

На правах рукописи

НИКОЛАЕВ

Кирилл Евгеньевич

ОСОБЕННОСТИ РЕАЛИЗАЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ТРЕМАТОД
СЕМЕЙСТВ ECHINOSTOMATIDAE И RENICOLIDAE В ЛИТОРАЛЬНЫХ
ЭКОСИСТЕМАХ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ

03.02.11 – паразитология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2012

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический Институт Российской Академии Наук

Научный руководитель:

Галактионов Кирилл Владимирович, доктор биологических наук, профессор, Зоологический институт РАН, главный научный сотрудник

Официальные оппоненты:

Атаев Геннадий Леонидович, доктор биологических наук, профессор, Российский Государственный Педагогический Университет им. А. И. Герцена, зав. кафедрой зоологии

Шульман Борис Соломонович, кандидат биологических наук, Зоологический институт РАН, старший научный сотрудник

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт Биологии Карельского научного центра РАН

Защита состоится «__»_____ 2012 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.01 при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1.

Факс: (812)328-89-41

E-mail: brach@zin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН

Автореферат разослан «__»_____ 2012 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук

Овчинникова О. Г.

Введение

Актуальность работы

Представители класса Trematoda составляют наиболее многочисленный таксон паразитических плоских червей (Plathelminthes). Они издавна привлекают к себе внимание исследователей. С одной стороны, это связано с высоким медико-ветеринарным значением трематод, так как многие из них служат возбудителями заболеваний человека и животных, нередко чрезвычайно опасных. Не удивительно, что бурное развитие получили исследования трематод медико-ветеринарной направленности, а также посвященные анализу фауны и видовой разнообразия этих паразитов в разных регионах. (Скрябин, 1951–1974; Yamaguti, 1958, 1971; Bray et al., 2002–2008).

С другой стороны, непреходящий интерес представляют уникальные жизненные циклы трематод — одни из наиболее сложных и разнообразных среди известных у беспозвоночных животных. Значимым представляется и изучение путей реализации жизненных циклов трематод в различных экосистемах, в том числе прибрежных, которые в последние десятилетия интенсивно изучаются морскими биологами (см. обзоры Бергер, 1995; Newell, 1979; Nybakken, 1993; Bertness, 1999; Berger et al., 2001; Кнох, 2001; Livingston, 2003 и мн. др.). Однако в большинстве работ, в которых освещаются вопросы экологии морских побережий, совершенно не учитывается то влияние, которое паразиты оказывают на компоненты экосистем. При этом необходимо отметить, что среди паразитических организмов, ассоциированных с прибрежными экосистемами, доминирующее положение занимают именно трематоды (Мачкевский, Гаевская, 1997; Lauckner, 1987; Sousa, 1991).

К настоящему времени описанию влияния трематод на происходящие в экосистемах процессы посвящена обширная литература (Галактионов, 1993; Lauckner, 1987; Sousa, 1991; Mouritsen et al., 1998; Mouritsen, Poulin, 2002; Thomas et al., 1998; 1999; Poulin, 1999; Huspeni, Lafferty, 2004; Kuris et al., 2008 и мн. др.). При этом во многих работах показано, что в исследуемой экосистеме постоянно может присутствовать только какая-либо из фаз цикла, а полная его реализация происходит только в отдельные промежутки времени, зачастую очень короткие. Поэтому для адекватной оценки воздействия какого-либо вида трематод на экосистемные процессы необходимо выполнение детального анализа путей и сроков реализации жизненного цикла этого вида в тех экологических условиях, которые складываются в конкретной экосистеме данного географического региона. Именно такого рода исследование предпринято в рамках настоящей диссертационной работы в прибрежье Кандалакшского залива Белого моря.

Объектами послужили представители двух семейств трематод — Echinostomatidae и Rencolidae, для которых роль первого промежуточного хозяина играют литоральные гастроподы *Littorina saxatilis*, *L. obtusata* и *L. littorea*, а второго промежуточного хозяина — двустворчатый моллюск мидия съедобная (*Mytilus edulis*). В районе проведения исследований в литоринах выявлено заражение только одним видом эхиностоматид — *Himasthla elongata* (подсем. Himasthlinae) (К. В. Галактионов, личное сообщение; Ишкулов, 2001). В то же время, видовая принадлежность спороцист и церкарий рениколид, обнаруживаемых в беломорских *Littorina* spp., до выполнения нашего исследования оставалась неизвестной. Окончательным хозяином рениколид и химастилин служат морские птицы.

Выбор в качестве объектов исследования именно этих трематод не случаен. Они достаточно широко распространены в экосистемах побережий северных морей, в том числе Белого моря, и используют одни и те же виды хозяев. При отмеченном сходстве путей циркуляции жизненные циклы представителей эхиностоматид и рениколид сильно разнятся между собой. Для эхиностоматид характерен ряд архаичных особенностей (созревание яиц во внешней среде, свободноплавающий мирацидий, редиоидность второго и последующих поколений партенит), а для рениколид, напротив, — эволюционно продвинутых (мирацидий созревает в яйце, находящемся в матке мариты, вылупление мирацидия происходит при заглатывании яйца моллюском-хозяином, дочернее партеногенетическое поколение представлено спороцистами). Это делает возможным сравнение особенностей реализации столь несходных жизненных циклов в одинаковых условиях — прибрежных экосистемах Белого моря.

Цель и задачи исследования

Целью настоящего исследования стало выяснение путей реализации и определение слагающих успеха трансмиссии жизненных циклов трематод *Himasthla elongata* Dietz, 1909 (Echinostomatidae) и *Cercaria parvicaudata* Stunkard & Shaw, 1931 (Rencolidae) в прибрежных экосистемах Кандалакшского залива Белого моря.

Для достижения поставленной цели следовало решить следующие задачи:

1. Определить видовую принадлежность партенит и церкарий рениколид из беломорских литоральных моллюсков *Littorina saxatilis*, *L. obtusata* и *L. littorea*.
2. Исследовать процессы формирования группировок партенит *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata* в первых промежуточных хозяевах — литоринах, и разработать систему их классификации по стадиям зрелости и функциональной активности.
3. Исследовать пространственную структуру и проследить сезонную и межгодовую динамику гемипопуляций партенит и метацеркарий *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata* в популяциях моллюсков-хозяев на литоральных полигонах в губе Чула.

4. Количественно оценить соотношение между продуктивностью гемипопуляций партенит и численностью группировок метацеркарий *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata* на участке литорали Белого моря.

5. На основе анализа совокупности накопленных данных вычленить комплекс адаптаций различных фаз жизненных циклов трематод *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata*, способствующих их успешной реализации в экосистемах побережья Белого моря.

Научная новизна работы

Впервые определена видовая принадлежность партенит и церкарий рениколид из беломорских моллюсков *Littorina saxatilis*, *L. obtusata* и *L. littorea*. Установлено, что в беломорских литоринах паразитирует один вид рениколид — *Cercaria parvicaudata* Stunkard & Shaw, 1931. Впервые изучен состав локальных гемипопуляций партенит *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata* в моллюсках *L. saxatilis* и *L. obtusata*, и разработана классификация группировок партенит этих видов в моллюсках–хозяевах по стадиям зрелости. Впервые исследована пространственная структура, сезонная и межгодовая динамика гемипопуляций партенит *H. elongata* и *C. parvicaudata* в литоральных экосистемах Кандалакшского залива Белого моря. Впервые прослежены сезонные изменения в составе гемипопуляций партенит исследованных видов трематод. Впервые изучена пространственная структура и определен ход сезонной динамики группировок метацеркарий *H. elongata* и *C. parvicaudata* во вторых промежуточных хозяевах — мидиях. Впервые для морских экосистем проведена количественная оценка успеха трансмиссии церкарий этих видов трематод.

Теоретическая и практическая значимость работы

Разработанные при выполнении диссертационного исследования методические подходы могут быть использованы для анализа паразитарных систем, формируемых гельминтами с различными типами жизненных циклов. Полученные сведения по пространственной структуре, сезонной и многолетней динамике группировок партенит и метацеркарий в моллюсках-хозяевах позволяют определить успех реализации жизненных циклов исследованных видов трематод в литоральных экосистемах Белого моря. Полученные нами количественные данные по успеху передачи инвазионного начала от первого промежуточного хозяина ко второму позволяют оценить роль исследованных нами видов трематод в процессах переноса вещества и энергии в прибрежных экосистемах Белого моря. Результаты выполненного исследования 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 исследования были доложены и обсуждены на VIII (Беломорск, 2001), X (Архангельск, 2007) и XI (Санкт-Петербург, 2010) конференциях «Проблемы изучения,

рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря»; III Научной сессии Морской Биологической Станции СПбГУ. (Санкт-Петербург, 2002); Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 140-летию со дня рождения Н. М. Книповича (Мурманск, 2002); отчетной научной сессии Зоологического института РАН по итогам работ 2002 года (Санкт-Петербург, 2003) конференции «Фауна, биология, морфология и систематика паразитов» (Москва, 2005); 11th International Congress of Parasitology (ICOPA XI) (Великобритания, Глазго, 2006); Third International Workshop for Arctic Parasitology (IWAP III): Animal and Human Health in a Changing North (Канада, Калгари, 2006); IV всероссийской школе по теоретической и морской паразитологии (Калининград, 2007); II-й конференции «Экологические исследования беломорских организмов» (ББС ЗИН РАН, 2007); IV Всероссийском съезде Паразитологического общества РАН (Санкт-Петербург, 2008); Xth European Multicolloquium of parasitology (Франция, Париж, 2008); XXVIII Международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера» (Петрозаводск, 2009); Международном симпозиуме «Паразиты Голарктики» (Петрозаводск, 2010); LVI чтениях посвященных памяти В. А. Догеля (Санкт-Петербург, 2011), научных семинарах ББС ЗИН РАН, кафедры зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета СПбГУ.

Публикации

По теме диссертации опубликовано 10 статей, в том числе 4 в изданиях, рекомендованных ВАК, а также 5 тезисов докладов конференций.

Структура и объем работы

Диссертация состоит из введения, обзора литературы, 7 глав и выводов. Список литературы насчитывает 688 источников, в том числе, 514 зарубежных. Работа включает 300 страниц, из которых основная часть представлена на 165 страницах. Диссертация иллюстрирована 10 таблицами и 99 рисунками.

Благодарности

Автор приносит глубокую благодарность своему научному руководителю д.б.н. К. В. Галактионову, за постоянную помощь и поддержку при выполнении этой работы. Я благодарен коллективу Беломорской Биологической станции ЗИН РАН за всестороннюю поддержку. Особую благодарность мне хочется выразить д.б.н. А. Д. Наумову, д.б.н. В. В. Прокофьеву и к.б.н. И. А. Левакину за неоценимую помощь в работе. Кроме того, мне хотелось бы поблагодарить зав. ББС ЗИН РАН к.б.н. А. А. Сухотина и сотрудников кафедры гидробиологии Санкт-Петербургского Государственного Университета к.б.н. М. В. Иванова и к.б.н. П. П. Стрелкова, за помощь в определении возраста мидий. Выражаю сердечную признательность всем моим друзьям за поддержку, и, прежде всего В. В. Утлинской за помощь при подготовке рукописи диссертации.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

I. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В разделе приводятся сведения по жизненным циклам химастилин и рениколид. Рассмотрены подходы к анализу популяций паразитов и обосновано использование в работе методики фазового популяционного анализа, предложенного для трематод К.В. Галактионовым и А.А. Добровольским (1984). Проведен анализ накопленных в литературе материалов по структуре и различным сторонам функциональной активности гемипопуляций партенит, церкарий и метацеркарий трематод с особым акцентом на таксонах, представители которых послужили объектами настоящего исследования. При этом особое внимание уделено адаптациям, направленным на обеспечение высокого репродуктивного потенциала группировок партенит в моллюске-хозяине, успеха заражения хозяина церкариями и трансмиссии метацеркарий, а также сезонным и многолетним аспектам динамики гемипопуляций рассматриваемых фаз жизненного цикла трематод.

II. СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Характеристика района исследования

Материал для настоящего исследования был собран в устьевой части губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря. Этот район Белого моря характеризуется сильными сезонными колебаниями температуры ($-1.5-18.5^{\circ}\text{C}$) и солености (26.2–14.5‰), и ледовым покровом на протяжении 5–6 месяцев в году (Бабков, 1982, 1998).

Исследование проводилось в 1998–2008 гг. на двух литоральных полигонах. Полигон I ($66^{\circ} 34' \text{ N}$, $33^{\circ} 64' \text{ E}$) представляет собой мыс между губами Круглая и Сельдяная в районе Беломорской биостанции Зоологического института РАН (мыс Картеш). Полигон II ($66^{\circ} 42' \text{ N}$, $33^{\circ} 81' \text{ E}$) — литораль на небольшом островке в архипелаге Кемь-луды.

2. Видовая идентификация рениколидной церкарии из моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*

Моллюски *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*, зараженные партенитами рениколид, были собраны на полигоне I летом 2000 г. Для получения и прижизненного исследования церкарий использованы стандартные методики (Гинецинская, 1968). Показано, что обнаруженная нами церкария сходна по своему строению с *Cercaria parvicaudata* Stunkard & Shaw, 1931. Эта личинка впервые описана из моллюсков рода *Littorina*, собранных в районе Вудс-Хола (Северная Америка) (Stunkard, Shaw, 1931), и впоследствии более подробно исследована Станкэрдом (Stunkard, 1950). Морфологические характеристики дочерних спороцист и метацеркарий, полученных при экспериментальном заражении мидий и выделенных из естественно зараженных моллюсков, также полностью соответствуют описанию этих фаз жизненного цикла *C. parvicaudata* по Станкэрд (Stunkard, 1950). На протяжении всего периода

исследований в беломорских *Littorina* spp. нами не было выявлено заражения рениколидами, церкарии которых отличались бы от исследованных нами личинок. Учитывая, что в других литоральных моллюсках Белого моря заражение рениколидами отсутствует (Зеликман, 1966), можно заключить, что в литоральных экосистемах исследованной нами части Кандалакшского залива циркулирует один вид рениколид — *C. parvicaudata*.

3. Гемипопуляции партенит *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata*

3.1. Материал и методы

Сбор проб моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* на полигоне I выполнен в 1999–2008 гг. с интервалом в 2–6 месяцев. Всего было проведено 33 съемки. Отбор проб литорин на полигоне II производили в июне, августе и ноябре 2004–2008 гг. Всего было выполнено 10 съемок. Все сборы на полигонах I и II проводили в пределах пояса фукоидов, с трех условно выделенных уровней. На каждом уровне моллюсков собирали с помощью рамки 1/40 м² с трех типов субстратов: поверхность камней, открытый грунт и талломы фукоидов. В общей сложности на полигоне I обследовали 21609 особей *L. saxatilis* и 19657 — *L. obtusata*, а на полигоне II — 3738 и 3032, соответственно. Моллюсков вскрывали и у зараженных особей определяли вид паразита и стадию зрелости группировок партенит *C. parvicaudata* и *H. elongata*. У рениколид выделили три типа группировок: 1 — группировки со спороцистами, которые содержат только зародышевые шары и эмбрионы церкарий (спороцисты с ЗШ и ЭЦ); 2 — группировки со спороцистами, которые содержат единичных (1–7) подвижных церкарий (спороцисты с ЕПЦ); 3 — группировки со спороцистами, которые содержат подвижных церкарий (спороцисты с ПЦ). У химастилин различали три типа группировок: 1 — группировки с редиями, которые содержат только зародышевые шары и эмбрионы церкарий (редии с ЗШ и ЭЦ); 2 — группировки, в которых имеются редии, содержащие единичных (1–3) подвижных церкарий (редии с ЕПЦ); 3 — группировки с редиями, большинство из которых содержит подвижных церкарий (редии с ПЦ). Все три типа группировок партенит *H. elongata* и *C. parvicaudata* были подвергнуты анализу для детального выяснения их состава. Для этого была разработана классификация партенит обоих исследованных видов по стадиям зрелости (см. ниже). При статистической обработке полученных данных достоверность различий экстенсивности инвазии (ЭИ) моллюсков партенитами оценивали с помощью точного критерия Фишера в модификации Животовского (1991), с построением неравновесного доверительного интервала.

3.2. Анализ структуры группировок дочерних партенит

3.2.1. *Himasthla elongata*

Для изучения состава группировок партенит этого вида нами было выделено 6 возрастных градаций редий: редии, содержащие только зародышевые шары (ЗШ); редии,

содержащие эмбрионы церкарий (ЭЦ); редии, содержащие сформированных церкарий (СФЦ); редии, содержащие подвижных церкарий (ПЦ); редии, в которых имеются эмбрионы редий (ЭР); дегенерирующие редии (ДР). Все исследованные типы группировок партенит *H. elongata* гетерогенны по своему составу (Табл. 1). Группировки первого типа фактически неспособны к продукции церкарий, так как подавляющее число партенит в их составе представлено незрелыми (около 85%) и дегенерирующими (около 10%) редиями. В группировках второго типа не отмечено партенит с эмбрионами себе подобных. Продукция церкарий группировками этого типа незначительна, так как зрелые партениты составляют всего 19 % от общей численности группировки, а основной вклад в продукцию церкарий вносят группировки третьего типа.

Табл. 1. Соотношение редий различных возрастных градаций в трех типах группировок партенит *H. elongata*

Группировки редий	Возрастные градации редий					
	ЗШ	ЭЦ	СФЦ	ПЦ	ЭР	ДР
Редии с ЗШ и ЭЦ	19±4%	36±7%	28±9%	5±3%	0.1±0.02%	11±3%
Редии с ЕПЦ	15±6%	25±5%	32±5%	19±3%	0%	9±2%
Редии с ПЦ	7±3%	17±5%	22±4%	44±9%	0.1±0.01%	8±2%

Высокая степень гетерогенности всех трех типов группировок, а также наличие редий содержащих наряду с развивающимися церкариями эмбрионы себе подобных, позволяют охарактеризовать группировки дочерних партенит *H. elongata* в моллюске-хозяине как микрогемипопуляции. В целом, структура микрогемипопуляций *H. elongata* сходна с описанной ранее для группировок *Echinostoma caproni* (Атаев и др., 2005; Атаев, Добровольский, 2008; Исакова, 2008), однако имеются и существенные различия. У *H. elongata* редии с эмбрионами себе подобных были обнаружены как в молодых, так и в полностью зрелых группировках, но отсутствовали в составе группировок, только приступающих к отрождению церкарий. В то же время, в микрогемипопуляциях *E. caproni* к отрождению себе подобных способны только молодые редии, еще не приступившие к продукции церкарий, причем переход к отрождению личинок гермафродитного поколения необратим. Отсутствие редий с эмбрионами себе подобных в составе полностью сформированных группировок *H. elongata* и последующее их появление по мере функционирования группировки, на мой взгляд, может свидетельствовать о способности части особей, наряду с церкариями, отрождать себе подобных, за счет чего происходит самообновление группировки. Косвенно это подтверждается наличием во всех группировках дегенерирующих редий, которые не отмечены в микрогемипопуляциях *E. caproni* (Атаев и др., 2005).

3.2.2. *Cercaria parvicaudata*

Для изучения состава группировок дочерних спороцист *C. parvicaudata* нами было выделено 4 градации зрелости партенит: спороцисты, содержащие зародышевые шары (ЗШ); спороцисты, содержащие эмбрионы церкарий (ЭЦ); спороцисты, содержащие сформированных церкарий (СФЦ); спороцисты, содержащие подвижных церкарий (ПЦ). Спороцист, отрождающих себе подобных, обнаружено не было. Группировки первого типа (см. 3.2.1.) представлены исключительно спороцистами, содержащими ЗШ. В локальных гемипопуляциях второго типа подавляющее большинство составляли спороцисты, содержащие СФЦ ($88\pm 7\%$). Остальные партениты были представлены спороцистами градаций ЭЦ ($8\pm 3\%$) и ПЦ ($4\pm 0.9\%$). В составе группировок третьего типа были отмечены в основном спороцисты с ПЦ ($74\pm 7\%$); $25\pm 4\%$ приходилось на долю спороцист с СФЦ, а молодые спороцисты с ЭЦ представлены единичными находками ($1\pm 0.3\%$). Следует отметить, что партениты с ЗШ в группировках второго и третьего типа полностью отсутствуют.

Судя по характеру развития группировки партенит в литоринах, можно предположить, что в жизненном цикле *C. parvicaudata* имеется только одна генерация дочерних спороцист. Полученные данные позволяют с уверенностью судить о фактически синхронном развитии всех дочерних спороцист рениколид в моллюске-хозяине.

4. Структура и динамика гемипопуляций партенит *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata*

4.1. Общая зараженность моллюсков партенитами

В 1999–2008 гг. ЭИ моллюсков *L. saxatilis* и *L. obtusata* партенитами *H. elongata* на полигоне I не превышала 1%. ЭИ этих моллюсков партенитами *C. parvicaudata* была несколько выше и в 1999–2000 гг. достигала 3%. На протяжении периода исследований было отмечено снижение зараженности литторин как партенитами *H. elongata*, так и *C. parvicaudata*. На полигоне II в 2004–2007 гг. ЭИ моллюсков *L. saxatilis* и *L. obtusata* партенитами *H. elongata* была несколько выше, чем на полигоне I, и в среднем составляла около 2%. ЭИ моллюсков партенитами *C. parvicaudata* не превышала 1%. Каких-либо значимых межгодовых различий в ЭИ литторин партенитами *H. elongata* и *C. parvicaudata* на полигоне II обнаружено не было.

Решающим фактором, определяющим зараженность моллюсков партенитами *H. elongata* и *C. parvicaudata*, на мой взгляд, является присутствие инвазионного начала, которое диссеминируют окончательные хозяева этих видов трематод — морские птицы, что подтверждается и литературными данными. Обнаруженные нами низкие показатели ЭИ литторин партенитами *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata* на обоих полигонах можно объяснить отсутствием в этих районах крупных скоплений морских птиц. Более того, численность морских птиц в районе полигона I снижалась на протяжении периода

исследований, что, по всей видимости, определило наблюдавшееся там постепенное понижение ЭИ моллюсков партенитами *H. elongata* и *C. parvicaudata*.

4.2. Зависимость экстенсивности инвазии моллюсков партенитами *H. elongata* и *C. parvicaudata* от места обитания хозяев

4.2.1. Зараженность на разных уровнях литорали

На полигоне I значимые различия в ЭИ моллюсков *L. saxatilis* и *L. obtusata* партенитами *H. elongata* и *C. parvicaudata* на различных уровнях литорали отсутствовали. На полигоне II отмечено достоверное увеличение ЭИ *L. saxatilis* партенитами *H. elongata* на нижнем уровне литорали. В то же время, значимые различия в ЭИ моллюсков *L. obtusata* этим видом трематод отсутствовали. Различия в ЭИ *L. saxatilis* и *L. obtusata* партенитами *C. parvicaudata* на различных уровнях литорали на полигоне II не выявлены.

Отмеченная на полигоне II приуроченность моллюсков *L. saxatilis*, зараженных партенитами *H. elongata*, к нижнему уровню литорали, хорошо согласуется с ситуацией, ранее описанной Джеймсом (James, 1968). Им показано, что наибольшая ЭИ моллюсков *L. saxatilis* партенитами трематод, в жизненном цикле которых присутствует активно заражающий мирацидий (в том числе, *H. elongata*), наблюдается на нижнем уровне литорали. Тот факт, что достоверные межуровневые различия в ЭИ моллюсков партенитами химастрин отмечены не во всех случаях, по всей видимости, связан с чрезвычайно низкой ЭИ хозяев, варьировавшей на разных уровнях в пределах 0.2–0.4%. Отсутствие значимых различий в зараженности литторин партенитами *C. parvicaudata* на разных уровнях литорали, по всей видимости, можно также объяснить крайне низкой ЭИ (0.1–0.7%). Однако нельзя исключить, что заражение моллюсков рениколидами осуществляется с равной вероятностью в пределах всей обследованной нами зоны литорали. Заражение литорин этими трематодами происходит при заглатывании ими инвазионных яиц, которые могут длительное время сохраняться в защищенных влажных микростациях (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003).

4.2.2. Зараженность на разных субстратах литорали

На полигоне I ЭИ партенитами *H. elongata* моллюсков *L. saxatilis*, собранных с поверхности камней и открытого грунта, значительно превышала ЭИ этих моллюсков на фукоидах. В то же время, какие-либо различия в ЭИ *L. obtusata* партенитами *H. elongata* на различных субстратах отсутствовали. ЭИ *L. saxatilis* партенитами *C. parvicaudata* у моллюсков, собранных с разных субстратов, не различалась. Однако выявлено значимое увеличение ЭИ партенитами *C. parvicaudata* у *L. obtusata*, локализовавшихся на поверхности камней. На полигоне II значимые различия в ЭИ моллюсков *L. saxatilis* и *L. obtusata* партенитами *H. elongata* и *C. parvicaudata* на различных субстратах литорали не обнаружены.

Выявленные на полигоне I межсубстратные различия в зараженности литорин могут определяться случайными факторами, тем более что показатели ЭИ моллюсков партенитами *H. elongata* и *C. parvicaudata* низки. Однако в литературе описаны случаи изменения поведения зараженных партенитами трематод моллюсков (Curtis, 1987; Юрлова, 2000; Levri, Fisher, 2000 и др.). Нельзя исключить, что подобная ситуация имеет место и в нашем случае, и наблюдавшееся повышение ЭИ литорин на открытых поверхностях связано с неспецифической модификацией поведения хозяина под воздействием паразита.

4.3. Зависимость ЭИ партенитами трематод от размера хозяина

ЭИ моллюсков *L. saxatilis* и *L. obtusata* партенитами *H. elongata* и *C. parvicaudata* растет с увеличением размера хозяина, однако значимые различия между отдельными размерными группами литорин присутствуют не во всех случаях. Поскольку у моллюсков рода *Littorina* размер раковины положительно коррелирует с возрастом (Кузнецов, 1960; Матвеева, 1974; Сергиевский и др., 1991; Гранович, 2000), то выявленная тенденция вполне объясняется ростом вероятности контакта потенциального хозяина с инвазионным началом с каждым прожитым днем. Эта закономерность была подмечена еще В.А. Догелем (1947).

4.4. Сезонная динамика экстенсивности инвазии моллюсков партенитами

Значимые межсезонные различия в ЭИ моллюсков *L. saxatilis* и *L. obtusata* всеми типами группировок партенит *C. parvicaudata* и *H. elongata* не выявлены. В то же время прослеживается тенденция к повышению зараженности партенитами с ПЦ летом–осенью, а молодыми партенитами — весной.

4.5. Сезонная динамика группировок партенит трематод

Соотношение разновозрастных группировок дочерних спороцист *C. parvicaudata* и *H. elongata* в моллюсках *L. saxatilis* и *L. obtusata* значительно варьировало на протяжении года, но характер этих изменений оставался неизменным весь период исследований. Анализ сезонной динамики группировок дочерних спороцист *C. parvicaudata* позволяет предположить, что наиболее массовое заражение моллюсков яйцами с мирацидиями происходит во время осеннего пролета птиц. После заражения литорин в конце лета — начале осени в них начинается процесс развития партенит, который в скором времени приостанавливается из-за низкой температуры воды. Весной, в мае–июне, в моллюсках доминировали группировки, состоящие из спороцист с ЗШ и ЭЦ (Рис. 1). К августу–сентябрю доля этих группировок резко снижалась вплоть до полного исчезновения, а им на смену приходили зрелые группировки, содержащие спороцист с ЕПЦ и ПЦ. Однако уже в октябре вновь наблюдалось появление молодых группировок. К марту их число продолжало расти, и, соответственно, снижался процент зрелых группировок, что, по-видимому связано с элиминацией зараженных хозяев при наступлении

неблагоприятных условий. Однако зимой не происходит полного исчезновения зрелых группировок.

Отсутствие зрелых группировок редий *H. elongata* весной и в начале лета, так же как и небольшое число молодых группировок в летние месяцы, позволяет предположить, что заражение моллюсков мирацидиями происходит в конце лета. На протяжении лета им на смену приходили группировки, содержавшие редий с ПЦ. Исчезновение зрелых группировок к осени, преимущественно связано не с их элиминацией, а с изменением состава. Осенью и зимой группировки состоят в основном из молодых редий, содержащих ЗШ и ЭЦ (Рис. 2). Кроме того, имеются редии с эмбрионами себе подобных. Большая часть взрослых редий в зрелых группировках при этом дегенерирует, однако небольшое число зрелых редий с ЕПЦ и ПЦ сохраняется. Важно отметить, что выхода церкарий из редий в холодное время года не происходит, поскольку эмиссия невозможна при температуре воды ниже 8°C (Прокофьев, 2006). В таком состоянии группировка переживает зиму, а весной начинается ее восстановление за счет развития молодых редий. К лету она достигает зрелого состояния. Благодаря подобной стратегии гемипопуляция партенит *H. elongata*, может длительное время поддерживаться за счет самовоспроизводства редий даже без пополнения извне за счет нового заражения моллюсков.

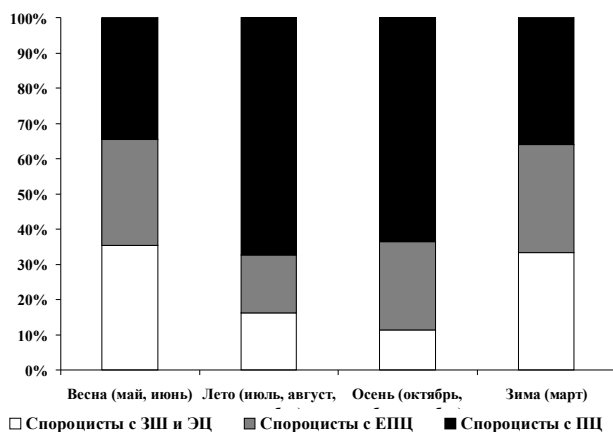


Рис. 1. Доля (%) моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*, содержащих различные группировки спороцист *Cercaria parvicaudata* в отдельные сезоны.

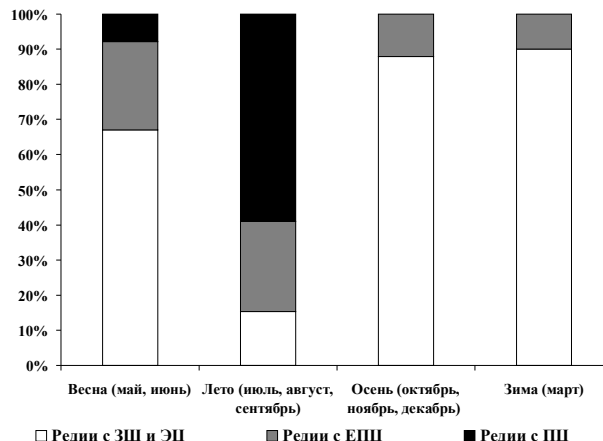


Рис. 2. Доля (%) моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*, содержащих различные группировки редий *Himasthla elongata* в отдельные сезоны.

5. Гемипопуляции метацеркарий

5.1. Материал и методы

Для исследования гемипопуляций метацеркарий *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata* сборы мидий (*Mytilus edulis*) проводили на тех же участках и с тех же уровней

литорали, где отбирали пробы литторин (см. с. 8). На полигоне I пробы мидий были взяты в 1999–2002 гг. и 2006–2007 гг. (14 съемок), а на полигоне II — в 2005–2008 гг. (9 съемок).

У каждого моллюска измеряли длину раковины (L) и определяли возраст. При вскрытии моллюсков подсчитывали число метацеркарий *H. elongata* и *C. parvicaudata*. У метацеркарий рениколид различали три условные возрастные группы (в зависимости от степени заполнения мочевого пузыря экскреторными гранулами): молодые метацеркарии (ММ), полностью сформированные метацеркарии (ПСМ) и старые метацеркарии (СМ). Мертвые метацеркарии химастилин и рениколид встречались в моллюсках крайне редко и не были включены в анализ.

Для выяснения продолжительности жизни метацеркарий *H. elongata* и *C. parvicaudata* в 2000–2003 гг. был проведен полевой эксперимент. Моллюсков, отобранных с искусственных субстратов марикультуры, где заражение метацеркариями отсутствует (Кулачкова, 1985), экспериментально заражали церкариями химастилин и рениколид. После заражения мидий содержали в садке, в условиях, исключающих спонтанное заражение моллюсков. С периодичностью в 3–9 месяцев из садка отбирали 6–7 моллюсков, которых исследовали по вышеизложенной методике.

Полевой эксперимент по определению характера заражения мидий метацеркариями на различных уровнях литорали был проведен летом 2004 г. на полигоне II. Незараженные особи мидий были помещены в садки размером 400×300×150 мм, выполненные из пластмассовой сети с диаметром ячеек 4 мм. Садки были установлены в районе нуля глубин и у верхней границы распространения фукоидов. Период экспозиции садков составил 96 дней. По окончании эксперимента моллюски были обработаны по вышеизложенной методике.

Исследование динамики зараженности мидий метацеркариями в зависимости от размера и возраста хозяев было проведено на материале, полученном в ходе сезонных съемок в период с марта 2000 г. по август 2001 г. (см. с. 13). Оценивалась экстенсивность (ЭИ) и интенсивность инвазии¹ (ИИ) моллюсков метацеркариями. Для оценки влияния возраста на интенсивность заражения мидий значения ИИ каждой мидии обоими видами трематод были скорректированы к среднему размеру мидий в выборке, что позволило исключить из анализа влияние размера.

При статистической обработке полученных данных достоверность различий экстенсивности инвазии (ЭИ) оценивали с помощью точного критерия Фишера в модификации Животовского (1991). Достоверность различий ИИ и индекса обилия (ИО) метацеркарий в моллюсках определяли с помощью однофакторного дисперсионного анализа (Underwood, 1997). Зависимость ИИ от размера мидий оценивали посредством регрессионного и корреляционного анализов (Underwood, 1997).

¹ Использование в этом разделе работы показателя ИИ, а не индекса обилия (ИО), определялось тем, что для целей проводимого исследования важны были показатели индивидуальной зараженности мидий метацеркариями.

5.2. Определение продолжительности жизни метацеркарий

В ходе полевого эксперимента выяснено, что метацеркарии *H. elongata* и *C. parvicaudata* живут, как минимум, 3.5 года. За первые три месяца после экспериментального заражения мидии почти все метацеркарии *C. parvicaudata* достигли стадии ПСМ. СМ и мертвые метацеркарии за все время проведения эксперимента отмечены не были. Это позволяет предположить, что срок жизни личинок сопоставим с продолжительностью жизни хозяина.

5.3. Общая зараженность мидий метацеркариями

ЭИ моллюсков *M. edulis* метацеркариями *H. elongata* и *C. parvicaudata* на полигоне I в период с 2000 по 2002 гг. была стабильно высокой (около 90%). ИО метацеркарий *C. parvicaudata* составлял 35.8 ± 1.4 , а *H. elongata* — 6.4 ± 0.3 . В 2006–2007 гг. произошло резкое падение обоих показателей как для химастилин, так и рениколид. На полигоне II в период с 2005 по 2007 гг. ЭИ моллюсков метацеркариями *H. elongata* и *C. parvicaudata* также достигала высоких значений (около 80%), хотя ИО метацеркарий находился на относительно невысоком уровне: 14.5 ± 0.45 для *H. elongata* и 12.4 ± 0.48 для *C. parvicaudata*. В период с 2005 по 2007 гг., как и на полигоне I, значения ЭИ и ИО понизились для метацеркарий обоих исследованных видов трематод.

Крайне высокий уровень ЭИ мидий метацеркариями *H. elongata* и *C. parvicaudata* по сравнению с ЭИ литорин партенитами этих видов трематод (см. с. 10) связан с тем, что один зараженный партенитами моллюск может служить источником инвазии для большого числа особей второго промежуточного хозяина, в котором происходит аккумуляция личинок (Гинецинская, 1983). Существенное снижение ЭИ и ИО метацеркарий *H. elongata* и *C. parvicaudata* в мидиях на полигоне I на протяжении всего периода исследований, по всей видимости, связано со снижением ЭИ первых промежуточных хозяев (см. с. 10), и соответственно, уменьшением притока инвазионного начала, то есть церкарий. Отмеченное нами на полигоне II снижение ЭИ и ИО метацеркарий *H. elongata* и *C. parvicaudata* в период с 2005 по 2007 гг., вероятно, обусловлено сезонными изменениями численности гемипопуляции метацеркарий (см. с. 18), так как зараженность литорин партенитами этих видов оставалась стабильной на протяжении всего периода исследований (см с. 10).

5.4. Связь заражения мидий метацеркариями трематод с их положением на литорали

На полигоне I обнаружено достоверное увеличение ЭИ и ИО метацеркариями *H. elongata* моллюсков *Mytilus edulis* по направлению от нижнего уровня литорали к верхнему. Та же тенденция выявлена и в заражении мидий личинками *C. parvicaudata*. В 2001–2002 гг. ЭИ мидий этим паразитом фактически достигала 100% на всей литорали, но значения ИО на разных ее уровнях значимо различались. В 2006–2007 гг. вертикальный градиент достоверно установлен как для значений ЭИ, так и ИО. На полигоне II значимые различия в ЭИ мидий

метацеркариями *H. elongata* и *C. parvicaudata* на разных уровнях литорали отсутствовали. В то же время ИО метацеркарий и химастрин и рениколид достоверно возрастал от нижнего уровня литорали к верхнему. В результате проведенного нами эксперимента было установлено, что ИО метацеркарий *H. elongata* и *C. parvicaudata* в моллюсках, размещенных на верхнем уровне, достоверно выше, чем на нижнем.

Сходное с выявленным нами распределение зараженности вторых промежуточных хозяев метацеркариями по горизонтам литорали описано для личинок *Maritrema arenaria* в усонюгих рачки *Semibalanus balanoides* (Irwin, Irwin, 1980). Авторы объясняют более высокую зараженность баянусов метацеркариями в среднем и верхнем горизонтах литорали тем, что церкарии доставляются туда за счет волновой активности и приливных течений. По всей видимости, этот механизм действует и в нашем случае.

5.5. Связь заражения метацеркариями *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata* с размерно-возрастными характеристиками хозяев

ЭИ мидий метацеркариями *H. elongata* и *C. parvicaudata* непрерывно росла с увеличением размера хозяина, достигая у крупных моллюсков 95–100%. ИИ метацеркариями этих видов также достоверно возрастала с увеличением размера мидий (Рис. 3). При этом наиболее значительный рост ИИ метацеркариями *C. parvicaudata* был отмечен для группы ПСМ (Рис. 4). Зависимость ЭИ метацеркариями *H. elongata* и *C. parvicaudata* от возраста моллюсков носит асимптотический характер. По мере старения мидий ЭИ непрерывно возрастала, достигая значений около 90% у 3–4-х летних моллюсков, после чего практически не менялась. С увеличением возраста хозяев ИИ метацеркариями *H. elongata* также возрастала, достигая максимума у 8-ми летних мидий, но значимо снижалась у наиболее старых моллюсков (9+) (Рис. 5). ИИ метацеркариями *C. parvicaudata* всех возрастных групп росла с увеличением возраста хозяина до 8-ми лет, но у 9-ти летних мидий наблюдалась тенденция к ее понижению (Рис. 6). Влияние возраста на ИИ метацеркариями *H. elongata* и ПСМ *C. parvicaudata* в приведенных к среднему размеру мидиях ($L=18$ мм) было достоверным (см. рис. 5, 6).

Описанная выше картина возрастной динамики ЭИ и ИИ, скорее всего, объясняется аккумуляцией метацеркарий на протяжении жизни моллюска за счет длительного срока жизни метацеркарий (см. с. 15). Снижение ИИ метацеркариями *H. elongata* и *C. parvicaudata* у старых мидий (9 лет), вероятнее всего, связано с селективной элиминацией наиболее зараженных особей под влиянием неблагоприятных факторов внешней среды. В определенной степени это может определяться и факторами иммунологической природы (Levakin et al., 2012), то есть, до старших возрастов доживают только самые резистентные и соответственно слабо зараженные особи. Помимо возраста, существенное влияние на интенсивность заражения мидий метацеркариями оказывает и размер моллюсков. Церкарии исследованных нами видов

попадают в мантийную полость мидий пассивно, вместе с токами воды через вводной сифон. Таким образом, усиление фильтрационной активности мидий по мере увеличения их размера (Winter, 1978; Jørgensen, 1990) может повышать вероятность заражения этих моллюсков личинками трематод.

5.6. Сезонная динамика зараженности моллюсков *M. edulis* метацеркариями

На полигоне I достоверные межсезонные различия в ЭИ *M. edulis* метацеркариями *H. elongata* не выявлены. В то же время в 2000–2002 гг. зарегистрирован значимый рост ИО в теплое время года (с марта по август), с последующим снижением зимой. С июня 2006 г. по ноябрь 2007 г. ИО метацеркарий *H. elongata* находился на крайне низком уровне, и достоверно не различался в разные сезоны. ЭИ мидий метацеркариями *C. parvicaudata* в период с марта по август 2000 г. достоверно увеличивалась, после чего к ноябрю последовало ее снижение с последующей стабилизацией вплоть до июня 2002 г. В 2006–2007 гг. значимые различия в ЭИ мидий личинками этого вида отсутствовали. В 2000–2002 гг. рост ИО метацеркарий *C. parvicaudata* возрастных групп ММ и ПСМ был отмечен в теплое время года (с марта по ноябрь), в то время как зимой происходило его снижение. В 2006–2007 гг. значимые межсезонные вариации ИО личинок этих возрастных групп отсутствовали. ИО СМ достоверно не различался в разные сезоны. На полигоне II ЭИ мидий метацеркариями *H. elongata* в период с июня по ноябрь 2005 г. оставалась стабильно высокой (85–90%) и значимо снизилась к июню 2006 г. Вслед за этим отмечен ее рост к августу, с последующим снижением в зимние месяцы. ИО метацеркарий *H. elongata* с июня по ноябрь 2005 г. увеличивался, а затем снизился зимой. Та же тенденция сохранилась в 2006 г. Однако в 2007 г. существенных изменений ИО в теплое время года не наблюдалось. Межсезонные изменения ЭИ мидий метацеркариями *C. parvicaudata* в 2005–2007 гг. были аналогичны вышеописанным для *H. elongata*.

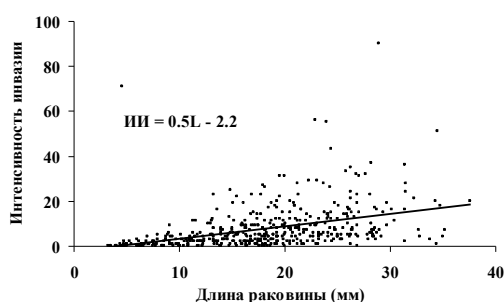


Рис. 3. Зависимость ИИ моллюсков *Mytilus edulis* метацеркариями *Himasthla elongata* от размера хозяина

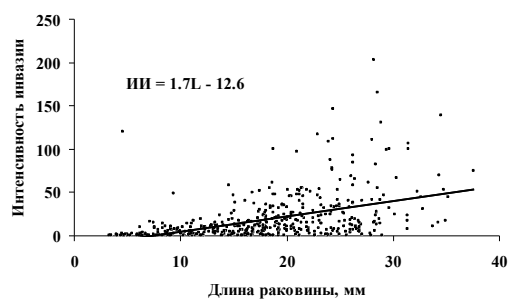


Рис. 4. Зависимость ИИ моллюсков *Mytilus edulis* полностью сформированными метацеркариями *Cercaria parvicaudata* от размера хозяина

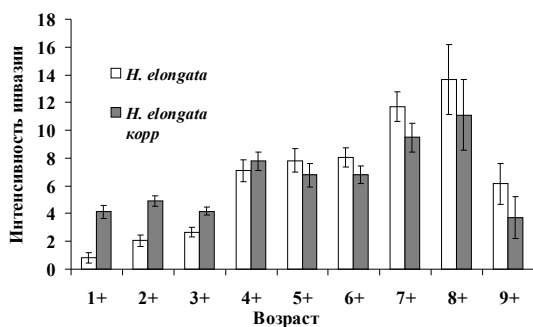


Рис. 5. Зависимость ИИ *Mytilus edulis* метацеркариями *Himasthla elongata* от возраста хозяина

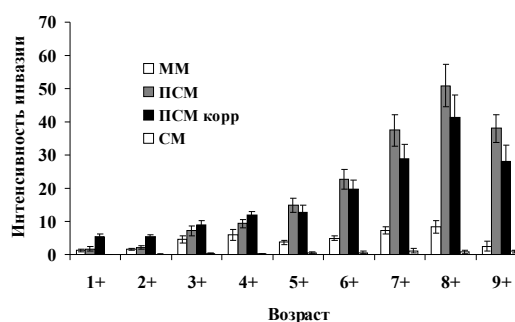


Рис. 6 Зависимость ИИ *Mytilus edulis* разновозрастными метацеркариями *Cercaria parvicaudata* от возраста хозяина

ИО ПСМ испытывал сезонные изменения, сходные с претерпеваемыми этим показателем для метацеркарий *H. elongata*. ИО метацеркарий групп ММ и СМ не испытывали значимых межсезонных изменений.

Слабая выраженность сезонной динамики ЭИ мидий метацеркариями химастилин и рениколид определяется, на наш взгляд, сглаживающим эффектом, который оказывает аккумуляция метацеркарий в мидиях. Это становится возможным в силу высокой продолжительности жизни как самих мидий, так и личинок исследованных видов трематод (см. с. 15). Межсезонные же различия ИО метацеркарий *H. elongata* и *C. parvicaudata* выражены более отчетливо и коррелируют с сезонной динамикой состава и функциональной активностью группировок партенит в литоринах исследованного района Белого моря (см. с. 12). Заражение мидий церкариями *H. elongata* может здесь происходить с конца июня до середины октября, а *C. parvicaudata* — с конца мая до конца октября. Это и находит отражение в увеличении ИО метацеркарий в мидиях в указанные сроки. Отмеченное нами снижение ИО метацеркарий обоих видов в зимне-весеннее время, по всей видимости, происходит в результате гибели сильно инвазированных мидий при неблагоприятных условиях внешней среды при отсутствии пополнения гемипопуляции личинок. Отсутствие же в некоторые годы межсезонных различий в ИО метацеркарий могло быть обусловлено тем, что гибель хозяев в эти годы была малоинтенсивной.

6. Определение успеха передачи инвазионного начала в литоральной экосистеме

6.1. Материал и методы

Оценка успеха трансмиссии церкарий *H. elongata* и *C. parvicaudata* выполнена на полигоне П. Используются данные по ЭИ литорин и мидий партенитами и метацеркариями, соответственно, полученные в ходе сезонных съемок июня и августа 2005 г. (см. с. 8, 13). В 2010 г. по той же методике обработаны моллюски, собранные в мае и сентябре. Кроме того, в 2005 и 2010 гг. выполнены дополнительные количественные сборы мидий для уточнения размерно-возрастной структуры поселения и его плотности, и измерено проективное покрытие полигона

субстратами разного типа (камни, открытый грунт, фукоиды). Одновременно со сбором первой пробы мидий и литорин (июнь 2005 г. и май 2010 г.) на трех выделенных нами уровнях литорали были выставлены садки с незараженными мидиями (см. с. 14). Съемка садков производилась одновременно со сбором очередной пробы мидий. Моллюски, изъятые из садков, обрабатывались по той же схеме, что и собранные из природной популяции.

Перерасчет плотности литорин и мидий на площадь, занимаемую тем или иным субстратом на полигоне, дал суммарную численность моллюсков на каждом уровне и на полигоне в целом. Численность литорин со зрелым заражением *H. elongata* и *C. parvicaudata* определена, исходя из данных по их суммарной численности и ЭИ партенитами трематод. Расчет суммарной численности церкарий, выделенных этими моллюсками за сезон, провели, основываясь на данных В. В. Прокофьева (2006) по среднесуточной эмиссии церкарий *H. elongata* и *C. parvicaudata*, составляющей 43 и 259 личинок, соответственно. Средний прирост числа метацеркарий *H. elongata* и *C. parvicaudata* в одной мидии за сезон определяли как разность индексов обилия (ИО) в ноябре и июне. Для садковых мидий сезонный прирост равнялся ИО в ноябре. На основе полученных значений ИО и данных по численности мидий на полигоне рассчитан сезонный прирост численности метацеркарий в исследуемом поселении моллюсков. Сопоставление суммарной численности выделенных за сезон церкарий и сезонного прироста метацеркарий позволило оценить успех трансмиссии церкарий как процент личинок, успешно инцистировавшихся в мидиях.

6.2. Результаты и обсуждение

Значимых различий в зараженности литорин в пробах, взятых в разные месяцы, выявлено не было, что позволило оперировать при дальнейших расчетах средними за сезон значениями ЭИ. В 2005 г. этот показатель для *H. elongata* составил 1.93 (0.63–0.84)% и 0.58 (0.33–0.57)% в *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*, соответственно, а для *C. parvicaudata* — 0.55 (0.31–0.53)% и 0.29 (0.21–0.46)%. В 2010 г. средняя ЭИ *L. saxatilis* партенитами *H. elongata* составила 0.97 (0.55–0.94)%, а *L. obtusata* — 1.57 (1.14–2.44)%. Заражение литорин партенитами *C. parvicaudata* в 2010 г. практически отсутствовало, поэтому расчет успеха инцистирования церкарий в 2010 г. выполнен только для *H. elongata*. Проведенные нами расчеты позволили определить общее число зараженных моллюсков и число продуцируемых ими церкарий (Табл. 2). Сезонный прирост ИО метацеркарий *H. elongata* и *C. parvicaudata* в природном поселении мидий в 2005 г. практически совпал со значением ИО мидий в садках (Табл. 3). В 2010 г. прирост ИО метацеркарий *H. elongata* в природном поселении оказался меньше, чем ИО этих личинок у садковых моллюсков (Табл. 3). По-видимому, это связано с естественной смертностью зараженных мидий в природном поселении (гибели мидий в садках не отмечено). Для дальнейших расчетов использованы значения ИО метацеркарий у садковых мидий, что

позволило избежать выпадения из расчетов личинок, которые в природной популяции теряются из-за гибели хозяина. Дальнейшие расчеты дали оценочные значения процента церкарий, успешно инцистировавшихся в мидиях за сезон (Табл. 3). При всей неизбежной неточности такого рода подсчетов, практически полное совпадение результатов 2005 и 2010 гг. по успеху трансмиссии церкарий *H. elongata* позволяет рассматривать их как достаточно объективные.

Таб. 2. Абсолютная численность моллюсков *L. saxatilis* и *L. obtusata*, зараженных зрелыми парthenитами *H. elongata* и *C. parvicaudata*, и число выделяемых ими церкарий

Год (продолжительность сезона)	2005 (142 дня)		2010 (116 дней)
	<i>H. elongata</i>	<i>C. parvicaudata</i>	<i>H. elongata</i>
Число зараженных моллюсков	3884	608	3471
Среднесуточная эмиссия церкарий по В.В. Прокофьев (2006)	43	259	43
Эмиссия церкарий за сезон	23715704	22342635	17313348

Таб. 3. Прирост численности метацеркарий в садках и в природном поселении и доля успешно инцистировавшихся личинок

Год	Прирост на особь (садки)		Прирост на особь (полевые наблюдения)		Прирост в популяции хозяина		Доля успешно инцистировавшихся личинок (%)	
	2005	2010	2005	2010	2005	2010	2005	2010
<i>H. elongata</i>	3.8	3.5	4±0.2	1.5±0.4	6094800	3998263	26	23
<i>C. parvicaudata</i>	6.5	-	5.1±0.2	-	10425340	-	47	-

Высокое значение успеха трансмиссии церкарий, по-видимому, обусловлено несколькими факторами. Особенности поведенческих реакций церкарий приводят их в придонные слои воды (Прокофьев, 2006), то есть в «пространство хозяина» — мидий. Эти моллюски относятся к числу активных фильтраторов (через мантийную полость крупной мидии в сутки проходит около 70 л воды) (Dawenport, Woolmington, 1982; Jørgensen, 1990). Вместе с водой в мантийную полость мидий затягиваются и церкарии, что наряду с высокой плотностью поселения моллюсков на исследованном нами участке (4420 экз/м²), существенно повышает вероятность успешного заражения.

7. Сравнительная характеристика особенностей реализации жизненных циклов *H. elongata* и *C. parvicaudata*

В этом разделе на основе полученных в ходе выполнения настоящей работы данных и имеющихся в литературе материалов проводится анализ слагаемых успеха реализации жизненных циклов *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata* в экосистемах литорали Кандалакшского залива Белого моря путем их пофазового сравнения. Показано, что общая схема трансмиссии жизненных циклов *H. elongata* и *C. parvicaudata* сходна, несмотря на принципиальные различия в организации и функциональной активности составляющих их фаз.

Однако целый ряд фазовых особенностей жизненного цикла *C. parvicaudata*, позволяет оценить шансы на его успешную реализацию в условиях побережья северных морей как более высокие, чем у цикла *H. elongata*.

Выводы

1. Партениты, церкарии и метацеркарии рениколид из моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*, обитающих на литорали губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря, идентифицированы как *Cercaria parvicaudata* Stunkard & Shaw, 1931 (Renicolidae). Установлено что в литоральных экосистемах исследованного нами района циркулирует только этот вид рениколид.

2. Структура и динамика группировок партенит *H. elongata* и *C. parvicaudata* в моллюсках-хозяевах значительно различаются. Редии *H. elongata* формируют микрогемипопуляции, самообновление состава которых осуществляется за счет способности части особей, наряду с церкариями, производить себе подобных. В группировках дочерних спороцист *C. parvicaudata* имеется только одно поколение дочерних партенит и обновления их состава не происходит.

3. В условиях губы Чупа массовый выход церкарий *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata* из зараженных моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* приурочен к теплому сезону (май–октябрь), наиболее благоприятному для заражения второго промежуточного хозяина — мидии. В холодный сезон (ноябрь–апрель) эмиссия церкарий прекращается, производство новых личинок группировками партенит *H. elongata* и *C. parvicaudata* приостанавливается. Массовой гибели зараженных моллюсков зимой не происходит и в перезимовавших группировках партенит весной возобновляется продукция церкарий. В начале лета (июнь) литорины, содержащие группировки партенит *C. parvicaudata*, которые продуцировали церкарий летом предыдущего года, в основном погибают, в силу высокого патогенеза паразитов для моллюска-хозяина. В то же время способные к самообновлению и менее патогенные группировки редий *H. elongata* могут существовать в моллюсках более одного теплого сезона, что приводит к эффекту аккумуляции инвазии в популяциях литорин.

4. Экстенсивность и интенсивность инвазии мидий метацеркариями *H. elongata* и *C. parvicaudata* возрастают с увеличением возраста (1) и размеров (2) моллюска. Первое определяется аккумуляцией личинок на протяжении жизни мидии, а второе, по-видимому, связано с усилением фильтрационной активности у моллюсков более крупных размеров, что повышает вероятность их заражения церкариями. Снижение интенсивности инвазии метацеркариями у старых мидий, скорее всего, связано с селективной элиминацией наиболее сильно зараженных особей.

5. Зараженность мидий метацеркариями *H. elongata* и *C. parvicaudata* в районе исследования растет по направлению от нуля глубин к верхней границе распространения фукоидов, что связано с перераспределением инвазионного начала (церкарий) под воздействием волновой активности и приливных течений.

6. Сезонная динамика заражения мидий метацеркариями *H. elongata* и *C. parvicaudata* коррелирует с сезонными изменениями в характере функционирования группировок партенит этих видов в первых промежуточных хозяевах (литорины). Рост заражения мидий метацеркариями обоих исследованных видов трематод происходит на протяжении летних месяцев, когда зараженные литорины эмитируют церкарий. Заражение метацеркариями присутствует в мидиях круглогодично, но наиболее высокие показатели интенсивности инвазии приурочены к июлю–сентябрю, то есть к моменту массового присутствия в экосистеме окончательных хозяев паразитов — птиц морского прибрежного комплекса.

7. Для модельного полигона на острове в архипелаге Кемь-луды установлено, что из всех вышедших за теплый сезон (май–октябрь) из первых промежуточных хозяев (литорин *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*) церкарий *H. elongata* во втором промежуточном хозяине (мидии) успешно инцистировались около 25% личинок. В случае *C. parvicaudata* доля успешно инцистировавшихся личинок составила 47%. Столь высокие показатели объясняются особенностями поведения церкарий и чрезвычайно высокой фильтрационной активностью мидий.

8. Результаты выполненного исследования позволяют заключить, что общая схема трансмиссии жизненных циклов *H. elongata* и *C. parvicaudata* в экосистемах побережья Белого моря сходна, несмотря на принципиальные различия в организации и функциональной активности слагающих их фаз. Однако целый ряд особенностей фаз жизненного цикла *C. parvicaudata* позволяют оценить его шансы на успешную реализацию как более высокие, чем у цикла, присущего *H. elongata*.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Работы опубликованные в изданиях из перечня ВАК:

Николаев К. Е. Пространственная структура и сезонная динамика гемипопуляции метацеркарий *Himasthla elongata* — паразита беломорских мидий (*Mytilus edulis*) // Вестник СПбГУ 2002. Сер. 3, вып. 4. С. 30–33.

Левакин И. А., Николаев К. Е. Использование вероятностной модели для оценки зараженности беломорских мидий (*Mytilus edulis*) метацеркариями *Himasthla elongata* (Trematoda: Echinostomatidae) // Паразитология. 2002. Т. 37, № 5. С. 402–410.

Nikolaev K.E., Sukhotin A.A., Galaktionov K.V. Infection patterns in White Sea blue mussels *Mytilus edulis* L. of different age and size with metacercariae of *Himasthla elongata* (Mehlis, 1831) (Echinostomatidae) and *Cercaria parvicaudata* Stunkard & Shaw, 1931 (Renicolidae) // Diseases of Aquatic Organisms. 2006. Vol. 71. P. 51–58.

Wilson J. G., Galaktionov K.V., Sukhotin A.A., Skirnisson K., Nikolaev K.E., Ivanov M.I., Bustnes J.O., Saville D.H., Regel K.V. Factors influencing trematode parasite burdens in mussels (*Mytilus* spp) from the north Atlantic ocean across to the north Pacific // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2012. doi:10.1016/j.ecss.2011.10.005

Работы опубликованные в других изданиях

Галактионов К. В., Прокофьев В. В., Николаев К. Е., Кофиади И. А. Исследование сезонной динамики группировок партенит трематод в беломорских литоральных моллюсках – предварительный анализ // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. VIII регион. научно–практ. конф. Тез. докл. Беломорск, 2001. С. 70–72.

Николаев К. Е. Эколого-паразитологическое исследование метацеркарий трематод – паразитов беломорской мидии // Всероссийская конференция молодых ученых посвященная 140-летию со дня рождения Н. М. Книповича. Мурманск 23–25 апреля 2002 г. Тез. докл. Мурманск. 2002. С. 153–155.

Николаев К. Е., Галактионов К. В. Определение сезонного прироста численности гемипопуляции метацеркарий *Himasthla elongata* (сем. Echinostomatidae) и *Cercaria parvicaudata* (сем. Renicolidae) в условиях литорали Кандалакшского залива Белого моря // Фауна, биология, морфология и систематика паразитов. Москва 19–21 апреля 2006 года. Тез. докл. Москва, 2006. С. 212–213.

Galaktionov K.V., Irwin S.W.B., Prokofiev V.V., Saville D.H., Nikolaev K.E., Levakin I.A. Trematode transmission in coastal communities — temperature dependence and climate change perspectives. 11th International Congress of Parasitology (ICOPA XI). Glasgow (Scotland, United Kingdom), August 6–11, 2006. Medimond International Proceedings. P. 85–90.

Николаев К. Е., Галактионов К. В., Прокофьев В.В. Количественная оценка успеха трансмиссии церкарий трематод *Himasthla elongata* (Echinostomatidae) и *Cercaria parvicaudata* (Renicolidae) в литоральных экосистемах Кандалакшского залива Белого моря // IV всероссийская школа по теоретической и морской паразитологии. Калининград, пос. Лесное 21 – 26 мая 2007г. Тез. докл. Калининград. 2007. С. 146–148.

Николаев К. Е. Метацеркарии трематод – паразиты беломорской мидии (*Mytilus edulis*): эколого-паразитологический анализ // Экологические исследования беломорских организмов 18–22 июля 2007 Санкт-Петербург. Тез докл. С. 89–91.

Николаев К. Е. Зараженность *Mytilus edulis* метацеркариями трематод на участке литорали архипелага Кемь-луды (Кандалакшский государственный природный заповедник) // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря Х регион. научно – практ. конф. 18–20 сентября 2007 г. Архангельск.2007. С. 342–345.

Николаев К. Е. Сезонная динамика гемипопуляций партенит и метацеркарий трематод *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata* в литоральных экосистемах Кандалакшского залива Белого моря // Материалы . IV Всероссийского съезда Паразитологического общества РАН.20–25 октября 2008 года. Санкт-Петербург. 2008. Т. 3. С. 7–11.

Levakin, I. A., Nikolaev, K. E., Galaktionov K. V. Quantitative studies of trematode transmission in marine coastal ecosystems at the White Sea (north-western Russia). Xth European Multicolloquium of Parasitology. Programm & Abstract Book, Paris August 24–28, 2008. P. 160–161.

Галактионов К. В., Николаев К. Е., Прокофьев В. В., Левакин И. А. Сезонно-обусловленные изменения в трансмиссии паразитов в прибрежье Белого моря // XXVIII Международная конференция «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера Петрозаводск 5–8 октября 2009. Петрозаводск 2009. С. 126–129.

Николаев К. Е. Галактионов К. В. Многолетняя динамика зараженности моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* партенитами трематод в устьевой части губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря // XI Всероссийская конференция с международным участием «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря» (9–11 ноября 2010 г., г. Санкт-Петербург) Санкт-Петербург 2010. С. 126–127.