверно по численности.

6.3. Зрелость группировок партенит *Bunocotyle progenetica* в гидробиях. Средняя зрелость группировок партенит *B. progenetica* у особей *H. ulvae* была выше, чем у особей *H. ventrosa* ( $P < 0.05$ ). Зараженные особи *H. ulvae* реже ( $P < 0.01$ ) содержали молодые локальные гемипопуляции *B. progenetica* (3.1%), чем особи *H. ventrosa* (6.3%) и значительно ( $P < 0.01$ ) чаще содержали зрелые группировки паразита (13.1% у *Hydrobia ulvae* и только 5.9% у *H. ventrosa*).

Меньшая средняя зрелость партенит *B. progenetica* в особях *H. ventrosa* вероятно связана с меньшими размерами этого хозяина в совместном поселении гидробий.

Большая доля наименее зрелых мС-группировок *B. progenetica* в зараженных особях *H. ventrosa* возможно отражает большую эффективность заражения этого хозяина по сравнению с *H. ulvae* и хорошо согласуется с большей зараженностью *H. ventrosa* этим паразитом (Рис. 2). С другой стороны, отличия в соотношении различных по зрелости группировок партенит *B. progenetica* в разных видах гидробий могут быть связаны с разницей в их размерах, и, соответственно, в ресурсах, доступных для паразита.

## **Глава 7. Сезонные изменения в экстенсивности трематодной инвазии, соотношении и составе группировок партенит *Bunocotyle progenetica* у гидробий**

7.1. Сезонные изменения зараженности гидробий партенитами трематод. Зараженность особей *H. ventrosa* партенитами трематод монотонно снижалась с июля 2005 г. (49% — общая зараженность, 44.8% — зараженность *Bunocotyle progenetica*) по март 2006 г. (20.2% — общая, 17.4% — *B. progenetica*). Общая зараженность в августе 2005 г. (42.5%) была выше, чем в сентябре (34.5%), а в сентябре 2005 г. выше, чем в марте 2006 г. Зараженность *H. ventrosa* партенитами *B. progenetica* снижалась с сентября 2005 г. (31.1%) по март 2006 г. Сезонная динамика зараженности *Hydrobia ulvae* партенитами трематод в период наблюдений отражена на Рис. 4 А.

### 7.2. Сезонные изменения в составе и зрелости локальных гемипопуляций партенит *Bunocotyle progenetica*

7.2.1. Сезонные изменения локальных гемипопуляций *Bunocotyle progenetica*. Сезонные изменения в локальных гемипопуляциях партенит *Bunocotyle progenetica* в *Hydrobia ulvae* (изменения численности и соотношения группировок) представлены на Рис. 4 Б. Соотношение группировок паразита разной степени зрелости у зараженных особей *H. ulvae* в марте 2004 и 2005 гг. не отличалось.

Численность группировок партенит *B. progenetica* в особях *H. ventrosa* не менялась с июня по сентябрь 2005 г., но снизилась ( $P < 0.01$ ) с в среднем 8.5 особей в сентябре 2005 г. до 5 в марте 2006 г. У *H. ventrosa* с июня по июль 2005 г. сократилась доля молодых и возросла доля зрелых группировок *B. progenetica* ( $P < 0.05$ ), с июля по август доля незрелых группировок сократилась, и появлялись зрелые группировки ( $P < 0.05$ ). С августа по сентябрь доля зрелых группировок у *H. ventrosa* увеличивалась, а незрелых, наоборот, сокращалась ( $P < 0.01$ ). С сентября 2005 г. по март 2006 г. доли зрелых и незрелых группировок сокращались, а доля молодых группировок возрастала ( $P < 0.01$ ). Численность локальных гемипопуляций *B. progenetica* у особей *H. ventrosa* не изменялась с июня по сентябрь 2005 г. и снизилась ( $P < 0.01$ ) с сентября 2005 г. к марту 2006 г.

7.2.2. Сезонные изменения гемипопуляции партенит *Bunocotyle progenetica*. Сезонные изменения гемипопуляции партенит *Bunocotyle progenetica* — изменения соотношения партенит разной зрелости и средней зрелости партенит, были сильнее выражены по сравнению с сезонными изменениями в локальных гемипопуляциях партенит *B. progenetica* и носили сходный характер.

Анализ сезонной динамики зараженности гидробий партенитами трематод (Рис. 4 А), соотношения локальных гемипопуляций партенит *B. progenetica* и их численности (Рис. 4 Б), зрелости особей в гемипопуляции партенит *B. progenetica* и параметров распределения материнских спороцист этого паразита (Рис. 4 В) позволяет предложить следующую схему сезонных изменений в реализации жизненного цикла *B. progenetica*.

Ранней весной (март — май), после схода льда, гибнут гидробии, содержащие наиболее зрелые группировки паразита (Рис. 4 Б), высвобождая значительное количество яиц *Bunocotyle progenetica*. Это поступление инвазионного начала обуславливает наиболее массовое заражение гидробий партенитами *B. progenetica*. Одновременная гибель зараженных гидробий и заражение новых не приводит к изменению зараженности особей *H. ulvae* партенитами *B. progenetica* (Рис. 4 А), но обуславливает резкое снижение зрелости локальных гемипопуляций партенит (Рис. 4 В). Множественное заражение гидробий *B. progenetica* в этот период обуславливает резкое увеличение агрегированности распределения материнских спороцист (Рис. 4 В) и происходит настолько часто, что отмирание наиболее многочисленных зрелых группировок партенит не сопровождается изменением медианы численности группировок паразита (Рис. 4 Б). Согласно моим наблюдениям и наблюдениям других исследователей, гидробии охотно поедают погибших сородичей. Очевидно, что при поедании зараженной особи, содержащей яйца *B. progenetica*, гидробия может получить очень большую дозу инвазионного начала.

К началу лета (май — июнь) значительная часть гидробий, зараженных большим числом материнских спороцист, погибает от гиперинвазии, что обуславливает снижение агрегированности распределения материнских спороцист (Рис. 4 В) и снижение численности группировок партенит в гидробиях (Рис. 4 Б). Можно предположить, что подобное “выедание” яиц паразита служит важным механизмом, ограничивающим зараженность гидробий и предотвращающим истребление популяции хозяина высоко патогенным паразитом с моноксенным жизненным циклом и ограниченной дисперсией в пространстве.

В первой половине лета (июнь — июль) материнские спороцисты *B. progenetica* отрождают редий, резко увеличивая зрелость (Рис. 4 В) и численность (Рис. 4 Б) локальных гемипопуляций паразита. В последующий период года число партенит в локальных гемипопуляциях паразита не изменяется — к середине лета репродуктивный потенциал материнских спороцист оказывается, по видимому, исчерпанным.

Во второй половине лета (июль — август) мариты достигают половозрелости и начинают продуцировать яйца в полость редий, обуславливая резкое увеличение доли зрелых группировок партенит (Рис. 4 Б), а также зрелости этих группировок (Рис. 4 В). В дальнейшем, основные изменения в гемипопуляции партенит

*B. progenetica* связаны с развитием особей гермафродитного поколения внутри рений. Начиная со второй половины лета и до окончания теплого периода года, доля рений с большим количеством яиц неуклонно возрастает.

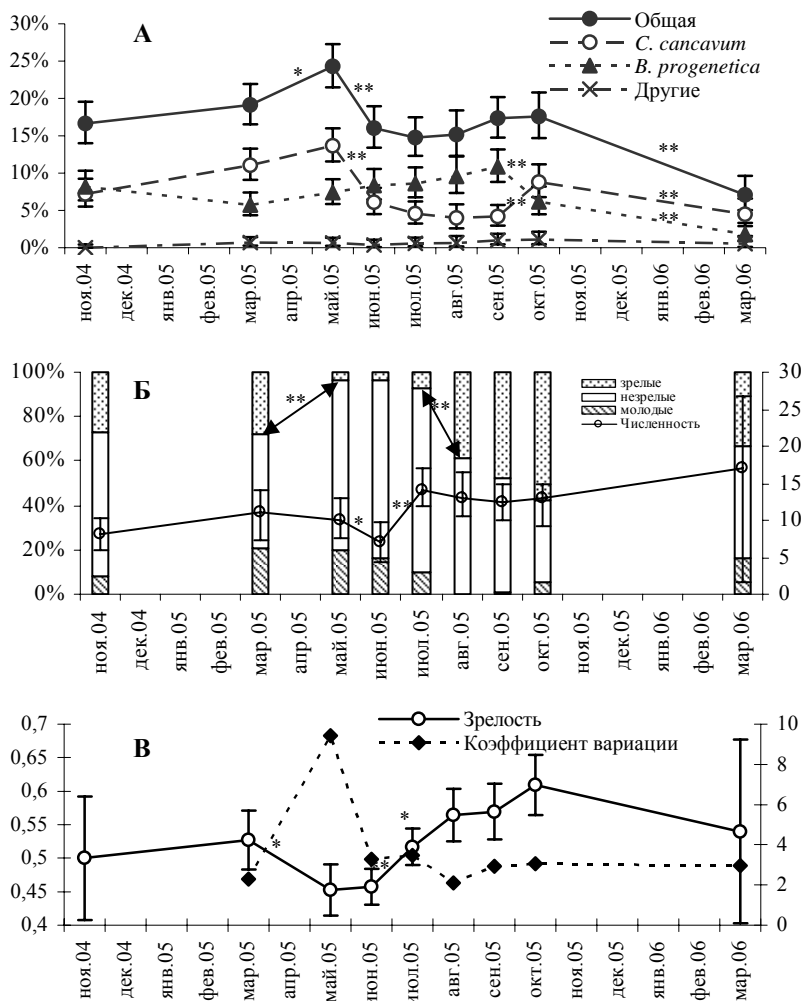


Рис. 4. Сезонные изменения: А – зараженность *Hydrobia ulvae* партенитами трематод; Б – медианная численность локальных гемипопуляций (группировок) партенит *B. progenetica* (правая шкала) и соотношение группировок этого паразита (левая шкала) у *H. ulvae*; В – медианная зрелость группировок партенит *B. progenetica* (левая шкала) и отношения дисперсии к среднему ( $S^2/M$ ) распределения материнских спороцист *B. progenetica* (правая шкала) у *H. ulvae*.

В осенний период (сентябрь — октябрь) интенсивная продукция яиц паразитом, по-видимому, значительно увеличивает нагрузку на организм хозяина, что может приводить некоторую часть зараженных гидробий к гибели, обуславливая снижение зараженности гидробий партенитами *B. progenetica* (Рис. 4 А). Высвобождение яиц паразита делает возможным заражение гидробий в преддверии холодного сезона, что сопровождается появлением молодых группировок паразита (Рис. 4 Б).

В зимний период существенных изменений в гемипопуляции партенит *B. progenetica*, по-видимому, не происходит (Рис. 4 Б, В).

Относительное значение весеннего и осеннего процессов гибели/заражения гидробий для реализации жизненного цикла этого паразита, по-видимому, определяется климатическими особенностями конкретного года. Возможно, после очень теплого лета вследствие более интенсивного развития группировок партенит и соответственно увеличения нагрузки на зараженных моллюсков процессы гибели/заражения гидробий будут сильнее выражены осенью, а не весной следующего года.

## Глава 8. Многолетние наблюдения зараженности гидробий партенитами трематод в Сухой салме

Выполненный мною анализ материалов многолетних наблюдений К.В. Галактионова и К.Е. Николаева также выявил сезонные изменения зараженности гидробий партенитами трематод. В первой половине лета зараженность гидробий партенитами *B. progenetica* значительно увеличивалась. У *H. ulvae* одновременно с ростом зараженности *B. progenetica* сокращалась зараженность партенитами *C. concavum*. Во второй половине лета и в осенний период у гидробий наблюдалась тенденция к увеличению доли особей, зараженных партенитами *C. concavum*. Зараженность двух видов гидробий (*H. ulvae* и *H. ventrosa*) партенитами *C. concavum* и *B. progenetica* в холодный период года изменялась однонаправлено — снижалась, либо не изменялась. Детали изменения зараженности гидробий в холодный период определялись климатическими особенностями конкретного года.

Экстенсивность инвазии гидробий партенитами трематод за время проведения наблюдений К.В. Галактионовым и К.Е. Николаевым (1999 — 2005 гг.) существенно менялась. Наиболее значительный рост зараженности гидробий партенитами *B. progenetica* имел место в начальный период мониторинга. Рост зараженности особей *H. ulvae* остановился уже в 2000 г., и в дальнейшем зараженность варьировала от 4.1% (3.7% — 4.6%) до 6.2% (5.9% — 6.5%). Существенное увеличение зараженности особей *H. ventrosa* этим паразитом продолжалось до 2001 г. С 2003 по 2005 гг. зараженность особей *H. ventrosa* партенитами *B. progenetica* достоверно не изменялась, варьируя от 19.1% (18.0% — 20.3%) до 20.6% (18.1% — 23.3%).

Снижение зараженности гидробий партенитами других видов трематод в период с 1999 по 2001 гг. и сохранение относительно низкого уровня зараженности этими паразитами в дальнейшем, вероятно, можно связать с антропогенным влиянием. В последние годы заметно увеличилось число туристов, облюбовавших берега Сухой салмы. Антропогенное беспокойство отпугивает птиц — окончательных хозяев большинства трематод, партениты которых паразитируют в гидробиях, препятствуя, таким образом, реализации жизненных циклов этих паразитов. Очевидно, что подобное антропогенное воздействие не может служить препятствием для реализации моноксенного жизненного цикла *B. progenetica*.

При проведении многолетних наблюдений за зараженностью гидробий партенитами трематод в Сухой салме, К.В. Галактионов и К.Е. Николаев также регистрировали зрелость каждой группировки партенит, в том числе и группировок партенит *B. progenetica*. Анализ их данных показывает, что средняя зрелость группировок и доля зрелых группировок партенит *B. progenetica* в особях *H. ulvae* снижалась в период с марта по май. В течение теплого сезона у зараженных гидробий наблюдалось увеличение зрелости и доли зрелых группировок. В осенне-зимний период зрелость и доля зрелых группировок в особях *H. ulvae* существенно не изменялась либо возрастала, а в особях *H. ventrosa* существенно снижалась. Несмотря на то, что К.В. Галактионов и К.Е. Николаев классифицировали группировки партенит *B. progenetica* по зрелости способом, отличным от использованного мною, анализ их данных приводит к аналогичной картине сезонных изменений. Таким образом, данные многолетних наблюдений хорошо согласуются с приведенным в предыдущей главе описанием сезонной динамики группировок партенит *B. progenetica* в Сухой салме и, тем самым, подтверждают его валидность.

## Глава 9. Роль *Hydrobia ulvae* и *Hydrobia ventrosa* в реализации жизненного цикла *Bunocotyle progenetica* в совместном поселении гидробий в Сухой салме

Более высокая экстенсивность инвазии *H. ventrosa* по сравнению с *H. ulvae* партенитами *B. progenetica* (Рис. 2) позволяет предположить, что именно особи *H. ventrosa* играют основную роль в реализации жизненного цикла этого паразита в совместном поселении гидробий.



С другой стороны, более крупные особи *H. ulvae* потенциально могут обеспечить длительное существование более многочисленной группировки партенит. О справедливости подобного предположения свидетельствуют большая численность и зрелость группировок партенит *B. progenetica* и большая доля зрелых группировок партенит, содержащихся в гидробиях этого вида.

Существенную роль должна играть также плотность популяции хозяина — более массовый вид должен иметь большее значение для реализации жизненного цикла паразита. Для решения вопроса о роли двух видов хозяев при параксении в ходе реализации жизненного цикла *B. progenetica*, применительно к конкретному местообитанию, следует: (1) оценить количество яиц паразита, формирующихся в его парагемипопуляциях, которые ассоциированы с разными видами хозяев и (2) определить количество яиц паразита, поглощенных популяциями разных видов хозяев. Учитывая приведенные выше данные по сезонной динамике гемипопуляций партенит *B. progenetica*, наибольший интерес такие оценки должны представлять в преддверии массового заражения гидробий, которое имеет место в весенний период.

В марте 2006 г. в кутовой части Сухой салмы среднее количество яиц *Bunocotyle progenetica* в зараженных особях *Hydrobia ulvae* и *H. ventrosa* значимо ( $P < 0.01$ ) отличалось и составляло  $1637.2 \pm 789.7$  и  $80 \pm 79.1$  соответственно.

В марте 2006 г. плотность особей *H. ulvae* ( $1493.4 \pm 579.7 \text{ м}^{-2}$ ) в кутовой части Сухой салмы достоверно ( $P < 0.05$ ) превышала плотность особей *H. ventrosa* ( $510.9 \pm 326 \text{ м}^{-2}$ ). При этом плотность зараженных *B. progenetica* моллюсков составляла 27 особей *H. ulvae* и 89 особей *H. ventrosa* на  $1 \text{ м}^2$ . На этой площади внутри зараженных особей *H. ulvae* содержалось примерно 6797 яиц *B. progenetica*, а в особях *H. ventrosa* не более 125 яиц этого паразита.

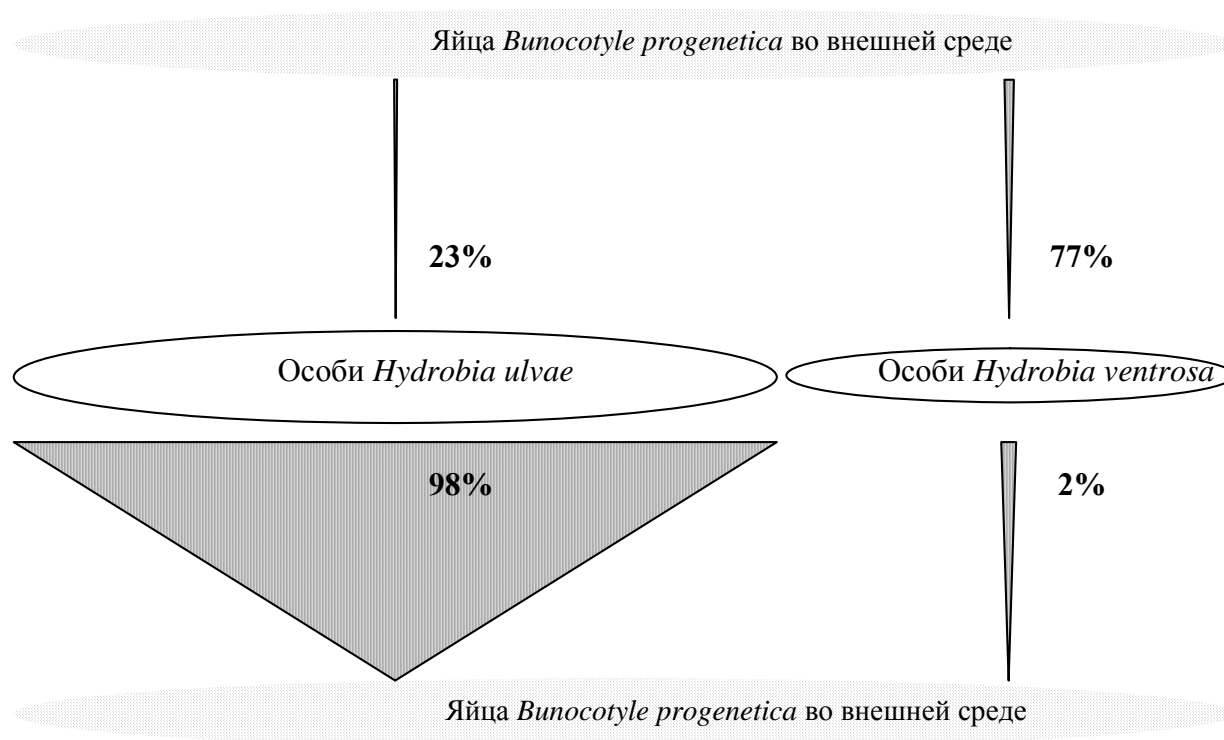


Рисунок 5. Схема реализации жизненного цикла *Bunocotyle progenetica* в совместном поселении двух видов гидробий в Сухой салме. Площади треугольников пропорциональны количеству яиц паразита, а площади овалов пропорциональны плотности популяции хозяина.

Очевидно, что плотность зараженных гидробий является минимально возможной оценкой количества поглощенных популяцией хозяина яиц паразита на  $1 \text{ м}^2$ , поскольку она не учитывает случаи множественного

заражения и потенциальное увеличение смертности у моллюсков после заражения. Количество яиц паразита, содержащихся в зараженных особях хозяина, собранных с 1 м<sup>2</sup>, — также минимально возможная оценка количества инвазионного начала, поскольку формирование яиц паразита в зараженной особи хозяина прерывается ее вскрытием. Отношение плотности сформированных в популяции хозяина яиц паразита к плотности зараженных особей показывает, сколько яиц паразита формируется в популяции хозяина на одно поглощенное яйцо. В марте 2006 г. в совместном поселении гидробий в Сухой салме это отношение оказалось равным 254.9 для особей *H. ulvae* и только 1.4 для особей *H. ventrosa*.

Несмотря на втрое меньшую плотность особей *H. ventrosa* их доля, среди зараженных партенитами *B. progenetica* гидробий, превышала 77%, и в то же время в особях этого вида формировалось менее 2% яиц паразита (Рис. 5).

Вероятно, скорость образования яиц паразита будет выше у более крупного хозяина, а наибольшее увеличение смертности зараженных моллюсков (по сравнению с незараженными) будет наблюдаться у более мелких особей. Принимая во внимание различные размеры особей разных видов гидробий, можно предположить, что реальное отношение сформированных яиц к поглощенным будет выше вычисленного для популяции *H. ulvae*, и ниже для популяции *H. ventrosa*.

Незначительное количество яиц, образуемых паразитом в особях *H. ventrosa*, может быть связано с уменьшением размеров моллюсков этого вида в совместных поселениях с *H. ulvae* (Fenchel, 1975; Saloniemi, 1993), которое обуславливается межвидовой конкуренцией (Gorbushin, 1996). Таким образом, конкурентные отношения хозяев могут оказывать влияние на “специфичность” (Гранович, 1996; Granovich, 1999) паразит-хозяинных отношений на популяционном уровне.

Подводя итог, можно сделать вывод, что, по крайней мере, в кустовой части Сухой Салмы в паразитарной системе, образованной *B. progenetica* и двумя видами гидробий, менее зараженный хозяин *H. ulvae* играет основную роль в трансмиссии паразита. С другой стороны, более зараженный хозяин *H. ventrosa* в большинстве случаев является для *B. progenetica* “тупиковым” хозяином, в силу низкой плодовитости развивающихся в нем группировок партенит.

## **Выводы**

- 1) *Bunocotyle progenetica* – относительно высоко патогенный паразит, способный снижать скорость роста зараженных гидробий и негативно влиять на их жизнеспособность при действии неблагоприятных условий внешней среды (повышенная температура, содержание в пресной воде).
- 2) Заражение гидробий яйцами *Bunocotyle progenetica* при низкой температуре протекает неэффективно.
- 3) Отсутствие негативного влияния инвазии *B. progenetica* на гидробий при действии низких температур благоприятствует реализации жизненного цикла этого паразита в условиях сезонного климата Белого моря.
- 4) Сезонные изменения в экстенсивности инвазии гидробий партенитами *B. progenetica* выражены относительно слабо. Массовая гибель зараженных моллюсков, сопровождающаяся высвобождением яиц паразита и заражением новых особей хозяина, может не приводить к заметным изменениям в зараженности им гидробий.
- 5) Анализ сезонной динамики состава и численности группировок партенит *B. progenetica* в моллюсках *Hydrobia ulvae* и *H. ventrosa* позволяет следующим образом представить картину происходящих процессов. Массовое заражение гидробий, связанное с гибелью особей хозяина, содержащих яйца паразита, наблюдается в весенний период. В первой половине лета развитие локальных группировок *B. progenetica* сопровождается увеличением их численности, связанным отрождением редий материнскими

спороцистами. Во второй половине лета марты в полости редий достигают половой зрелости и приступают к откладке яиц. Осенью некоторая часть гидробий, содержащая яйца паразита, может погибать, обуславливая возможность осеннего заражения части гидробий партенитами *B. progenetica*. В холодный период развитие локальных гемипопуляций *B. progenetica* как минимум затормаживается, но их массовой гибели, вместе с хозяевами, не происходит.

- б) В паразитарной системе, образованной *B. progenetica* и двумя видами гидробий, менее зараженный хозяин *H. ulvae* играет основную роль в поддержании трансмиссии паразита. С другой стороны, более зараженный хозяин *H. ventrosa*, в большинстве случаев, является для *B. progenetica* “тупиковым” хозяином, в силу низкой плодовитости развивающихся в нем группировок партенит.

#### Список публикаций по теме диссертации:

##### - в журналах, рекомендованных ВАК

Левакин И.А. 2004. Влияние инвазии трематодами *Bunocotyle progenetica* (Hemiuroideae, Bunocotylinae) и *Cryptocotyle concavum* (Heterophyidae) на смертность морских литоральных моллюсков *Hydrobia ulvae* (Gastropoda, Prosobranchia) при воздействии экстремально высокой температуры // Паразитология. Т. 38, № 4., С. 352-358.

Левакин И.А. 2005. Влияние инвазии трематодами *Bunocotyle progenetica* (Hemiuridae) и *Cryptocotyle concavum* (Heterophyidae) на смертность морских литоральных моллюсков *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchia) при замораживании // Паразитология. Т. 39., № 5, С. 407-413.

##### - в иных изданиях

Левакин И.А., Исакова Л.П., Лоскутова З.И. 2007. Оценка количества яиц *Bunocotyle progenetica* (Trematoda: Hemiuroideae), формируемых в моллюсках-хозяевах *Hydrobia ulvae* и *H. ventrosa* (Gastropoda: Prosobranchia). // VII научная сессия Морской Биологической Станции Санкт-Петербургского государственного университета. Санкт-Петербург.

Galaktionov K.V., Irwin S.W.B., Prokofiev V.V., Saville D.H., Nikolaev K.E., Levakin I.A. 2006. Trematode transmission in coastal communities - temperature dependence and climate change perspectives. // 11th International Congress of Parasitology (ICOPA XI). Glasgow.: Medimond International Proceedings., P. 85-90.